

HISTORIA NATURAL DE COSTA RICA

Editado por
Daniel H. Janzen

con 174 colaboradores

OET



HISTORIA NATURAL DE COSTA RICA

**EDITADA POR
Daniel H. Janzen
CON
174 COLABORADORES**

**Traducción
Manuel Chavarría A.**

**Revisión científica de la traducción
Luis Diego Gómez P.**



EDITORIAL DE LA UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

Daniel H. Janzen es Profesor de Biología de la Universidad de Pennsylvania y miembro asociado del Museo Nacional de Costa Rica.

Impreso en la Oficina de Publicaciones de la Universidad de Costa Rica

Edición aprobada por la Comisión Editorial de la Universidad de Costa Rica
Primera edición en español: 1991

Historia Natural de Costa Rica
Licencia de la Universidad de Chicago
Chicago Illinois, U.S.A.
(c) 1983 de la Universidad de Chicago
Todos los derechos reservados

Texto en diskette, OET:

Mecanografía de la traducción: Lorena Castillo

Revisión Filológica y corrección de pruebas: Maritza Mena C.

Artes Finales: Unidad de Diseño y Montaje, Oficina de Publicaciones

Dirección Editorial y Difusión de la Investigación (DIEDIN):

Mario Murillo

Traducido al español por: Manuel Chavarría Aguilar

Revisión científica de la traducción: Luis Diego Gómez

13	10	7	4	1
	11	8	5	
14	12	9	6	2
15				3

Identificación de las ilustraciones de la cubierta:

1. Volcán Orosí (1400 m) y la parte norte del Volcán Cacao (visto desde Cerro Pedregal, 1100). Reserva Forestal Orosí.
2. Último estado de la oruga de *Automeris rubrescens* (mariposa io). Parque Nacional de Santa Rosa.
3. Un cachorro de guatusa (*Dasyprocta punctata*, Dasyproctidae) amamantándose. Parque Nacional de Santa Rosa.
4. *Momotus común*. Parque Nacional de Santa Rosa.
5. Playa Potrero Grande. Parque Nacional de Santa Rosa.
6. Un adulto del guarda camino (*Conophis lineatus*) Parque Nacional de Santa Rosa.
7. *Bradypus variegatus* adulto (perezoso). La Lola.
8. *Glaucidium minutissimum* adulto (búho enano). Limón.
9. Infrutescencia e inflorescencia de *Musa sapientum* (banano). Monteverde.
10. *Pterocarpus officinalis* adulto (árbol leguminoso) *pterocarpus* en pantano. Parque Nacional de Corcovado.
11. *Odocoileus virginianus* hembra adulta (venado de cola blanca). Parque Nacional de Santa Rosa.
12. Un par de monos cara blanca (*Cebus capucinus*). Parque Nacional de Santa Rosa.
13. Árbol de cortés (*Tabebuia ochracea*). Parque Nacional de Santa Rosa.
14. *Ciherias menander* adulto (mariposa satírida). Finca La Selva.
15. Inflorescencia de *Asclepias curassavica* (bailarina, milkweed) con araña-cangrejo con una hormiga reina Azteca como presa. Palo Verde.

500.9

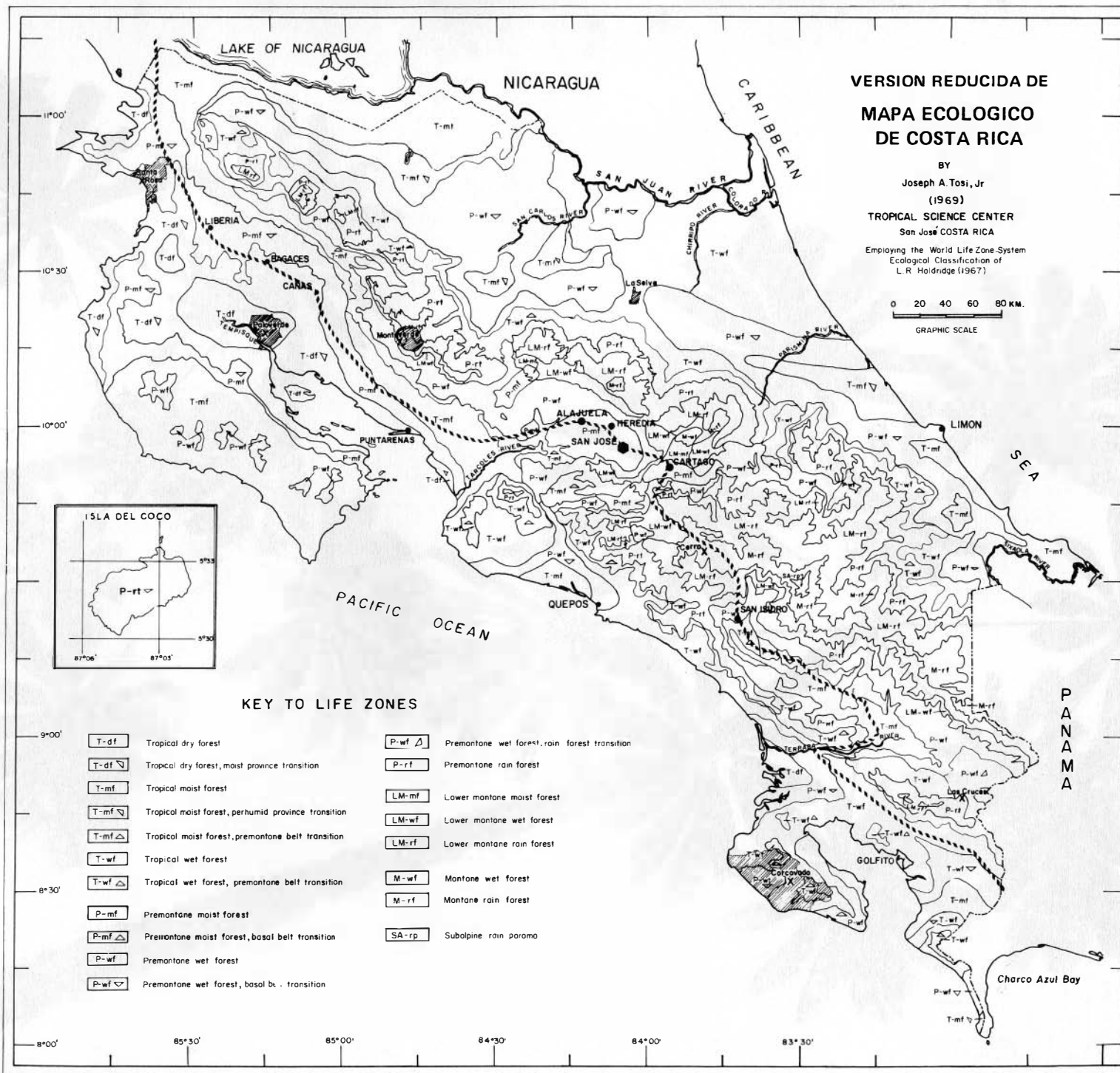
H673h Historia natural de Costa Rica / editada por Daniel H. Janzen ; traducción Manuel Chavarría A. -- 1. ed. -- San José, C.R. : Editorial de la Universidad de Costa Rica, 1991.
p. : il.

ISBN 9977-67-169-9

1. Historia natural - Costa Rica. I. Janzen, Daniel H., ed.
II. Chavarría Aguilar, Manuel, tr. III. Título.

CCC/BUCR-271

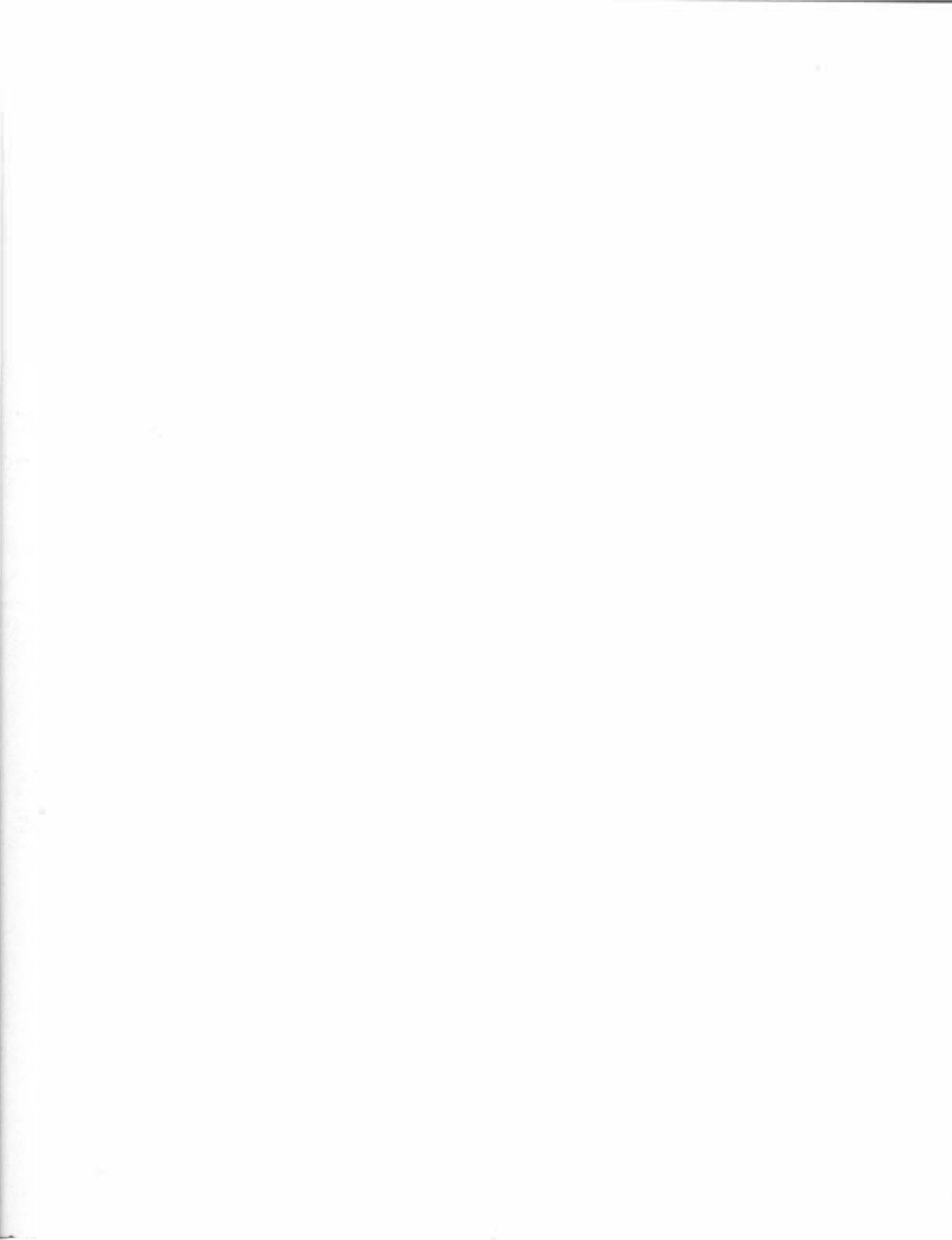






INDICE GENERAL

- Don Manuel Chavarría A.,
el traductor ix
- Prólogo del Traductor xi
- Prefacio de la primera edición xiii
- Agradecimientos xv
1. Exploradores en una rica costa: La Biología de Campo en Costa Rica, 1400-1980 1
 2. La Ruta de Dispersión Centroamericana: Historia Biótica y Paleogeografía 13
 3. Clima 35
 4. Geología 47
 5. Suelos 63
 6. Agricultura 67
Introducción 67
Especies Cultivadas 75
 7. Plantas 119
Introducción 119
Lista de Especies Arborescentes 160
Especies Selectas 186
 8. Reptiles y Anfibios 355
Introducción 355
Lista de Reptiles y Anfibios 372
Descripción de Especies 379
 9. Mamíferos 439
Introducción 439
Lista de Mamíferos 457
Descripción de Especies 462
 10. Aves 515
Introducción 515
Lista de Aves 541
Especies Selectas 555
 11. Insectos 631
Introducción 631
Lista de Grupos Selectos 657
Especies Selectas 690
- Direcciones de
los Colaboradores 795
- Indice Alfabético 803



PRESENTACION

Para la publicación de esta obra ha sido fundamental la participación de la Organización para Estudios Tropicales, tanto en lo relacionado con los trabajos de la traducción, así como en los aspectos organizativos para llevar a cabo la presente edición.

La relación de la OET con la "Historia Natural de Costa Rica" nace desde los inicios mismos del proceso,

que dieron origen a su primera versión en inglés. Representa un intento de recoger una buena parte del conocimiento ecológico, transmitido en sus cursos sobre Biología Tropical, para ponerlo a disposición de un público más amplio. Concebido originalmente por esta Organización, fue ejecutado en forma magistral por el Dr. Janzen y publicado por la Editorial de la Universidad de Chicago gracias a un subsidio de la misma OET.

DON MANUEL CHAVARRIA AGUILAR, EL TRADUCTOR

Luego de su primer año como editor de la Revista de Biología Tropical, don Manuel Chavarría escribió: “Está por demás decir que el editor actual ha disfrutado de sus labores, y que en el transcurso del año la experiencia ha sido sumamente beneficiosa, especialmente en cuanto a la adquisición de nuevos conocimientos sobre la naturaleza humana”. Casi 20 años después falleció don Manuel, dejándonos una valiosa herencia cultural de 481 artículos y varios suplementos editados con sentido común y esmero profesional. Sin embargo, como lo afirmó en ese primer editorial, gran parte de la labor de un editor es tratar con personas, desde especialistas consagrados hasta los estudiantes de secundaria que llegan a entrevistarlos sobre aspectos diversos de la biología tropical. Es en ese campo, como ser humano, en el que más personas sentimos la ausencia de don Manuel. Su inesperado fallecimiento no le permitió elaborar el prólogo que planteaba, por lo que fue indispensable preparar esta nota de explicación y reconocimiento a quienes lo ayudaron en la traducción de la obra.

Carlos López Herrera, Ingrid Aragón Faber y Andrés Román prepararon traducciones preliminares, que don Manuel corrigió, del capítulo de aves. Lo mismo hicimos los suscritos con la introducción entomológica (J.M.N.), el capítulo herpetológico y el resto del entomológico (E.C.G.), Rolando Castillo Muñoz preparó una versión en español de su artículo original sobre geología.

Don Manuel era una persona seria y madura que conocía la falibilidad humana. Por ello no dudó en solicitar la ayuda de especialistas costarricenses, quienes revisaron la traducción de diversos textos, no por capítulo sino por tema. Eugenia M. Flores revisó la botánica (principalmente morfología) y Luis A. Fournier lo asesoró en dendrología y ecología forestal.

Cuando ya prácticamente habíamos perdido las esperanzas, apareció entre sus pertenencias, un esquema del prólogo que don Manuel planeaba escribir, y a partir del cual hemos podido reconstruir el texto siguiente, ayudándonos con lo que habíamos conversado con él al respecto.

Nuestra esperanza es que los lectores ofrezcan a don Manuel y a todos los otros que participaron en la elaboración de la obra, el homenaje de una lectura crítica y la firme decisión de incrementar el conocimiento parcial, que aquí hallarán.

Julián Monge Nájera
Editor de la Revista de Biología Tropical
Eugenia Chavarría González

PROLOGO DEL TRADUCTOR

Tratar de interpretar el sentir de otra persona es tarea harto difícil, y hacerlo con 174 es casi imposible. Cada autor tiene su estilo particular, *sui generis*, y esto excluye la posibilidad de publicar una obra homogénea, particularmente en los variados temas que comprende la historia natural.

Este libro, como dice su compilador Daniel Janzen, no pretende ser una obra completa ni mucho menos un tratado definitivo de la historia natural de Costa Rica. Tampoco pretende reunir toda la literatura sobre el tema. En otras palabras, Janzen dice: "Me estremezco al pensar que este libro podría llegar a convertirse en un tratado definitivo de la historia natural de Costa Rica. Esto pretende siquiera ser una revisión exhaustiva de la literatura sobre el tema. Es, sin embargo, una introducción a esa literatura...que pudiera servir de punto de partida para el que quisiera ahondar más sus conocimientos sobre organismos costarricenses."

La obra, en su gran mayoría, fue escrita por autores angloparlantes, para uso de estudiantes del neotrópico americano que hablan el inglés como lengua materna. Se refiere en su lenguaje a condiciones climáticas, ecológicas o ambientales más conocidas a los habitantes de las regiones templadas del hemisferio norte. Cuando se hace mención de los organismos "migratorios" o "habitantes de invierno" o "verano" por ejemplo, debe interpretarse que estas condiciones son las que prevalecen en el hemisferio norte, y así se tratará de hacer constar en cada ocasión. Por lo tanto, al traducir había que darle un sesgo adecuado a los habitantes de las regiones que describe.

También debe tomarse en cuenta que esta traducción fue hecha por un costarricense, y aunque se trató de usar los términos más conocidos de los hispanoparlantes de estas

regiones, siempre se escapan algunos localismos o términos vernáculos. Por ejemplo, la palabra inglesa "moth" se refiere a lepidópteros nocturnos de cierto tamaño, antiguamente agrupados en el taxón artificial Heterocera. En español podíamos usar por ejemplo "mariposas nocturnas", "palomilla" o "polilla", todos ellos inconvenientes. No todas las mariposas nocturnas lo son estrictamente; la denominación no tiene las mismas restricciones de tamaño en español y además usa dos palabras en lugar de una como en inglés. Palomilla se refiere a cualquier lepidóptero muy pequeño o a ciertas especies que son plagas agrícolas. Finalmente, las polillas (común y errónea traducción de "moth"), son aquellas mariposas nocturnas cuyas orugas suelen dañar la tela y otros tejidos. Como se verá en el capítulo correspondiente, se siguió la norma del mal menor. Los nombres vernáculos no son uniformes dentro de la América Latina, y varían incluso según la región nacional. Por ello la guía definitiva es el nombre científico. En cuanto a la responsabilidad de quienes revisaron la traducción y la mía propia, esta se restringe a la traducción y no al contenido de la obra.

Aunque esta traducción es básicamente de un costarricense y para estudiantes costarricenses, abrigo la esperanza de que su comprensión no será muy difícil a los demás iberoamericanos

Manuel Chavarría Aguilar
Editor Emérito de la Revista de Biología Tropical

PREFACIO

Muchos biólogos estudian la historia natural de Costa Rica en la actualidad; muchos más lo harán en el futuro. Este libro es un intento de recopilar gran parte de lo que ya saben, en una forma que pueda ser digerida rápidamente por el novato en el estudio de la biología costarricense. Me estremezco al pensar que este libro puede llegar a considerarse como declaración definitiva acerca de la historia natural de Costa Rica. No lo es, como tampoco es una revisión exhaustiva de la literatura en este tema. Es, sin embargo, una introducción a esa literatura y debe servir al neófito como punto de partida para sus inquietudes sobre la biología de los organismos costarricenses. Espero que la totalidad del libro resulte obsoleto en unos 10 ó 20 años; gran parte de su contenido ya es obsoleto a la hora de confinarlo al papel. Aquellos que lo lean son los que lo convertirán en obsoleto.

Al editar las contribuciones de estos 174 autores me ha impresionado cuán fragmentario es el conocimiento que cada uno de nosotros tiene, aun sobre nuestras áreas de especialización y sobre los organismos con quienes supuestamente debemos estar familiarizados. Sin embargo, en lugar de compungirnos por el triste estado de la biología tropical, insto al lector para que trabaje más para rectificar esta situación.

Desde que el manuscrito comenzó la odisea de su publicación, se han publicado seis obras, que se podían haber citado, de haber aparecido más temprano. Quiero llamar la atención del lector sobre ellas:

Janzen, D. H., and Liesner, R. 1980. Annotated checklist of plants of lowland Guanacaste Province, Costa Rica, Exclusive of grasses and non-vascular cryptogams. *Brenesia* 18:15-90.

Pohl, R. W. 1980. Flora costarricensis: Family number 15, Gramineae. *Fieldiana, Bot. n.s.*, 4:1-608.

Savage, J. M. 1980. A handlist with preliminary keys to the herpetofauna of Costa Rica. Privately printed; available from the author.

Slud, P. 1980. The birds of Hacienda Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica. *Smithsonian Contrib. Zool*, no. 292, pp. 1-92.

Valerio, C. E. 1980. Historia natural de Costa Rica. San José: Editorial Universidad Estatal a Distancia.

Young, A. M. 1982. Population biology of Tropical insects. New York: Plenum Press.

Además, las páginas de *Brenesia*, la Revista biológica del Museo Nacional de Costa Rica, ofrecen una

fuerza continua de información sobre la historia natural de los organismos costarricenses.

El protocolo para la producción de este libro fue muy específico. Para los capítulos del 1 al 5 y las introducciones a capítulos posteriores, le pedí a personas muy familiarizadas con estos aspectos de Costa Rica que escribieran lo que dirían en una conferencia dada a noveles estudiantes de posgrado, muy interesados en el tema. Para las listas de especies le pedí a los autores revisar viejas listas o las escribieran nuevas. Para cada "pequeño capítulo"— cada lista de especies— le pedí a cada persona íntimamente familiarizada con el organismo en cuestión que escribiera lo que él o ella diría a un pequeño grupo de estudiantes de posgrado recién llegados a Costa Rica, al enfrentarse con la planta o con el animal, en su hábitat natural.

En el inicio de este proyecto, hubo algunos que pensaron sería una revisión o actualización de la obra del libro "The Book", un compendio, ahora una edición agotada, de listas, claves, etc. y datos emanados de actividades de la Organización para Estudios Tropicales (Organization for Tropical Studies, OTS) para su uso en los cursos de campo de la biología. Sin embargo, debe mirarse la presente obra como complementaria a "The Book", y no como una reposición de éste.

Casi todos a quienes le pedí que escribieran respondieron afirmativamente. Escogí las listas de organismos para lograr un equilibrio entre las formas de vida y los grupos taxonómicos mayores, por lo conspicuo de los organismos y de acuerdo con la disponibilidad de los entendidos en la materia.

Ahora, tardíamente, me doy cuenta que dejé por fuera a numerosos organismos y a algunos científicos. Espero que los biólogos que han contribuido para este libro se ofrezcan voluntariamente para colaborar en las futuras ediciones sobre esta materia. El próximo paso no debería ser la actualización de todos estos relatos y la de producir aún más artículos para un compendio aún más voluminoso, sin pensar en un esfuerzo similar para producir muchos volúmenes nuevos, que incluirán más especies y con más detalles de cada una de las categorías taxonómicas mayores. Si usted tiene interés en contribuir con tales proyectos futuros, me podría escribir y yo anotaré su interés para comunicarlo al editor apropiado dentro de algunos años. Se invitan los comentarios positivos a este libro; serán revisados y archivados para uso futuro.

Hubiera sido imposible escribir el presente volumen sin la ayuda y apoyo activo de muchas personas y organizaciones. A todos aquellos cuya ayuda financiera hizo posible publicar este libro a un precio tan razonable, se les menciona en los AGRADECIMIENTOS y de nuevo les doy aquí las gracias. Ellos hicieron posible que muchos estudiantes pudieran comprarla e hicieron que las investigaciones que aquí se presentan fueran diseminadas más ampliamente. Como una contribución adicional a este libro, tanto yo como su editor, y todos los demás que hemos escrito secciones hemos declinado recibir remuneraciones de cualquier especie. La Organización de Estudios Tropicales (OTS) ha ayudado en muchas formas, específicamente con el reconocimiento a los revisores de sección, ayuda de fotocopiado y la administración de solicitudes de aportes financieros para su publicación. Se le debe un reconocimiento especial a Peter H. Raven y Donald E. Stone por su constante aliento y por su trabajo para conseguir contribuciones para los gastos de publicación.

Mi más profundo agradecimiento, en la producción de este libro, para aquellos estudiantes, de cursos pasados de la OTS, que han querido ampliar su conocimiento sobre este o sobre algún organismo y a todos aquellos que han tenido el interés suficiente para aprender algo sobre la historia natural de Costa Rica y no únicamente como un entretenimiento. Nunca podría haber abordado este proyecto sin la certeza que hubiera gente que contribuyera para que llegara a ser una realidad.

Le debo un agradecimiento especial a los autores de los capítulos del 1 al 5 y las introducciones de capítulos posteriores, y a Luis Diego Gómez, quien no solamente se ofreció voluntariamente para escribir muchas páginas sino que también reclutó muchos colaboradores. Y lo que es más importante, fungió como consejero durante el tortuoso viaje a través de las oficinas de tres casas editoriales

que a la postre no cumplieron con sus compromisos, lo que atrasó la fecha de publicación en dos años completos. Los autores del capítulo sobre especies agrícolas planearon y escribieron ese capítulo sin contar con mi ayuda. W. Hallwachs, G. Stevens, M. Johnston, y L. D. Gómez sirvieron voluntariamente como editores asistentes. D. Gill, G. Stevens, R. Hallwachs, M. Hallwachs, y R. Foster me trajeron los manuscritos corregidos y las pruebas de galera a Costa Rica para asegurar una entrega segura y evitar así pérdidas de tiempo a través del correo. El cuerpo secretarial de la Editorial de la Universidad de Chicago no permite que se le reconozca o se le agradezca a sus miembros, en casos como éste, pero le agradezco a la Editorial su gran interés en este libro y sus esfuerzos extraordinarios.

La presencia del servicio de Parques Nacionales de Costa Rica, una organización que con frecuencia se extralimita en sus obligaciones para ayudar a los estudios de la biología de campo costarricense, me sirvió de gran inspiración en la organización y cumplimiento de esta tarea. De igual manera, el Museo Nacional de Costa Rica, entonces bajo la dirección de L. D. Gómez, aportó un hogar físico y psicológico al proyecto, más allá de lo esperado.

Finalmente debo reconocer que fue Jay Savage quien me trajo por primera vez a Costa Rica en 1963 y que fue la Fundación Nacional de Ciencias (National Science Foundation) quien pagó los gastos.

Una lista de los colaboradores se encuentra en la página 795, con sus direcciones en el momento de la publicación original (1983).

D. H. JANZEN

AGRADECIMIENTOS

Si hemos de comprender y apreciar la complejidad biológica de los trópicos y contribuir a su conservación y a su uso racional, así como a la preservación de la diversidad biológica de la vida sobre la tierra, sería esencial llevar a cabo más investigación sobre la biología tropical. Se debe agradecer a los siguientes individuos e instituciones, cuyo convencimiento de la importancia de esta obra se manifestó en su ayuda generosa para su publicación:

The Animal Research and Conservation Center
of the New York Zoological Society
The Association for Tropical Biology
George R. Cooley
Stanley R. and Lynn W. Day
Fundación de Parques Nacionales de Costa Rica
The Hershey Fund
Philip and Margaret Hess
Lewis F. Kibler
Marion Lloyd
Mr. and Mrs. J. Daniel Mitchell
Museo Nacional de Costa Rica
E. Lisa Smith
The Organization for Tropical Studies
The Smithsonian Tropical Research Institute
Catherine H. Sweeney
Typoservice Corporation
Universidad de Costa Rica
The World Wildlife Fund—United States

CAPITULO 1

INVESTIGADORES EN

AQUELLA RICA COSTA:

BIOLOGIA DE CAMPO

COSTARRICENSE

1400-1980

L. D. Gómez y J. M. Savage

La transformación temprana y radical y el significado de la estructura social de Costa Rica fue producida por la agricultura del café (Hail 1978). Los monocultivos y sus economías inherentes son, característicamente, un aspecto predominante dado el desarrollo. La explotación exclusiva de un solo producto como el café significa un aprovechamiento pobre de los recursos físicos y humanos. Pero el cultivo del café en la Costa Rica del siglo XIX es una excepción a esta regla ya que estableció un clima social que condujo al desarrollo de las ciencias naturales en este pequeño país tropical.

DESCUBRIMIENTO Y CONQUISTA

Alrededor de la mitad de los años 1400, España expulsó de sus fronteras a los moros y a los judíos. Los científicos (sin mencionar a los banqueros y otros) abandonaron España, dejando atrás muy poco de la tradición científica para los recién descubiertos neotrópicos; confirmando de este modo el mesianismo como el papel de Iberia, los católicos, gobernantes españoles, condenaron a su país y a sus colonias a un prolongado obscurantismo intelectual. Sin embargo, si excluimos, como hipérbola literaria, los brillantes comentarios de Colón sobre el escenario exuberante de su continente recién descubierto (Colón 1972), tan pronto los españoles se asentaron en varias partes de las Américas, algunos pioneros literatos, en su mayoría eclesiásticos, comenzaron a escribir descripciones y recuentos de las maravillas naturales del Nuevo Mundo. Así, encontramos en la *Historia natural y moral de las Indias* (1590), del padre José de Acosta, un hombre atrapado en las arenas movedizas teológicas, cuando trató de explicar la existencia de algunas especies muy parecidas a las europeas, como “los sucios zorros” y su aparición en Perú, muy lejos del Monte Ararat, adonde llegó a posarse el arca de Noé y la de aquella especie que suponía exclusiva de Europa.

En el extremo norte de los dominios españoles, el padre Bernardino de Sahagún describió detalladamente el uso mexicano de los hongos alucinatorios y el peyote.

Todos estos autores vivieron en virreinos ricos, mientras que en América Central, a los pobres frailes les quedaba muy poco tiempo de ocio para escribir. El primer escritor fue Gonzalo Fernández de Oviedo y Valdés, cuya *Historia general y natural de las indias, tierra-firme del*

Mar Océano, escrita entre 1535 y 1549, es una mezcla de americanismos primitivos que, sin embargo, es un conjunto de eventos y descripciones poco coordinado, a veces falto de precisión geográfica y adornado en su totalidad por el florido y poético español del siglo XVI.

Siguiendo el estilo de Oviedo pero más enfocado hacia la región mexicana-centroamericana, la *Historia general de las Indias*, de Francisco López de Gómara, publicado en 1552, dedica varios capítulos detallados y descriptivos a Nicaragua y el norte de Costa Rica; la *Historia general de las Indias Occidentales y particular de la gobernación de Chiapas y Guatemala* (1615-17) de Antonio de Remesal es valiosa por sus relatos sobre las gentes y el ambiente, como lo es el *Diccionario Geográfico de las Indias Occidentales* de Antonio de Alcedo (1786-89), abundante en información muy amplia y con un índice de los nombres geográficos en uso en ese entonces.

Tal vez para nosotros el más importante, aunque el menos conocido de los antiguos historiadores, es Francisco Ximénez (1666-1729), quien recopiló las gramáticas de varias lenguas aborígenes, descubrió y publicó el *Popol Vuh*, la cosmología Maya, y escribió la *Historia natural del reino de Guatemala*. El padre Ximénez abarca todos los aspectos de la historia natural centroamericana, en forma ordenada, dedicando cada fascículo o libro a un tema específico (animales, flores, minerales, etc.) directamente de su conocimiento personal de “rerum naturae”.

Los sacerdotes, los cirujanos militares, y los barberos recolectaron, dirigieron y divulgaron las maravillas naturales del Nuevo Mundo por su propia iniciativa. Desafortunadamente, las riquezas más aparentes de algunos de los virreinos cautivaron la imaginación de reyes, quienes mandaron expediciones reales tales como aquellas a la Nueva España, la Nueva Granada, o al Pacífico. Estas fueron conducidas por ilustres hombres de ciencias tales como Sessé, Mociño, Mutis, y la Espada, quienes no demostraron ningún interés por el pobre e insalubre istmo de Las Américas.

EPOCAS ANTIGUAS

La silenciosa y raída época de explotación colonial, que terminó para Centro América en 1821, no pudo haber sido más estéril en cuanto al desarrollo de culturas locales y de acervo intelectual. La España, real y

prepotente, escasamente permitía una pobre educación elemental de sus pueblos, mientras que la férrea mano de la Iglesia consideraba a los adelantos intelectuales como obra del demonio, fatal para las almas de sus feligreses, particularmente si estos esfuerzos estaban contaminados por las ideas de la Revolución Francesa y otras inspiraciones demoníacas, tal como se consideraba a la Francmasonería. El estado de la educación pública en Costa Rica durante el período colonial está bien documentado por González Flores, (1978) y la capital importancia del liberalismo francés, en el movimiento hacia la independencia, fue presentado por Láscaris (1964). La economía del área, debilitada desde su inicio (González Flores 1978; González Víquez 1977; Soley 1940), apenas pudo sustentar los primeros 20 años de vida republicana. Pero entonces, a pesar de la costumbre puesta en boga por la duquesa de Bedford y su taza de té, Inglaterra se conformó con una taza de café.

En 1843, William Le Lacheur, un comerciante inglés, atracó su barco, el *Monarch*, en el Puerto de Caldera en la costa pacífica de Costa Rica. Las bodegas del bergantín estaban casi vacías para su viaje de retorno, y Le Lacheur quería obtener algún cargamento para su largo y peligroso viaje alrededor del Cabo de Hornos. Cabalgando en una mula se dirigió a San José en donde se encontró con Santiago Fernández, un comerciante de café, quien confió en la palabra de Le Lacheur y le dio a crédito 5,505 quintales de café costarricense. Este último volvió en 1845 para pagarle a Fernández y esta vez trajo más barcos y una buena cantidad de libras esterlinas.

Comenzó una nueva industria. Los barcos que llegaban a cargar café traían sus bodegas repletas de mercancías, incluyendo las telas de algodón de Manchester, Inglaterra, que a la sazón abrían continentes enteros al imperialismo británico. Y, claro está también, traían pasajeros. El flujo de dinero transformó regiones pobres en regiones prósperas, variando muchas cosas conforme los criollos incluían en sus intercambios los bienes culturales.

El café fue responsable del inicio de las relaciones diplomáticas entre Costa Rica, Inglaterra, Francia y la Liga Hanseática y también en 1849 de la expansión de las áreas agrícolas y muchos de los siguientes movimientos de la población, así como la abertura de caminos de acceso y ferrocarriles. El café fue quizás también responsable por el primer golpe de Estado oficialmente reconocido en Costa Rica; J. R. Mora Porras y R. Aguilar, socios en una firma de exportación de café se disgustaron debido a un desacuerdo financiero. Más tarde, Mora obtuvo satisfacción pecuniaria y a la postre llegó a ser presidente de Costa Rica, pero fue depuesto por el vengativo Aguilar en 1859. La importancia del café en el desarrollo de la historia y biografía de Costa Rica está documentada por Estrada (1965) y Hall (1978).

LOS NATURALISTAS VIAJEROS

¿Por qué vino la gente a Costa Rica en la creciente flota cafetalera? Una mirada hacia la historia de la Europa

Continental en el último tercio del siglo XIX nos daría muchas de las respuestas, aunque aún una pequeña reseña estaría fuera del ámbito de este capítulo. La inmigración de europeos hacia América Latina, en general, y hacia Centro América, en particular, fue principalmente una respuesta a la situación sociopolítica de Europa y las condiciones aparentemente muy propicias del Nuevo Mundo. La relativa estabilidad de la política centroamericana, junto a la acogida hacia la artesanía y las profesiones en la floreciente economía regional, atrajo a muchos empresarios y letrados. Las ciudades a las que les faltaban escuelas primarias de repente se vieron con academias que atraían una clientela ávida de aprender, ya fuera contabilidad o las bellas artes. En las calles resonaban los nombres extranjeros conforme los almacenes generales daban paso a las tiendas especializadas, y las artesanías caseras se rendían ante las incipientes industrias. El nacimiento de un cosmopolitanismo fue a la vez la causa y el efecto de la inmigración. La fiebre del oro de 1848 también avivó la llama de la explosión demográfica de América Central, el camino hacia California estaba, ya alrededor del Cabo de Hornos, una empresa larga y llena de peligros, o por la ruta más rápida a través del sur de Nicaragua (Folmann 1972; Houwaldt 1975), por la frontera actual entre Nicaragua y Costa Rica.

Pero, ¿por qué vinieron estos naturalistas viajeros? En verdad, ni el hallazgo de Sutter, ni la economía, ni la política del área explicaban su presencia en esta parte del mundo. Los relatos de Humboldt, La Condamine, y algunos otros menos famosos pero de igual eficacia propagandista, fueron los responsables. La atracción romántica de los viajes, de la exploración, y del descubrimiento, iniciada por el expansionismo europeo ya desde el siglo XVII, corrió como fuego en la Europa de la Revolución Industrial, y tales observadores aventureros tampoco estuvieron inmunes al llamado de un vasto y desconocido continente americano. Una ojeada a los títulos de aquellos libros en boga en aquel entonces nos arroja mucha luz sobre este fenómeno: Bülow, *Auswanderung und Colonisations Interesse des deutschen Aussenhandels* (1849); Bard, *Waika; or Adventures on the Mosquito Shore* (1855); Scherzer, *Wanderungen durch die mittelamerikanischen Freistaaten* (1857); Marr, *Reise nach Zentral Amerika* (1863); *A Ride Across a Continent: Personal Narrative of Wanderings through Nicaragua and Costa Rica* (1868); Pim, *Dottings on the Roadsides of Panamá, Nicaragua...* (1868); Wagner, *Naturwissenschaftliche Reise in Tropical America* (1870); y muchos otros (cf. Fernández 1972).

No podemos vanagloriarnos de personas de la estatura de Alexander von Humboldt, quien apenas vio los altos volcanes de Centro América desde su barco enrumado hacia México, pero, al contrario de este meteoro de los salones parisienses, aquellos que llegaron aquí generalmente se quedaron, sembrando las semillas del interés en la historia natural. A este período pertenecen varios nombres importantes: el del ya mencionado Moritz Wagner, quien asociado a Karl Scherzer publicó en 1866 *Die republik Costa Rica*; el danés Anders Sandoe Oersted,

quien visitó Costa Rica de 1846 a 1848, publicando su famosa obra *L'amerique Centrale: Recherches sur sa géographie politique, sa faune et sa flore*, impreso en Copenhague, bajo los auspicios del gobierno costarricense. Una figura poco conocida y quien merece crédito por su participación activa en el avance de la historia natural nuestra es William More Gabb, cuya obra sobre la biología, paleontología, y zoología de la Baja Talamanca (Ferrero 1978) se vio coronada por las posteriores publicaciones de E. D. Cope, L. Pilsbry, y J. A. Allen entre otros.

Este fue el período de F. Duncane Godman y Osbert Salvin, iniciadores de la obra más comprensiva de la biología centroamericana, muy acertadamente llamada *Biología Centrali-Americana*; que vio la luz entre 1879 y 1915 en muchos volúmenes, con la aprobación de los entendidos más prominentes en los diversos grupos de la fauna y la flora. Karl Sapper, geólogo de profesión y naturalista por vocación (Termer 1956) cierra este período, al publicarse la recopilación de sus apuntes sobre Costa Rica (Sapper 1943).

APARICION DE LOS BIOLOGOS COSTARRICENSES

Separar este período de los anteriores sería muy artificial, ya que la biología de campo costarricense tuvo su

origen en las causas que ahí se mencionan. En 1853, a escasos 10 años de haberse abierto el mercado cafetalero europeo, el presidente Mora Porras dio la bienvenida a dos médicos alemanes, quienes traían una carta de recomendación de Alexander von Humboldt: Carl Hoffmann (1833-59) y Alexander von Frantzius (1821-77).

Hoffman exploró las regiones altas de la Cordillera Volcánica Central (Hoffman 1856, 1857), colectó plantas y animales que envió a Berlín, combatió a William Walker en Nicaragua en 1856. Murió en 1857 y se le conmemora con los nombres de una docena de especies. Su colega von Frantzius también fue muy activo; sus exploraciones botánicas en Costa Rica, conocidas en el mundo académico, y sus colecciones de la fauna se usaron en una de las primeras listas comprensivas de los mamíferos y pájaros, tanto por él como por el famoso Cabanis de Berlín. Frantzius fundó una farmacia en San José, y donde uno de sus futuros aprendices José C. Zeledón, se interesó muy profundamente por la naturaleza, y luego llegó a tener renombre mundial como ornitólogo. La farmacia de Frantzius y Zeledón se convirtió en una cámara germinadora que dio origen a la primera camada de naturalistas locales tales como Anastasio Alfaro y J. F. Tristán (fig. 1.1).

Costa Rica, aunque se orientó hacia el comercialismo inglés, culturalmente era francesa. Pero, en las ciencias naturales sus practicantes eran verdaderamente victorianos, y prontamente a la "pandilla de la farmacia" y



Fig. 1.1 Parte de la "pandilla de la farmacia" en el antiguo Museo Nacional; a la izquierda, George K. Cherrie, Zoólogo y taxidermista centro Anastasio Alfaro, primer director; derecha al frente, un ayudante probablemente Francisco Méndez; derecha atrás, José Cástulo Zeledón (foto archivos del Museo Nacional de Costa Rica).

a sus discípulos se les veía hurgando en todas las campiñas con sus redes, sus cajas de muestras, y demás aperos.

Durante la administración de Bernardo Soto, Mauro Fernández, ministro de Educación Pública, logró una de las más significativas hazañas en la historia costarricense: desarrolló un nuevo patrón de enseñanza escolar, auspiciado en su totalidad por el gobierno, obligatorio para todos los ciudadanos hasta el sétimo grado; abrió liceos tanto para hombres como para mujeres. A Manuel María Peralta, ministro plenipotenciario en Europa, se le comisionó para contratar profesores europeos que formarían parte del cuerpo académico del Liceo de Costa Rica y del Colegio Superior de Señoritas. Esto precipitó la llegada del ingeniero de minas suizo, Henri François Pittier, acompañado por otros, cuyos nombres forman parte muy importante de la historia de Costa Rica: Pablo Biolley Julián Carmiol, Gustavo Michaud, y Juan Rudín. Con Pittier (1857-1950) comienza el período dorado de la historia natural costarricense (Conejo 1972).

De voluntad férrea, incansable y tiránico, Pittier tuvo pronto a su cargo toda la actividad científica de importancia en Costa Rica. Por su entusiasmo, fundó varias instituciones importantes, tales como el Instituto Físico Geográfico, La Sociedad Nacional de Agricultura y el Observatorio Nacional. Planeó y capitaneó una metodología multidisciplinaria para la biología de campo, inspirada en sus años de discípulo del "gymnasium" típico del siglo XIX. Los botánicos le deben el herbario nacional y su *Primitiae Florae Costaricensis*, comenzada en 1891; fue la primera flora sistemática del país. Las circunstancias de capa y espada de *Primitiae* fueron resumidas por Gómez (1978 a, b). Pittier y sus asociados en todas las ramas de la ciencia, a pesar de las dificultades financieras y técnicas, amasaron un conjunto de información aún no igualado. A su alrededor, aunque a veces contra su voluntad, estaban Adolphe Tonduz, Carl Wercklé, George Cherrie, y veintenas de investigadores extranjeros que visitaron el país por su insistencia, o que estudiaron las colecciones enviadas desde el Instituto Geográfico o el Herbario Nacional. Hasta 1904, cuando Pittier dejó el país, las ciencias de la limnología a la antropología social florecieron.

Fue en ese tiempo cuando el Museo Nacional hizo su aparición. Los motivos, que llevaron a establecer el museo, fueron brevemente narrados por Gómez (1973), quien atribuye su origen a la boga victoriana por el *bric-a-brac* y la manía francesa por "les "cabinets" de exhibición que atraparon al país cuando se sumergieron en el mercado internacional del café. En este contexto, la figura de Anastasio Alfaro es de primordial importancia, ya que por medio de su insistente persuasión, así como por la reinante intriga política, el presidente Fernández Soto inauguró el Museo Nacional en 1887. Alfaro, que en ese entonces contaba con 22 años de edad, fue el primer director. El enlace entre Alfaro y Zeledón fue en gran parte responsable de la motivación de los intereses científicos norteamericanos hacia Costa Rica. Zeledón, discípulo de Prentzner, enviado a Washington y recomendado para que aprendiera bajo el tutelaje de Robert Ridgway, preparó el terreno de la Institución Smithsonian para Alfaro y otros que habían de

seguirle. Desde entonces el flujo de investigadores norteamericanos no ha cesado. Una mirada a la publicación *Costa Rica en el siglo XIX* (1902) nos muestra las docenas de sabios que contribuyeron con sus conocimientos a la biología costarricense en los últimos veinte años del siglo pasado.

Hay tres sucesos políticos dignos de mención: (1) El gobierno de Mora le pidió a monseñor Llorente y Lafuente que abandonara el país. El resultado inmediato fue la segregación del Estado y la Iglesia en los asuntos educativos. Esto condujo a la introducción del "Krausismo" y un *currículum* más amplio en el sistema. (2) El gobierno de Bernardo Soto entronizó el positivismo en la figura de Mauro Fernández. Estos dos sucesos ayudaron a establecer las bases del republicanismo en Costa Rica. Aún en los años de 1921 se hacían sentir las profundas consecuencias de estos sucesos, 100 años después de la independencia, en los pensamientos de Ricardo Jiménez (1921). (3) El mismo Mauro Fernández, positivista por excelencia y arquitecto del sistema educativo costarricense, fue movido por razones políticas para cerrar la Universidad de Santo Tomás en 1888. Las únicas unidades educativas que permanecieron funcionando fueron la Escuela de Derecho y la Escuela de Agricultura.

PRIMERA MITAD DE UN BRILLANTE SIGLO NUEVO

Bajo la tutela de Comte y Spencer, Costa Rica empezó el nuevo siglo como mercader internacional, cuya economía se basó enteramente en la agricultura. Pero, paradójicamente, apenas tenía una incipiente y pobre escuela de agricultura que funcionaba sólo esporádicamente, debido a la falta de fondos (según un editorial en *La República* en 1890); la eventual clausura de esta escuela se debió a la transferencia de sus fondos para la construcción del Teatro Nacional, proyecto iniciado y auspiciado por la élite cafetalera). La escuela de derecho fue la única otra facultad de la universidad en esos años; produjo los profesionales necesarios para regular y conducir el recién nacido sistema bancario, las operaciones comerciales en general y para consolidar una república de estructura legalista. Entre 1898 y 1914, todas las personalidades prominentes eran abogados, lo que movió al poeta nicaragüense, Darío, a decir que Costa Rica era "una tierra de abogados, tenderos y bueyes". En ese contexto, las ciencias naturales, a pesar de la prominencia de los sobrevivientes de la "pandilla de la farmacia", fueron consideradas como una amenidad y a la investigación de campo de los naturalistas extranjeros se le veía como un pasatiempo para excéntricos y gentes adineradas, una opinión que aún persiste.

Un análisis del sistema educativo hizo que el presidente Iglesias sugiriera la reapertura de la Universidad de Sto. Tomás (discurso presidencial del 1 de mayo de 1900), pero esta iniciativa no tuvo éxito. Sin embargo, captó los intereses de la intelectualidad costarricense, que acogió esta iniciativa y durante las próximas dos décadas, algunos de ellos, influidos directamente por

Fernández buscaron ampliar su educación superior en Chile o en Europa. Formó parte muy importante de esta emigración Elías Leiva, J. F. Tristán, José Ma. Orozco, Emel Jiménez, Lucas R. Chacón, R. Brenes Mesén, y Carlos Monge, todos directamente asociados con la renovación de un *currículum* de segunda enseñanza, con técnicas educativas, o eventualmente con el renacimiento de la universidad. En los primeros años, la lenta desaparición de la vieja guardia europea o de los viejos maestros europeos y de sus discípulos directos, se refleja en la falta de lucidez en todos los quehaceres intelectuales, menos en las artes y en las letras.

En 1917, Phillip y Amelia Calvert publicaron *A Year of Costa Rican Natural History*, basado en un año de estudio sobre la biología de las libélulas, bajo los auspicios de la Academia de Ciencias de Philadelphia. Sus descripciones, hasta ahora inigualadas, son de obligación en el estudio de la biología de campo, así como en la atmósfera social de Costa Rica, durante la primera década de este siglo.

Mientras tanto, la economía costarricense sufrió un severo golpe por la Primera Guerra Mundial de 1914-18, seguido por la crisis alemana de 1923. El mercado mágico del café desapareció así como se inició, sobre las alas del cambio, e impulsado por el afloramiento de los competidores suramericanos, también por la industria bananera (Gaspar 1979). Todo esto motivó una orientación hacia los mercados y el pragmatismo norteamericano. Aunque la crisis de Wall Street de 1929 tuvo efectos beneficiosos cuando la depresión fiscal produjo la aparición de varios partidos políticos no conservadores (Aguilar 1978).

Aunque esta historia de la biología de campo puede parecer una desviación en la historia general de Costa Rica, nuestra meta es hacer un bosquejo breve del ambiente económico y político de la biología y no solamente presentar una lista de nombres citando obras, que se pueden encontrar en otros lugares (Dobles 1927; Gómez 1975a; González 1976).

El establecimiento de otros partidos políticos no sólo trajo una pluralidad de ideas sino, y lo que es más importante, de actitudes para contrarrestar los conceptos de la oligarquía cafetalera. Debido a estos cambios tuvo lugar la reapertura del sistema universitario. En los años de 1920 la falta de una universidad ya se sentía, y la inauguración de la Universidad de Costa Rica (UCR) por el partido, orientado socialmente en ese entonces en el poder, se dio sin la preparación adecuada. La apremiante necesidad de profesores permitió que muchos docentes de segunda enseñanza participaran en el desarrollo inicial de la universidad, afectándose la calidad del *currículum* de las ciencias naturales desde sus comienzos. El papel de la universidad en el estudio de las ciencias naturales y en la investigación durante los primeros veinte años de existencia fue casi nula. Primeramente, debido al interés desequilibrado hacia las artes y las letras no fue posible ofrecer carreras apropiadas; segundo, hubo mal manejo del Museo Nacional (que estaba bajo la custodia de la Universidad desde la mitad de los años 40 hasta 1953). Durante este

período las colecciones fueron abandonadas, las bibliotecas víctimas del pillaje y los esfuerzos de 65 años de dedicación fueron echados por la borda (P. C. Standley, *in litt.*; J. A. Echeverría, O. Jiménez, com pers.). Desde entonces, hasta muy entrados los años de 1960, al Museo Nacional se le puede recordar por todos, incluyendo algunos de los primeros participantes en los cursos enseñados por la Organización de Estudios Tropicales (OTS), como “el hueco”, peyorativamente.

Sin embargo, no todo fue oscuridad. En 1913 Clodomiro Picado Twight (Picado 1964) a su vuelta de París (Sorbonne, Instituto de Medicina Colonial, Instituto Pasteur) con título de doctor en ciencias (fig. 1.2), organizó el primer laboratorio clínico del hospital San Juan de Dios, y se dedicó al estudio de las riquezas naturales del país. Su producción incluye un tratado sobre *Las Serpientes Venenosas de Costa Rica* (1931, reimpresso en 1976), casi un centenar de artículos sobre diversos asuntos relacionados con la medicina tropical y con la microbiología, y, lo más importante de todo fue su investigación sobre la ecología y de las “bromelias de tanque” que le sirvió de disertación doctoral, considerándose como un trabajo pionero en la ecología tropical; algunas de sus obras importantes fueron recientemente reimpresas (Gómez 1975 b). Las ac-



Fig. 1.2 Clodomiro Picado Twight, primer biólogo académico costarricense, graduado en la Sorbona en 1913 (foto, archivos de L. D. Gómez).

tividades de Picado estaban en su apogeo cuando se llevó a cabo la pluralidad política y no se aprovechó de esta oportunidad para participar en las ideologías de su país, ya que su influencia se había hecho sentir más en este campo que en el de la biología local. De sus 322 obras publicadas, 131 versan sobre materia científica. Fue "lamarquista" (Picado y Trejos 1942), característico de un científico entrenado en París, y la mayoría de sus escritos científicos fueron publicados en el extranjero, mientras que aquellos publicados localmente fueron de un carácter más popular. Las poéticas interpretaciones sobre las biografías de Pasteur y Metchnikoff (Picado 1921) así como muchos de sus artículos en los diarios, revelan a un pensador de intenso humanismo, que busca ardientemente horizontes más amplios.

Desafortunadamente, Picado murió en 1944, viéndose así la Universidad de Costa Rica privada de sus esclarecidos aportes en aquellos años críticos de su infancia. Aunque por razones políticas se le excluyó del planeamiento de aquella institución (R. L. Rodríguez, comm. pers.), de haberse prolongado más su vida es muy posible que el desarrollo de las ciencias biológicas en la Universidad de Costa Rica hubiera sido muy diferente.

La Segunda Guerra Mundial jugó un papel muy importante en nuestra historia, ya que desestabilizó mercados y políticas, y también tuvo una influencia directa en el avance de la tecnología sobre las ciencias puras. Costa Rica se lanzó de lleno, sin preparación, en la era atómica. La educación superior tuvo, de este modo, un sesgo hacia las ciencias aplicadas, al igual que la economía fue dominada por el capital y los mercados norteamericanos. En 1948 la revolución del partido liberal finalmente decapitó los menguantes restos de las ideas conservadoras (Schifter 1979; Cerdas 1972), y Costa Rica tomó un giro hacia una tecnología que pretendía neutralizar un equilibrio entre un electorado potencial y la burocracia (Trudeau 1971). Al entronizarse un segmento mediocre de la población en las posiciones gubernamentales se produjo el inicio de un "cientifismo" en los niveles de la toma de decisiones que obstruyó el desarrollo de la ciencia verdadera. Esta masificación, que pudo haber sido evitada si los políticos hubieran leído a Ortega y Gasset, condujo inexorablemente hacia un *Vernunft* y *Widervernunft* jasperiano del avance.

Sin embargo, merece mencionarse los nombres de dos valientes idealistas: Antonio Balli, un biólogo italiano que vino al país formando parte del programa de Estudios Generales durante la renovación de la Universidad de Costa Rica en los años 1950. Balli fue un filósofo ecléctico de las ciencias y sus enseñanzas chocaron con el escepticismo y el escarnio patente, y no tuvo impacto ni sobre los estudiantes ni sobre los grupos administrativos del nivel superior de la educación (Balli 1974-77).

Rafael Lucas Rodríguez, bien conocido por la OTS, obtuvo su doctorado en la Universidad de California, Berkeley, y se le pidió que creara un Departamento de Biología para la Universidad de Costa Rica. Fue responsable del actual *currículum* de aquella escuela, diseñado para producir profesores de segunda enseñanza, de alto nivel, en el menor tiempo posible (R. L. Rodríguez, comm.

pers.). Sin embargo, paradójicamente, este *currículum* tuvo un sesgo hacia la zoología. Rodríguez fue un devoto del neodarwinismo cuya influencia pudo haber sido más fuerte si no hubiera sido por la apatía que encontró en los estudiantes. Rodríguez fue el padre intelectual de muchos proyectos de investigación y una inspiración para varios investigadores jóvenes; jugó un papel decisivo en el establecimiento de la OTS en Costa Rica. A Rodríguez se le conoce por sus múltiples contribuciones a la comunidad, especialmente en lo referente a la juventud, y por sus inigualados talentos como ilustrador botánico pero, la portentosa profundidad de su pensamiento fue poco reconocida entre sus colegas y estudiantes.

Al igual que con Picado y Balli, la producción científica y la influencia de Rodríguez es mejor conocida fuera de Costa Rica, un síntoma de que las condiciones aún no están maduras para el desarrollo de una actitud nacional hacia la biología de campo y teórica, propia de un país cuya herencia natural es de tal magnitud. Quizás Carl Wercklé tuvo una visión profética cuando le escribió a Nathaniel Lord Britton para felicitarlo por el establecimiento del Jardín Botánico en Nueva York: "Pero únicamente cuando una nación ha alcanzado el más alto nivel de desarrollo, es que se hace general el interés sobre la ciencia natural y también el hecho es comprendido por los más avanzados que, estas ciencias, la real y la original, son de un orden más alto que las ciencias sociales." Se cierra la primera mitad del siglo XX bajo las miradas resignadas de Spencer y Comte, la tenue sombra de Lamarck, y la sonrisa socarrona de Darwin.

LA CIENCIA Y LOS COSTARRICENSES

Es difícil definir el proceso histórico de la integración cultural en una sociedad. Particularmente es doloroso cuando tal integración ha sido simultánea con la consolidación de la entidad nacional en un todo. Costa Rica está en contraste con países en donde se puede examinar y analizar los orígenes y el desarrollo de la cultura de un sistema social ya constituido.

Hemos tratado con cierto detalle sobre las condiciones económicas y políticas sobre las cuales esta manifestación cultural—las Ciencias Naturales—ha evolucionado en la historia de Costa Rica al punto de presentar la ontogenia de las Ciencias Naturales o actitudes hacia ellas, en el contexto de la ciencia como un fenómeno social. Debe considerarse otro aspecto del desarrollo científico: las características sociales que permiten que la ciencia nazca, crezca, o muera en un país dado.

Ninguno de los sociólogos locales (Barahona 1953; Rodríguez 1979) ha tocado sobre el punto de la ciencia y el costarricense. Sancho (1935), con su ingeniosidad incisiva y cáustica, ignoró la actitud local hacia la ciencia, como lo hizo Láscaris en tiempos más recientes (Láscaris 1975). Sin embargo, todos estos autores concuerdan, entre dudas y pesimismo, en que los elementos de ambientes históricos y demográficos han producido una gama de circunstancias individuales y colectivas que no favorecen

la inquisitividad más allá de las razones más pragmáticas. Tales conclusiones, teñidas de lamarquismo, también concuerdan con los pensamientos expresados en muchos artículos de la prensa popular de Clodomiro Picado, y Picado es un hito de este siglo. La caracterización de una actitud hacia la ciencia no es un problema exclusivamente local, pero concierne a todas las comunidades de la América Latina y ofrece un campo fascinante para la investigación (Cardoso, Pinto, y Sunkel 1970).

REFORMA Y CAMBIO, 1955-80 (J. Savage)

El padecimiento crónico de la biología costarricense hubo de cambiar con las reformas de la Universidad de Costa Rica en 1955; el resultado fue el establecimiento de una escuela de biología. El *currículum* de la escuela fue diseñado en consulta con Archie F. Carr, un conocido biólogo y autor norteamericano. El papel de Rodríguez ya ha sido mencionado. De estos modestos comienzos surgió una bien planeada y bien dotada Escuela de Biología y el Museo Zoológico, con un complemento de 15 profesores con el grado de doctorado, algunos de los cuales tenían intereses en la zoología de campo. Más o menos simultáneamente otro nativo de Costa Rica, Alvaro Wille, con un doctorado de la Universidad de Kansas, tomó la dirección y desarrolló el museo de entomología de la Escuela de Agricultura. Mientras que la tendencia general de las agencias e instituciones gubernamentales costarricenses ha seguido aquella de otros países en desarrollo, en cuanto ponen más énfasis sobre las ciencias pragmáticas y aplicadas y la tecnología sobre las ciencias básicas, la Universidad de Costa Rica en su última encarnación ha tenido un efecto saludable en esta actitud hacia la biología.

De igual manera la revitalización del Museo Nacional en 1970 aumentó el estímulo a los costarricenses así como a los extranjeros para que llevaran a cabo estudios de campo moderno. La institución, convertida en una agencia semiautónoma del gobierno, contiene el Herbario Nacional y provee modestas facilidades de investigación y oportunidades cooperativas para los biólogos de campo. El resurgimiento extraordinario del Museo se debe, en gran parte, al botánico Luis Diego Gómez, quien también describe el origen y las actividades del Museo (Gómez 1975a, 1978a,b).

Existen otras agencias en Costa Rica que están contribuyendo al florecimiento actual de los estudios de campo. El Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) fue originalmente fundado por la Organización de Estados Americanos como el Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas (IICA) en Turrialba en 1942. En 1972 el Centro se convirtió en un ente independiente pero continúa sus enseñanzas aplicadas y su programa de investigación en agricultura, silvicultura, y manejo de la vida silvestre. Ahí también se estableció un programa de postgrado para la Universidad de Costa Rica.

El CATIE ha hospedado a muchos biólogos de campo, tanto en Turrialba como en la estación de campo en las tierras bajas en la Finca La Lola sobre la línea del ferrocarril a Limón.

La Caribbean Conservation Corporation (CCC), es un grupo de individuos dedicados a la conservación y protección de la tortuga marina que anida en las playas de Tortuguero; fue establecida en 1959 por Archie F. Carr, Jr. El profesor Carr, autoridad mundial sobre las tortugas marinas, usó este sitio para estudiar los muchos aspectos de la biología y migración de las tortugas, especialmente las tortugas verdes. Muchos biólogos de campo han trabajado en este campamento en Tortuguero que llegó a formar parte de un parque nacional en 1970.

El Ministerio de Agricultura y Ganadería (MAG), de suma importancia en el gobierno, es el responsable por la agricultura, la ganadería, la silvicultura, la pesquería, la vida silvestre y el Servicio de Parques Nacionales. Una serie de estaciones experimentales del Ministerio están ubicadas en varias localidades de Costa Rica, especialmente las de Taboga y Los Diamantes han sido usadas por muchos biólogos. La recientemente creada reserva de vida silvestre que lleva el nombre de Rafael Lucas Rodríguez Caballero, anteriormente conocida como Hacienda Paloverde, es un sitio donde ha habido muchos estudios y continuará siendo asequible para investigaciones de campo.

El Centro Científico Tropical (TSC) es una firma de consulta privada organizada en 1962 por tres norteamericanos originalmente asociados al IICA en Turrialba: Leslie R. Holdridge, un famoso biólogo forestal, conocido internacionalmente; Robert J. Hunter, un agricultor; y Joseph A. Tosi, dasónomo y experto en el uso de la tierra. Gary Hartshorn está actualmente asociado a dos de los socios originales, Holdridge y Tosi, en estudios del uso de la tierra y recursos forestales. El TSC opera una estación de campo en Rincón de Osa (1966-73), a su vez, es dueño y maneja la Reserva Forestal Monteverde, desde 1971. En ambos lugares ha habido estudios de biología de campo bastante completos. Al respecto debemos mencionar a Paul Slud, cuyas obras sobre las aves de La Selva (1960) y de Costa Rica (1964) son clásicos; su asociación con Holdridge motivó estos dos trabajos.

Por ahí del año 1968 la nómina de biólogos profesionales en Costa Rica alcanzó un punto en donde el grupo organizó su propia asociación personal, el Colegio de Biólogos, para establecer metas para los requisitos educativos y para mejorar los requisitos para el título (carrera de biólogo). El colegio lleva a cabo reuniones periódicas y se dedica a conferencias públicas y ha llegado a hacer campañas significativas para la preservación de áreas naturales en peligro, especialmente la Isla del Caño y sobre las aves acuáticas migratorias en la reserva Paloverde. La mayoría de los miembros del colegio son biólogos de campo o están orientados hacia la conservación.

El Servicio de Parques Nacionales de Costa Rica (SPN), es técnicamente parte del MAG, fue establecido en

1970 como una respuesta a las demandas de los costarricenses por un sistema de servicios de parques dedicado a la conservación de las áreas naturales de Costa Rica. Aunque varios parques se establecieron en el pasado, los cuales últimamente se han abandonado, la preocupación creciente de los conservadores costarricenses canalizada por el muy dedicado y renombrado Mario A. Boza, estimuló al gobierno de José Figueres, en su segunda administración como Presidente, después de haber estado fuera de la presidencia desde 1958 para que organizara el Servicio de Parques Nacionales en 1970. En los años siguientes, bajo el liderazgo primero de Boza y después de Alvaro F. Ugalde, y más recientemente de José M. Rodríguez, y con el apoyo de los presidentes Daniel Oduber y Rodrigo Carazo, se ha establecido un sistema de 20 parques nacionales y reservas, modelo en América Latina (Boza y Bonilla 1981). El Servicio de Parques Nacionales fomenta la investigación de acuerdo con los lineamientos de los parques.

El Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICIT) fue establecido en 1972 como un apéndice de la Oficina de Planificación del Gobierno de Costa Rica. En su doble papel de Consejo Nacional de Investigación y de Fundación Nacional de Ciencias fija las prioridades en ciencia y tecnología y provee fondos para muchos proyectos orientados hacia los estudios de campo; su presidente es Rodrigo Zeledón, parasitólogo distinguido que fue decano de la Escuela de Microbiología de la Universidad de Costa Rica.

La Universidad Nacional (UNA), fue fundada en 1973 en Heredia, enfocada hacia un *currículum* poco usual comparado con el más conocido arreglo en la Universidad de Costa Rica. Una unidad de gran importancia es la Escuela de Ciencias Ambientales, que incluye la botánica forestal y los programas de recursos marinos, entre otros.

Un hecho curioso de la historia costarricense es la casi total ausencia de interés por la biología marina. Han habido muy pocos estudios por naturalistas extranjeros sobre los organismos marinos costarricenses durante el siglo XIX y los primeros años del siglo XX, excepto aquellos que, por pura coincidencia, estuvieron relacionados con las mayores expediciones para recolectar en aguas cercanas a la república. Esta situación, sin duda, es el resultado de la concentración de la población, de la economía y vida cultural en la Meseta Central, durante la mayor parte de la historia de Costa Rica. Aunque, sin poder contar con la hospitalidad con que fueron recibidos los biólogos terrestres, los biólogos marinos no fueron atraídos hacia las costas costarricenses. El reciente establecimiento (1978) de un Centro de Ciencias Marinas en la Universidad, bajo el pujante liderazgo de Manuel M. Murillo, un connotado estudiante de la ecología de los crustáceos y la construcción de una estación marina por el CONICIT, en Punta Morales son dos hechos dignos de mención.

LA ORGANIZACION PARA ESTUDIOS TROPICALES (OTS/OET)

En 1961, la Universidad de Costa Rica (UCR) y la Universidad de California del Sur (USC) empezaron a ofrecer cursos de biología tropical en Costa Rica. El programa fue un esfuerzo cooperativo para estimular el desarrollo de los estudios de campo en Costa Rica por el director de la Escuela de Biología, Rafael L. Rodríguez, el vicedecano de Ciencias y Letras, John de Abate, quien tiene un Ph.D. en zoología de la Universidad de Tulane, y Jay M. Savage de la USC. El programa original, auspiciado por la Fundación Nacional de Ciencias de los Estados Unidos, trajo grupos de profesores de Estados Unidos a Costa Rica durante períodos de seis semanas para que fueran instruidos en biología por los especialistas residentes en Costa Rica. Los viajes de campo a muchos hábitats mayores fueron parte integral del programa.

Aproximadamente en este mismo tiempo, las universidades de Miami y de Kansas desarrollaron simultáneamente un concepto modesto de una estación de campo para estudios tropicales en Costa Rica; la Universidad de Harvard estuvo pensando en la recolocación de su Centro de Estudios Botánicos Tropicales después de que Castro incautó los Jardines Atkins en Cuba; las Universidades de Florida y Washington andaban en busca de una base tropical. Finalmente, la Universidad de Michigan había estado tratando, durante 10 años de establecer una estación de campo en el sur de México, para fines similares a los de las otras instituciones. Debido a que estos intereses y al éxito del programa UCR-USC, en una serie de términos se llegó a acordar que las metas comunes de cada una de las instituciones individuales podrían solucionarse a través de una organización cooperativa. El resultado fue la Organización para Estudios Tropicales (OTS), establecida en 1963, por un pequeño consorcio de siete universidades norteamericanas y la Universidad de Costa Rica (Smith 1978). El objetivo primordial del grupo fue desarrollar un centro para estudiantes avanzados de postgrado y de investigación en las ciencias tropicales basado en el conocimiento del ambiente tropical. El consorcio fue formado porque sus miembros reconocieron que ninguna institución, por sí sola, podía proveer el material y los recursos humanos necesarios para la tarea. En los años iniciales de la OTS, se puso principal énfasis al desarrollo de una nómina de ecólogos tropicales bien informados que tuvieran experiencia de campo en los ambientes tropicales y cuyas actividades de investigación vendrían a concentrarse en los sistemas tropicales.

En los años posteriores, la OTS llegó a crecer y a contar entre sus colaboradores a 27 instituciones de educación superior, 23 de los Estados Unidos, y cuatro de Costa Rica. Hay una oficina central en San José, Costa Rica, oficinas principales administrativas en la Universidad de Duke, una serie de estaciones de campo y otros sitios en ambientes claves en toda la república. La OTS tiene un presupuesto anual de cerca de un millón de dólares para operar con facilidad en los programas de cursos y para ofrecer aporte logístico a grupos de investigadores

independientes. Además, los más de mil cuatrocientos estudiantes que han participado en sus programas son testigos de que la OTS es la principal promotora de una nueva generación de biólogos tropicales cuyas enseñanzas están basadas en una experiencia de campo actualizada.

Ya que Costa Rica limita tanto con el Atlántico como con el Pacífico y que está dividida por una cadena alta de montañas que llega a una elevación de 3.820 m., tiene una renombrada diversidad biótica, incluyendo aproximadamente 800 especies de pájaros, 350 especies de anfibios y reptiles, y unas 10.000 especies de plantas mayores. Aproximadamente 10% de la fauna de mariposas conocidas en el mundo se encuentra en Costa Rica. De las 38 mayores formaciones vegetales tropicales, 14 están representadas en la república, desde los bosques caducifolios en las tierras bajas hasta el páramo sobre los picos más altos. Finalmente, la región es de gran interés biogeográfico porque está sobre la cadena ístmica que hizo posible el dramático intercambio de biotas entre los anteriormente separados continentes de Norte y Sur América.

La meta de las estaciones de campo de la OTS es aprovechar estas circunstancias para que sus estudiantes y sus investigadores puedan visitar una gran diversidad de ambientes, dentro de un período muy corto. Es posible visitar casi cualquier hábitat terrestre o marino en un día desde San José y llevar a cabo estudios ecológicos en varios sitios dentro de una semana. Los principales sitios utilizados por la OTS incluyen los bosques caducifolios de tierras bajas del Parque Nacional de Santa Rosa (0-320 m); los bosques de bajura y el pantano fluvial en el refugio Rafael Lucas Rodríguez Caballero (anteriormente Paloverde, 3-183 m); varias formaciones de Premontano a Montano bajo en Monteverde (1,200-1,800 m); el bosque pluvial de Premontano en Las Cruces (1,200 m); los bosques de Montano en el Cerro de Muerte (3,000 m); el bosque perennifolio en La Selva (29-100 m), sobre la vertiente Atlántica y el Parque Nacional de Corcovado en la Costa Pacífica (0-400 m). Los principales sitios marinos están en Santa Rosa, Playas del Coco (Pacífico), y el Parque Nacional de Cahuita (Atlántico), una área de arrecifes coralinos.

La estación principal de la OTS está en La Selva originalmente propiedad de Leslie R. Holdridge, quien tuvo una gran visión sobre la preservación de una muestra de bosques de tierras de bajura no perturbadas, inigualada hasta el momento. La propiedad fue vendida a la OTS por Holdridge en 1968. Este bosque perennifolio fue escogido por el Comité sobre Prioridades de Recursos en Biología Tropical del Consejo Nacional de Investigaciones de los Estados Unidos (National Research Council, United States Committee on Research Priorities in Tropical Biology) para formar parte de uno de los cuatro sitios mundiales tropicales para investigaciones intensivas ecológicas a largo plazo.

El programa lectivo de la OTS, en particular su muy famoso curso "Biología Tropical: un enfoque ecológico" (también conocido como el Curso Fundamental) nació de los esfuerzos de Daniel H. Janzen y Norman J. Scott,

quienes, a mediados de los años 1960, aumentaron el curso a ocho semanas, poniendo énfasis en la experiencia de campo a tiempo completo, y centrando el tema sobre los conceptos teóricos estimulantes de la ecología que surgieron en el período de 1965-75. Retrospectivamente, casi todas las figuras más relevantes en la biología tropical en los Estados Unidos han estado asociados a estos cursos básicos.

Cuando la OTS se fundó, en 1963, la intención fue crear una nómina de renombrados biólogos tropicales cuya experiencia de campo podría ser la base de un núcleo común de biología y ecología. Primeramente se anticipó que el entrenamiento provisto por la exposición directa a los ambientes tropicales generaría nuevos avances sobre el pensamiento de la ecología tropical. Segundo, era de esperarse que los estudiantes y la facultad pudieran llevar a cabo las investigaciones de campo en los trópicos con apenas un esfuerzo mayor que en ninguna otra parte. Tercero, se creyó que el desarrollo de esta nueva generación de biólogos tropicales vendría a aumentar la investigación básica sobre problemas de los trópicos. Cuarto, la OTS tuvo la esperanza que al aumentar el desarrollo intelectual por la participación en los cursos, se aumentaría el número y el interés de los científicos latinoamericanos hacia los estudios tropicales. Finalmente, se esperó que los graduados de la OTS llegarían a estar involucrados en los aspectos del manejo de los recursos renovables naturales.

En relación con las condiciones de investigación, la OTS dio el impulso a una nueva ola de estudios, especialmente sobre aspectos ecológicos. A pesar de tener casi todos los estudios previos de campo en Costa Rica una orientación hacia la taxonomía y la sistemática, las nuevas teorías ecológicas de 1960 y 1970 fueron bien entendidas, aprobadas y revisadas y las nuevas ideas fueron generadas por los biólogos tropicales interesados en esta importante área. La publicación de varios centenares de trabajos, basados en los estudios de la OTS durante los primeros 15 años de su existencia, son testigos del entusiasmo generado por sus oportunidades en Costa Rica.

De carácter menos incisivo fueron los esfuerzos de la OTS para establecer un programa de ciencia "en grande" de estudios coordinados del ecosistema (1968-76); la infraestructura necesaria simplemente no materializó, y, mientras los componentes individuales y los principales investigadores individuales tuvieron mucho éxito, la idea de un esfuerzo integrado en la práctica falló. El concepto de un análisis de un ecosistema en dos bosques tropicales de bajura, uno caducifolio (Paloverde) y el otro perennifolio (La Selva) no fue erróneo. La puesta en práctica de este concepto falló porque no hubo ningún científico, en particular, que sirviera de coordinador y de jefe del proyecto en su totalidad. Los investigadores y los proyectos dentro de un estudio ecológico comparativo incluyeron las comunidades de bosques y la productividad primaria (Kenneth J. Turnbull); biología reproductiva de plantas (Herbert G. Baker y Gordon W. Frankie); interacciones de los escarabajos (Jack E. Coster); desarrollo primario de los bosques (Gordon H. Orians); la herpetofauna del mantillo (Jay M. Savage y Ian R. Straughan); ciclos reproductivos,

biomasa, y alimentación en consumidores vertebrados (Henry S. Fitch); interacciones entre insectos y plantas (Lawrence E. Gilbert); crecimiento inicial de los árboles (James S. Bethel); ciclos minerales (Dale W. Cole); biometeorología (Leo Fritschen); suelos y nutrimento de plantas (Stanley P. Gessel); interacciones entre las comunidades de plantas (William H. Hatheway); dinámica de los insectos (Daniel H. Janzen).

Los estudios coordinados de índole más restringida e individualmente sobre la biología de poblaciones han sido el modelo desde 1976. Los títulos de los trabajos publicados constituyen parte de las bibliografías de este libro; el contenido de muchos de ellos se encuentra en los artículos que siguen.

FUTURO DE LA BIOLOGIA DE CAMPO COSTARRICENSE

La enorme y trágica devastación de los bosques tropicales durante las últimas décadas (Myer 1981) parece continuar a pesar de los grandes esfuerzos de todos aquellos que se preocupan por los ambientes naturales. No obstante, Costa Rica ya cuenta con una buena nómina de estos individuos cuya orientación ha sido formada por la nueva teoría ecológica, el movimiento ecológico y estímulo de un continuo contacto con la ciencia estadounidense a través de la OTS, ¿podrán los biólogos costarricenses oponerse a esta tendencia? Costa Rica ya tiene una base científica sólida en el CONICIT, sus universidades y el Museo Nacional. Hay un ambiente positivo de actitud propia hacia los problemas ecológicos para encarar este dilema. El sistema costarricense de parques nacionales ofrece la esperanza de que aquellas comunidades maravillosas, diversas de organismos tropicales, serán preservadas para el gozo de futuras generaciones y para el estudio de los futuros científicos.

Pero, ¿podrán estos factores vencer el pragmatismo del hombre económico, especialmente el pragmatismo de la cultura latinoamericana? ¿Podrán las ganancias a corto plazo ser ignoradas en aras de los beneficios a largo plazo para la nación? ¿O podrá Costa Rica, que en la actualidad está en una situación de dar un ejemplo al resto de la América tropical, sucumbir igualmente?

Esto no lo sabemos. Costa Rica quizás dentro de todos los países tropicales debido a su historia, sus compromisos con la preservación de áreas naturales y su emergente conocimiento científico podrá esquivar la tentación de una explotación incontrolada de sus tierras. Si esto tuviera éxito, en donde todos han fallado, podría ser el faro que sirviera de guía a los otros en la salvación de los ambientes tropicales naturales. El pesimista, aunque tenga los mejores augurios para Costa Rica, puede llegar a creer que a finales de este siglo no habrá aquí espacio ya para la biología de campo. Únicamente quedarán campos de cultivo, una meseta central hacinada y contaminada, colinas erosionadas, y ríos sedimentados. El optimista teme lo peor aunque recuerda los cambios en las actitudes nacionales costarricenses de las dos últimas décadas, los aplicados

biólogos jóvenes y los conservacionistas que ayudaron a desarrollar la conciencia sobre el ambiente nacional, y la naciente preocupación sobre los conocimientos básicos del ambiente y su biota, acoplados a la planificación para el beneficio del hombre y del ambiente. Esta actitud quizás sea errada, pero quizás, a la larga, puede ser acertada si aún existe la biología tropical en el siglo XXI.

Pero, aún nos acordamos de los cielos azules brillantes, las nubes blancas, los densos bosques en las faldas de los volcanes, la lluvia torrencial, la complejidad verde del dosel del bosque visto desde lo alto de una montaña, y nuestra insignificancia en el regazo del bosque. Nos acordamos de la maravilla y del asombro cuando una danta asustada nos sale al paso, las mariposas "Morfo", el sonoro canto del pájaro campana desde lo alto del bosque. Solamente en el trillo del descubrimiento, seguido por una larga fila de nuestros antepasados, en los cerros y bosques de Costa Rica, podemos creer que el hombre es tan insensato como para destruir completamente este mundo especial. ¡No podemos permitir que esto sea así! Una vez que esto se nos haya ido de las manos, una parte básica especial de nuestro propio ser también habrá desaparecido y después el hombre propio no podrá sobrevivir. ¡Viva Costa Rica!, le deseamos mucho éxito en esta noble tarea.

- Aguilar B., O. 1978. *Costa Rica y los hechos políticos de 1948: Problemática de una década*. San José: Editorial Costa Rica.
- Balli, A. 1974-77. *Ideas biológicas*. Department of Biology, University of Costa Rica. Mimeographed.
- Barahona J., L. 1953, *El gran incógnito: Visión interna del campesino costarricense*. Serie Ensayos 3. San José: Editorial Universidad de Costa Rica.
- Boza, M., and Bonilla, A. 1981. *The National Parks of Costa Rica*. Madrid: INCAFO.
- Cardoso, F. H.; Pinto, A.; and Sunkel, O. 1970. *América Latina: Ciencia y tecnología en el desarrollo de la sociedad*. Colección Tiempo Latinoamericano. Santiago de Chile: Editorial Universitaria.
- Cerdas, R. 1972. *La crisis de la democracia liberal en Costa Rica*. Series 6. San José: EDUCA.
- Colón, C. 1972. *Diario de Colón*. 2d ed. Madrid: Editorial Cultura Hispánica.
- Conejo G., A. 1972. *Materiales para una bio-bibliografía costarricense del Dr. Henri Pittier Dormond*. Tesis de grado, Universidad de Costa Rica.
- Dobles S., L. 1927. *Indice bibliográfico de Costa Rica*. Vols. 1-3. San José: Lehmann.
- Estrada M., L. 1965. *La Costa Rica de Don Tomás de Acosta*. San José: Editorial Costa Rica.
- Fernández G., R. 1972. *Costa Rica en el siglo XIX*. 3 ed. San José: EDUCA.
- Ferrero A., L. 1978. W. M. Gabb. *Talamanca: El espacio y los hombres*. Serie Nos Ven 7. San José: Ministerio de Cultura, Juventud y Deporte.
- Folkman, D. I. 1970. *The Nicaragua route*. Salt Lake City: University of Utah Press.

- Gaspar, J. C. 1979. *Limón 1880–1940: Un estudio de la industria bananera en Costa Rica*. San José: Editorial Costa Rica.
- Gómez P., L. D. 1973. El Museo Nacional de Costa Rica. *Museum* (UNESCO) 25:182–84.
- . 1975a. *Bibliografía geológica y paleontológica de Centroamerica y el Caribe*. San José: Museo Nacional de Costa Rica.
- , ed. 1975b. Biology of Bromeliaceae. In *Historia natural de Costa Rica*, vol. 1. San José: Museo Nacional de Costa Rica.
- . 1978a. Contribuciones a la pteridología costarricense. XI. Hermann Christ, su vida, obra e influencia en la botánica nacional. *Brenesia* 12–13:25–79.
- . 1978b. Contribuciones a la pteridología costarricense. XII. Carlos Wercklé. *Brenesia* 14–15:361–93.
- González F., L. F. 1976. *Historia de la influencia extranjera en el desenvolvimiento educacional y científico de Costa Rica*. 2d ed. Biblioteca Patria. San José: Editorial Costa Rica.
- . 1978. *Evolución de la institución pública en Costa Rica*. 2d ed. Biblioteca Patria. San José: Editorial Costa Rica.
- González V., C. 1977. *Historia financiera de Costa Rica*. 2d ed. San José: Editorial Costa Rica.
- Hall, C. 1978. *El café y el desarrollo histórico-geográfico de Costa Rica*. San José: Editorial Costa Rica–EUNA.
- Hoffmann, Carl. 1856. Excursion nach dem Volcán de Cartago in Central America. *Bonplandia*, no. 6.
- . 1957. Eine Excursion nach dem Barba-Vulkan in Costa Rica. *Bonplandia*, no. 16.
- Houwald, G. von. 1975. *Los Alemanes en Nicaragua*. Serie Histórica 2. Managua: Banco de América.
- Jiménez, R. 1921. El Colegio de Cartago. *Repertorio Americano* (San José).
- Láscaris C., C. 1964. *Desarrollo de las ideas Filosóficas en Costa Rica*. San José: Editorial Costa Rica.
- . 1975. *El costarricense*. San José: Editorial Universidad Centroamericana (EDUCA).
- Myers, N. 1981. The hamburger connection: How Central America's forests became North America's hamburgers. *Ambio* 10:3–8.
- Picado Ch., M. 1964. *Vida y obra del Doctor Clodomiro Picado*. Biblioteca Autores Costarricenses. San José: Editorial Costa Rica.
- Picado T., C. 1921. Pasteur y Metchnikoff. *Repertorio Americano* (San José).
- Picado T., C., and Trejos W., A. 1942. *Biología hematológica comparada*. San José: Editorial Universidad de Costa Rica.
- Rodríguez, V. E. 1979. *Apuntes para una sociología costarricense*. 3d ed. San José: Editorial Universidad Estatal a Distancia.
- Sancho, M. 1935. *Costa Rica, Suiza Centroamericana*. San José.
- Sapper, C. 1943. *Viajes a varias partes de la República de Costa Rica 1899–1924*, ed. J. F. Trejos. San José: Universal.
- Schifter, J. 1979. *La fase oculta de la guerra civil en Costa Rica*. San José: Editorial Universitaria Centroamericana (EDUCA).
- Slud, P. 1960. The birds of Finca "La Selva," a tropical wet forest locality. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 121:49–148.
- . 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1–430.
- Smith, C. M. 1978. The impact of O.T.S. on the ecology of Costa Rica. *Texas J. Sci.* 30:283–89.
- Soley G., T. 1975. *Compendio de historia económica y hacendaria de Costa Rica*. 2. ed. Biblioteca Patria. San José: Editorial Costa Rica.
- Termer, F. 1956. Carlos Sapper: Explorador de Centro-América (1866–1954). *An. Soc. Geog. Hist. Guatemala* 29:55–101.
- Trudeau, R. H. 1971. Costa Rican voting: Its socio-economic correlates. Ph.D. diss., University of North Carolina.

CAPITULO 2

LA RUTA DE DISPERSION CENTROAMERICANA: HISTORIA BIOTICA Y PALEOGRAFICA

P.V. Rich y T. H. Rich

La franja angosta de tierra que une a los Neotrópicos de América del Sur y el Neoártico de Norte América, dos grandes reinos biogeográficos, no siempre ha sido como lo es en la actualidad. Hoy, Centroamérica forma una conexión terrestre continua entre el norte y el sur, sirviendo tanto de puente para las formas terrestres (Marshall *et al.* 1982), como de barrera para las formas marinas que pudieran pasar de este a oeste y viceversa entre el Caribe-Golfo de México y el Océano Pacífico.

En tiempos pasados, esta región fue el corredor continuo y paso insular para las formas terrestres, también fue una barrera y corredor para las formas marinas, de modo que tiene una historia variada que no puede deducirse de su configuración actual.

Para comprender las asociaciones bióticas de hoy en Costa Rica, así como en el resto de Centro América, sería útil saber algo sobre la historia de la región. Por consiguiente, es importante que este libro incluya secciones sobre la historia geológica (ver el *Capítulo 4*), y sobre fósiles vegetales y animales. En este capítulo nos ocupamos de tres aspectos importantes de la historia de Centro América. En primer lugar, podemos especular sobre el aspecto del área paleogeográfica y paleoambiental, durante los últimos 600 millones de años (Fanerozoico). En segundo lugar, presentamos un resumen rápido sobre la historia biótica, es decir, un resumen de lo que se conoce de los fósiles tanto marinos como terrestres, haciendo énfasis en los últimos 60 millones de años que son los más importantes en el desarrollo de las floras y faunas modernas de la región. En tercer lugar, evaluamos el papel que ha jugado la zona en el intercambio biótico entre los diferentes reinos biogeográficos, y en qué forma han llegado a tener sus actuales características particulares.

LA PALEOGEOGRAFIA DE CENTRO AMERICA DURANTE EL FANEROZOICO: LOS ULTIMOS 600 MILLONES DE AÑOS

Costa Rica está incluida dentro de la angosta franja de tierra que actualmente une a los importantes reinos biogeográficos del Neoártico (América del Norte), y del Neotrópico (América del Sur). Hoy día, esta zona generalmente se incluye dentro del reino Neotropical, pero es indudable que posee características propias del Neoártico y que juega un papel de puente filtrador (ver Simpson 1965;

Marshall *et al.* 1982) a través del cual pueden pasar muchos organismos. Además, en la actualidad, sirve como barrera entre el Caribe y el Pacífico para las formas marinas; pero, según lo han demostrado los estudios paleontológicos, su papel ha cambiado muchas veces. Primeramente podemos tratar de reconstruir el aspecto que tenía Centro América geográficamente, y de definir su relación tanto con Norte América como con Sur América a través de los tiempos. Con este fin, presentaremos un breve resumen de varias teorías actuales, ninguna de las cuales ha tenido aceptación general.

Hace no menos de veinte años, la mayoría de biogeógrafos habría dicho que América Central siempre ha sido como es hoy día. Los únicos cambios que se sugerían habrían sido levantamientos y hundimientos esporádicos en relación con el nivel del mar, y levantamientos y hundimientos de las montañas que conforman la columna vertebral de la región. Pero en lo que respecta a porciones de Centro América, pasando por diferentes grados de longitud y latitud, la opinión general fue que tal cosa "era imposible". Los continentes, al igual que todas sus partes, eran considerados estables, si no en "forma vertical", definitivamente sí "en forma horizontal", en relación con la superficie terrestre y con otros continentes. Esta hipótesis "estable" constituye pues una manera de ver el pasado de Costa Rica y el resto de América Central.

LA TECTONICA DE PLACAS Y AMERICA CENTRAL

Más recientemente se han lanzado una serie de teorías de carácter "móvil", que sostienen que partes de Centro América se han movido marcadamente y que la actual forma de la región no es muy antigua. Todas estas teorías dan por correcta una teoría sintética conocida como "La tectónica de placas" (Ver cualquier texto reciente de Geología para una explicación completa de este fenómeno, por ejemplo Tarling y Tarling 1971, o Wyllie 1976), y la existencia de una teoría del movimiento del fondo del mar. De manera sencilla, esta teoría sugiere que la corteza terrestre (los últimos cientos de kilómetros de la roca externa), está compuesta de una serie de placas (ver *fig. 2.1*), conectadas, entre sí, por tres tipos de fronteras: cordilleras, fosas y fallas de transformación (ver *figs. 2.2 y 2.3*).

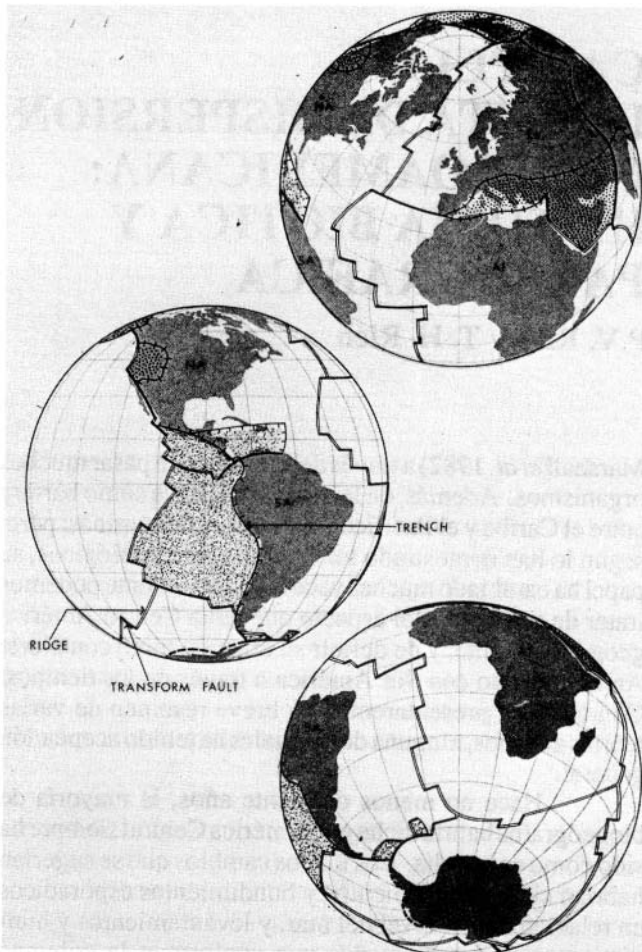


Fig. 2.1 Divisiones mayores (placas litosféricas) que se han movido entre ellas según Middlemiss Rawson, Newall (1971). Las fronteras principales son de tres tipos: Cordilleras en las que se depositan los materiales y se aumentan las placas; fosas en donde el material superior subyace otros materiales; y fallas de transformación en las que el material se desliza lateralmente a otra (v. g., la falla San Andrés en California). En este diagrama, representa las cordilleras; n° fosas; 1 falla de transformación.

Cuando rozan dos placas en las cordilleras surge roca derretida desde el fondo, causando que las placas aumenten su tamaño y se muevan en direcciones opuestas (las crestas, como la del Atlántico, pero también pueden tener contrapartes terrestres como en la parte central de Islandia). A lo largo de este tipo de formaciones generalmente ocurren temblores superficiales y actividad volcánica.

Las fosas son los límites en las cuales una placa superior (placa litosférica) se buza bajo otra, y la placa inferior es entonces consumida o removilizada. En estas zonas se produce una contracción de la corteza terrestre, y los temblores profundos son comunes a lo largo del plano de la placa inferior o descendiente. La fosa oceánica en la costa oeste de Sur América es un ejemplo conocido, a menudo asociado con devastadores terremotos en Chile y otros países del oeste de Sur América. Con estas fosas se asocian no sólo los temblores superficiales, moderados o profundos, sino también el vulcanismo. En las fosas donde

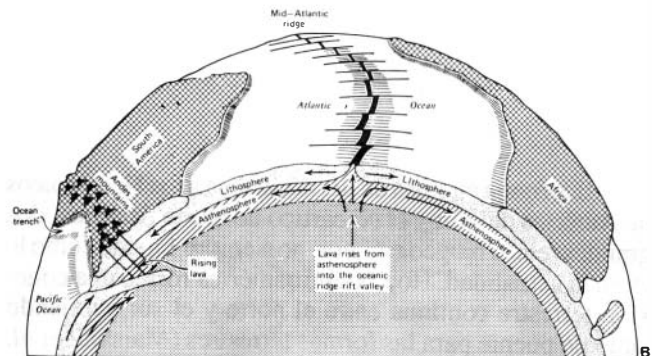
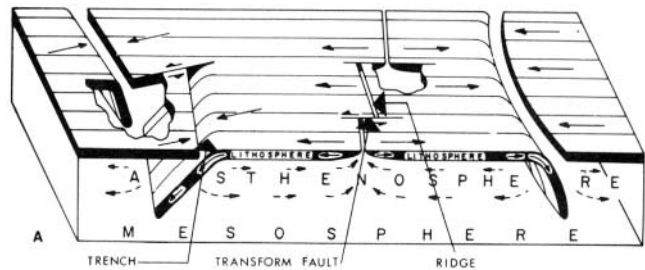


Fig. 2.2 Corte transversal de los 700 km superiores de la tierra que muestra las divisiones mayores entre las placas corticales, a) según Sykes (modificación; 1972). b) según Wyllie (1976).

una placa descende bajo la otra, son comunes los volcanes, como en las Antillas Menores. La tremenda explosión del Monte Pelado, a principios de este siglo, constituye un ejemplo extremo.

Las fallas de transformación se dan cuando dos placas se deslizan lateralmente entre sí, teniendo, como resultado epicentros someros. La mayor parte de estas fallas están en las cuencas oceánicas pero, ocasionalmente, se presentan en tierra firme, como parece ser el caso de la Falla de San Andrés en California.

Numerosos y detallados estudios sobre magnetismo del fondo del mar, sobre vulcanismo, la sismología, la geología general, y varios otros aspectos de la geología, sugieren que la teoría de tectónica de placas es la mejor, entre las que existen actualmente, para explicar estos fenómenos. Un aspecto muy importante que aún queda por explicarse, sería cuál es el mecanismo que produce el movimiento de las placas, aunque se han hecho varias sugerencias al respecto (Ver fig. 2.4).

Cuando se aplica el modelo de la tectónica de placas a la historia del área comprendida entre Norte y Sur América, es decir, el Caribe y el Golfo de Méjico, surgen varias teorías. La mayor parte de los estudiosos se han ocupado únicamente de los últimos 100 ó 200 millones de años de historia (Dietz y Holden 1970; Fox, Schreiber y Heezen 1971; Freeland y Dietz 1971; Malfait y Kinkelman 1972, por ejemplo), pero algunos han intentado hacer reconstrucciones remontándose a 600 millones de años (Walker y Rowett 1972), empezando en la era del Paleozoico (Ver figs. 2.5 y 2.6).

Es un hecho que hay rocas del Paleozoico en algunas partes de América Central, todas al Norte del Centro de Nicaragua y algunas de ellas de hace al menos

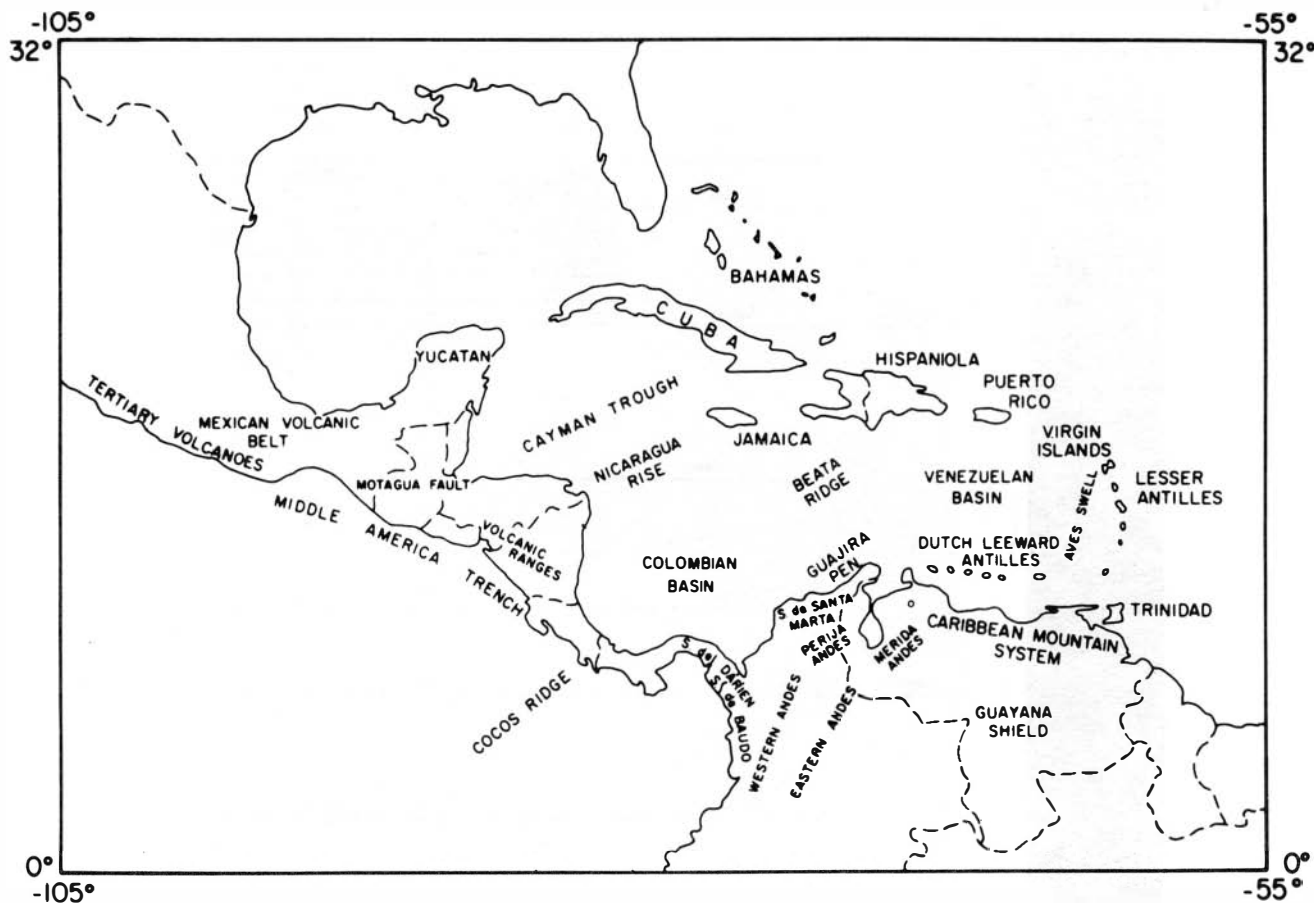


Fig. 2.3 Aspectos geográficos importantes de ambientes terrestres y marinos de Centro América y del Caribe (según Ladd 1976).

400 millones de años, del Período Silúrico (Nairn y Stehli 1975). Pero se desconoce qué relación paleogeográfica tenían estas rocas entre sí, así como con otras fuera del área. Por ejemplo, no existe consenso sobre si el Golfo de México se formó durante el Mesozoico, o si es una formación más antigua, del Paleozoico o del Precámbrico. Algunos especialistas sugieren que el primero y único Golfo de México comenzó en el Mesozoico, y gradualmente se expandió conforme se desarrollaron el Atlántico Norte y Sur durante los últimos 200 millones de años.

Otros sugieren que esta fue únicamente la última etapa de la historia de un océano mucho más antiguo, que habría existido desde el Paleozoico y que pudo haberse cerrado parcial o totalmente durante el mismo período para o al principio del Mesozoico, abrirse de nuevo durante el Mesozoico al presente. De acuerdo con esta última teoría, habría habido un protogolfo así como un moderno Golfo de México (para un buen tratado de esta controversia ver Cebull y Sherbet 1980). Gradualmente se acumulan pruebas de que la teoría del protogolfo es la más lógica (Cebull y Sherbet 1980; Ross 1979).

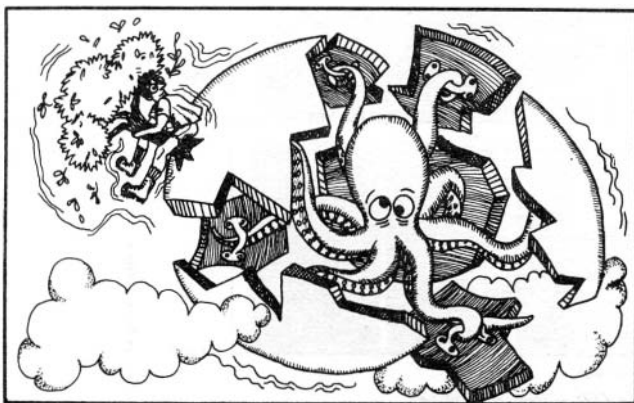


Fig. 2.4 Mecanismo hipotético para explicar el deslizamiento de las placas litosféricas (según Rich 1976).

Más pertinente para los estudios de la biota viviente de América Central, es la reconstrucción paleogeográfica de la última fase del Mesozoico y del Cenozoico, cuando los mamíferos, las aves y las angiospermas se dispersaron ampliamente. Aunque aún existe desacuerdo entre los geólogos "movilistas" sobre la forma en que podría armarse y desarmarse Centro América correctamente, existe una gran cantidad de datos paleomagnéticos y de información proporcionada por estudios de los fósiles y de geología general, que ponen mucho más limitaciones a las teorías basadas en los últimos 200 millones de años, que a las que se remontan a tiempos más antiguos.

La figura 2.7 ilustra varias hipótesis sobre la configuración del Continente a principios de la era del Mesozoico. Aunque estas hipótesis recogen varias opiniones divergentes, todo parece indicar que la separación

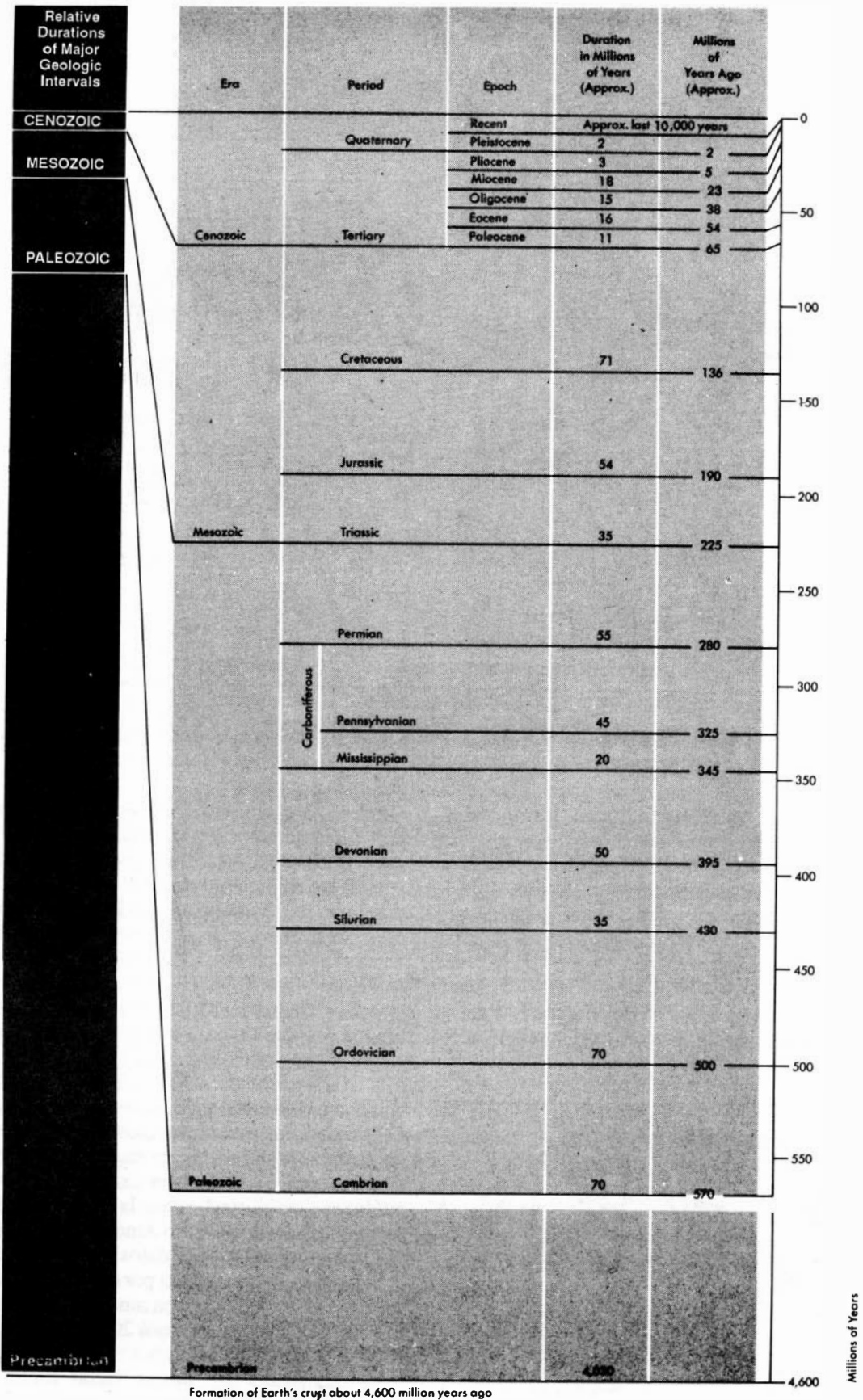


Fig. 2.5 Formación de la corteza de la tierra desde hace aproximadamente 4.600 millones de años
Escala de tiempo geológico con nombres y datos absolutos sobre las divisiones mayores desde el comienzo del mundo hasta el presente (según McAlester 1976).

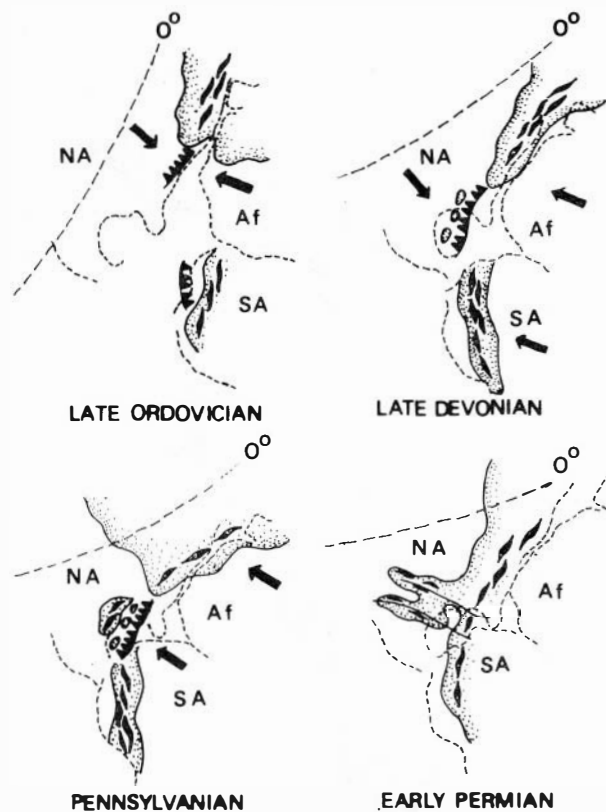


Fig. 2.6 Historia hipotética de Centro América en el Paleozoico desde 600 a 225 millones de años (según Walper y Rowett 1972).

de Norte y Sur América, así como la separación de ambas y África, fue mínima, y que por consiguiente hubo muy pocas barreras para la dispersión de las formas terrestres. Las formas marinas del Atlántico y del Pacífico se habrían visto afectadas de diferentes maneras según la reconstrucción que se hubiera escogido. Durante el Mesozoico y el Cenozoico, el Atlántico Norte y el Sur, así como el Golfo de México y el Mar Caribe, se desarrollaron y aumentaron paulatinamente de tamaño (ver *figs. 2.8-10*). Malfait y Dinkelman (1972) han sugerido que durante la expansión de estas cuencas oceánicas, el área centroamericana se vio afectada por la incursión de una parte de la corteza del Pacífico, lo que determinó la paleografía de toda esta zona. Otros autores (v.g. Gose y Scott 1979; Gose y Swartz 1977; Anderson 1978; y Smith 1978), no están totalmente de acuerdo con este modelo, prefiriendo el de una serie de placas superiores del Pacífico este y del Caribe que giran unas contra otras, lo que eventualmente condujo a la agregación del Cenozoico tardío para formar la Centro América terrestre como la conocemos en la actualidad. Aunque no está muy claro sobre cuál de las múltiples teorías es la correcta, sí es aparente que, a partir del Mesozoico y hasta por ahí del Plioceno (hace 5-6 millones de años, Raven y Axelrod 1975), no existía conexión terrestre entre Norte y Sur América a través de América Central (ver nuestra sección de Paleontología, y Bandy y Casey 1973, Casey *et al.* 1971), aunque muy bien podría haber existido una conexión vía Europa y África.

LA TECTONICA DE PLACAS Y COSTA RICA

La historia geológica de Costa Rica, en contraste con la de la "América Central Nuclear" (al Norte de Nicaragua), abarca solamente de mediados del Mesozoico al presente. No se conocen rocas paleozoicas desde el Norte de Nicaragua hasta Colombia (Nairn y Stehli 1975). La historia de la geología terrestre de esa época ha sido asociada con el vulcanismo, al igual que los sedimentos marinos del Mesozoico.

La mayoría de la secuencia del Mesozoico, cuyo ejemplo es el Complejo de Nicoya, muy evidente en la Península del mismo nombre (ver *cap. 4*), representa sedimentos marinos profundos probablemente asociados con una fosa, que resultó de la removilización de una corteza oceánica sobre la placa descendiente detrás de la fosa (ver *fig. 2.2*).

Las rocas del Cenozoico (incluyendo el Período Terciario antiguo y el Cuaternario moderno), incluyen fracciones sedimentarias marinas, terrestres y volcánicas (así como plutónicas; ver *cap. 4*). Los sedimentos terrestres representan desechos volcánicos, depósitos fluviales y lacustres descendientes del espinazo emergente de América Central, que continúa creciendo debido a la acción volcánica. Según la hipótesis de Malfait y Dinkelman (1972), estas montañas (*figs. 2.2 y 2.8-10*) han resultado del surgimiento de material fundido, producido en el borde de una placa superior descendiente detrás de la fosa de América Central. No fue sino hasta la última parte del Plioceno que alcanzaron su altura actual. La mayoría de los sedimentos terrestres, depositados conforme se elevaban estas montañas, tienen muy pocas áreas expuestas (a menudo sólo a lo largo de quebradas y cortes de caminos); pero por lo demás están, ya sea cubiertas de vegetación o profundamente desgastadas, por lo que son muy raros los depósitos de fósiles que contiene.

Durante la mayor parte del Cenozoico el área desde Nicaragua hasta el norte de Colombia probablemente habría sido similar a las actuales Antillas Menores, volcánicamente activas, diversa topografía y ambientalmente, pero definitivamente no formando una continua conexión terrestre. Esta zona constituye un ejemplo perfecto de la ruta de dispersión masiva de Simpson (1965), entre Norte y Sur América, que permitía únicamente el paso a muy pocas formas terrestres, no por designio, sino simplemente al azar.

HISTORIA DE LA FLORA DE CENTRO AMERICA: LAS ANGIOSPERMAS

Hoy, las angiospermas, o plantas superiores, son las plantas terrestres dominantes, y han mantenido ese dominio por más de 80 millones de años. Las angiospermas actuales en Centro América y, en realidad, toda la flora centroamericana, son muy similares a las de Sur América. Al revisar estas similitudes, Raven y Axelrod (1975) sugieren que desde el origen de las angiospermas durante el Período

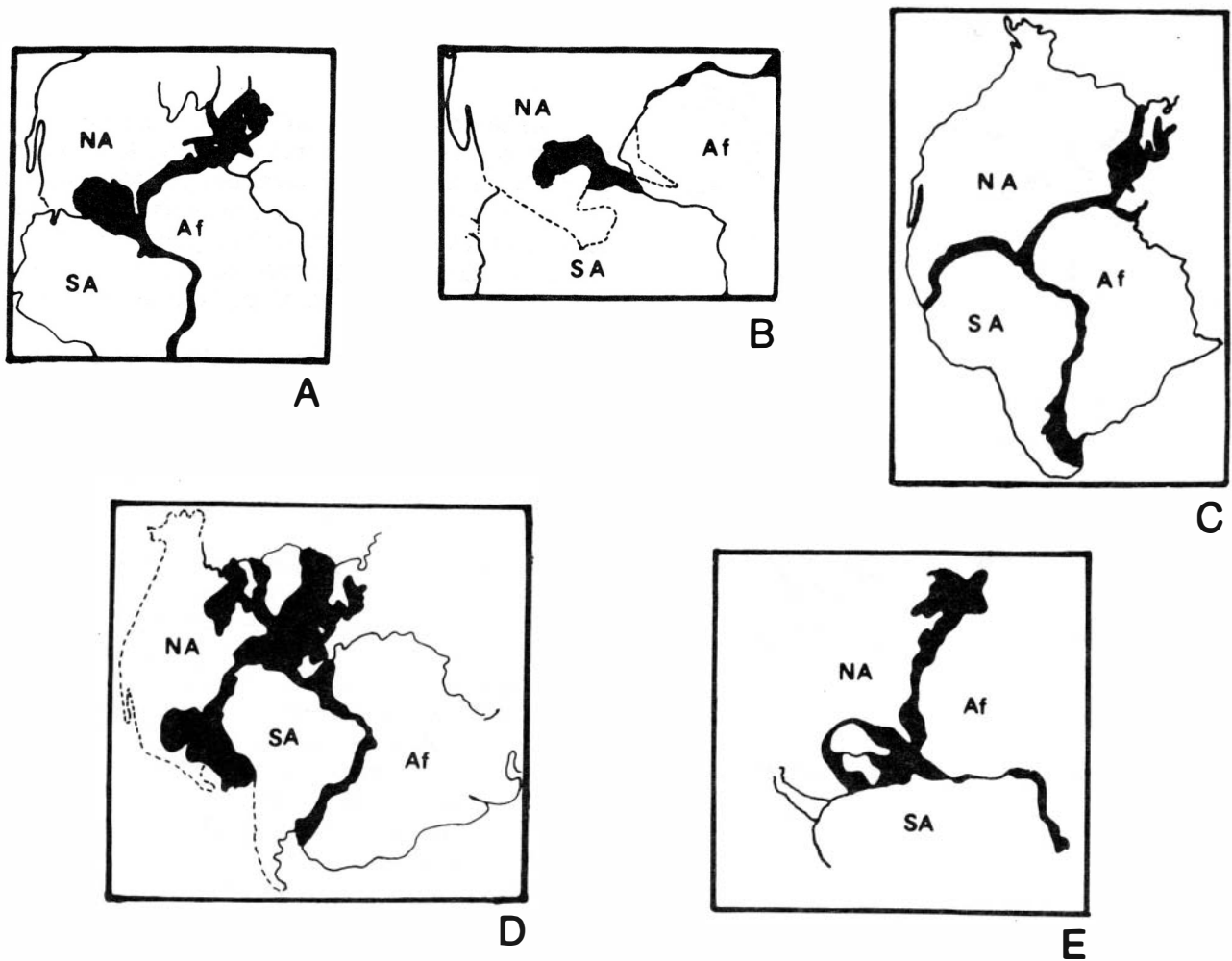


Fig. 2.7 Cinco explicaciones hipotéticas de la formación de los continentes justo antes de los principales deslizamientos mayores durante el Triásico (Mesozoico temprano), aproximadamente hace unos 200 millones de años a) "Ensamblaje de Bullard" según Sherbet y Cebul 1975. b) según Freeland y Dietz 1971. c) según Walper y Rowet 1972. d) según Morel e Irving 1980. e) según Freeland y Dietz 1971.

Cretácico, Africa, Sur América, y quizá incluso algunos de los fragmentos aún no consolidados de Centro América se habrían constituido en un sitio de importancia evolutiva. La mayor parte de las tierras bajas tropicales del mundo estaban concentradas en estas áreas. Conforme se separaron Africa y Sur América, a partir del Cretáceo, y conforme Sur América comenzó a converger en algunas partes con Centro América, se presentó una dispersión masiva, y las formas suramericanas ocuparon estas áreas.

Raven y Axelrod (1975) también afirman que la dispersión en el sentido contrario, de Norte a Sur América, no fue sorprendente. "Géneros tales como los abetos (*Abies*), el aliso o jaúl (*Alnus*), el *Liquidambar*, la haya (*Fagus*), el nogal (*Juglans*) y el olmo (*Ulmus*), habían ya llegado a las montañas del Sur de México hace 16 millones de años" (p. 441). Algunas de estas formas se extendieron a lo largo de Centro América hacia Sur América, llegando los nogales al norte de Sur América por lo menos hace 8 millones de años, los alisos hace unos 700.000 años, y los robles (*Quercus*) hace unos 150.000 años. Hacia finales

del Plioceno (hace unos 2 ó 3 millones de años), las montañas eran lo suficientemente altas como para ofrecer un paso seguro a las plantas adaptadas a las alturas.

Durante el Pleistoceno, aparecieron por primera vez los climas fríos en las latitudes tropicales (Raven y Axelrod 1975), lo que provocó aún más la dispersión de las especies de montano. Formas tales como las grosellas y las uvas de Corinto (*Ribes*), el *Astragalus*, los sauces (*Salix*), la *Oenothera*, probablemente se dispersaron de Norteamérica hacia el sur, durante el último millón de años.

Además, durante el Pleistoceno hubo períodos de mayor aridez que en los tiempos modernos (Raven y Axelrod 1974) Las sabanas se extendieron, así como los arbustos espinosos, y esta alteración ambiental favoreció el intercambio entre el norte y el sur de animales mejor adaptados a zonas áridas y de formas pastoriles, tales como los gliptodontes, los caballos, los perezosos terrestres y los camellos (*ver más adelante*).

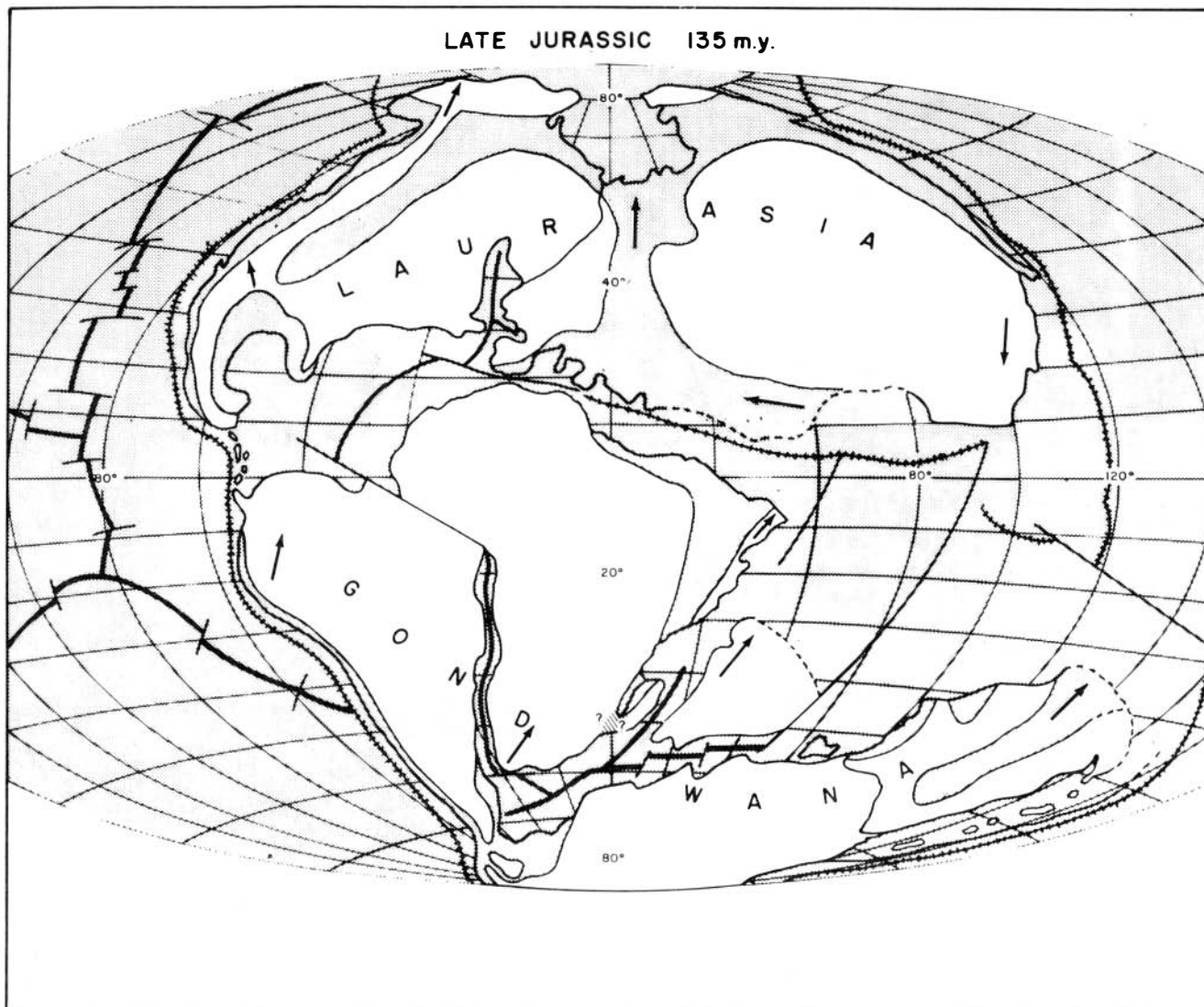


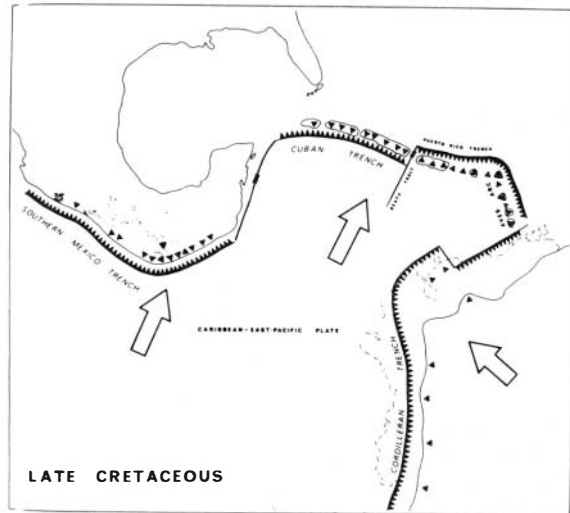
Fig.2.8 El mundo durante el Mesozoico medio, hace 135 millones de años. Las líneas de achuradas indican las fosas oceánicas en donde se está hundiendo la corteza; las líneas negras gruesas, las cordilleras en expansión; las líneas delgadas, fallas de transformación. Las flechas indican el rumbo de las placas corticales individuales entre ellas. Las áreas blancas son los hábitats terrestres (según Rich 1975).

SECUENCIAS DE ROCAS EN AMERICA CENTRAL CON ENFASIS EN LOS SEDIMENTOS MARINOS E INVERTEBRADOS: FOSILES DESDE EL PALEOZOICO HASTA TIEMPOS RECIENTES

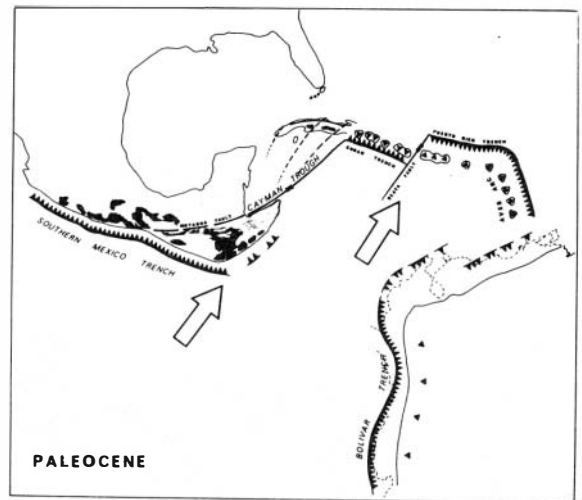
Woodring (1964), resumió muy bien los patrones de afloramiento de las rocas marinas en América Central, las que se ubican cronológicamente de acuerdo con los fósiles de invertebrados que se encuentran en ellas. La mayoría de estos fósiles son foraminíferos y radiolarios o moluscos, (bivalvos primarios y gastrópodos); ver fig. 2.11).

Las rocas más antiguas en América Central se encuentran en las cordilleras deformadas del Norte de Nicaragua, definitivamente anteriores al inicio del Pérmico y podrían ser hasta del Precámbrico. Rocas marinas del Pérmico temprano yacen directamente sobre estas rocas ígneas y metamórficas mayores.

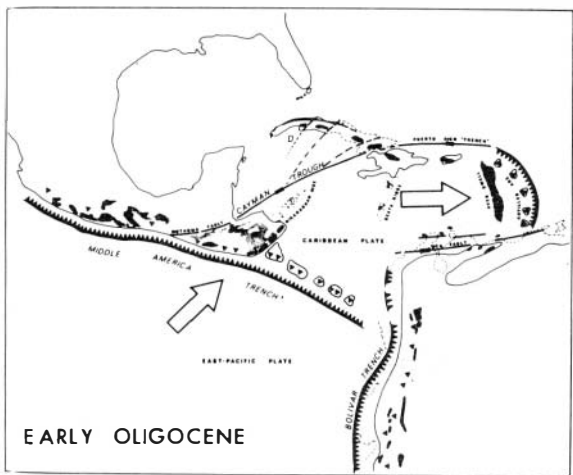
En Centro América, aparentemente, no hay rocas del Triásico pero hay pruebas de deformaciones e intrusiones por rocas graníticas y por otras más básicas. Después de esta deformación, rocas no marinas del Jurásico fueron depositadas al norte y sur de estas cordilleras plegadas. Estas rocas contienen plantas de principios y mediados del Jurásico. Con excepción de un informe indocumentado sobre sedimentos de la última parte del Jurásico en Honduras, no se conocen rocas marinas de esta época en Centro América. Se ha encontrado rocas marinas de principios del Cretácico en el Norte de Centro América que contienen corales (ver fig. 2.11), y el foraminífero microscópico *Orbitolina concava texana*. Aunque no han aflorado a tierra, algunos depósitos de principios del Cretácico, excavados en la costa del Pacífico de Centro América, contienen restos de plantas terrestres. En el Norte de Guatemala se conocen algunos depósitos marinos de finales del Cretácico que contienen el extraño bivalvo



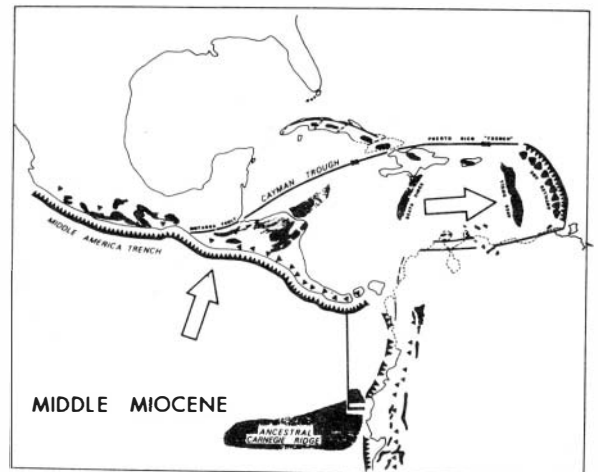
A



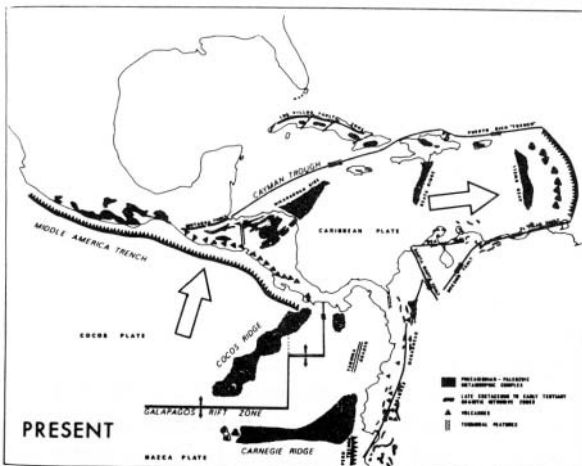
B



C



D



E

Fig. 2.9 Historia de Centro América durante el Mesozoico tardío y el Cenozoico, desde 80 millones de años hasta el presente (según Malfait y Dinkelman 1972).

Los depósitos marinos del Cenozoico son definitivamente más abundantes en América Central que los del Mesozoico y del Paleozoico. Sin embargo, los sedimentos del Paleoceno y de principios del Eoceno son en su mayoría de poco espesor y extensión. A mediados y fines del Eoceno eran comunes los depósitos de carbonatos (calizas), con algunos sedimentos terrestres y volcánicos. Aunque son raros los sedimentos de cualquier tipo de principios del Oligoceno, las calizas marinas de finales del Oligoceno o principios del Mioceno se encuentran en Centro América junto con algunos sedimentos volcánicos y terrestres. Los depósitos marinos del Plioceno son, generalmente, de poco espesor; de la región de Limón, en Costa Rica, se conocen rocas marinas coralíferas. En las terrazas costeñas son comunes los depósitos marinos de poco espesor del Pleistoceno, los que aún no se han diferenciado satisfactoriamente en cuanto a si proceden de comienzos o de finales del Pleistoceno. En estos depósitos son comunes los corales y moluscos.

rudista *Barretia* (que converge con los corales en su morfología externa), y también se le ha encontrado en el noreste de Panamá, cerca de la frontera con Costa Rica (ubicados cronológicamente por su contenido de foraminíferos).

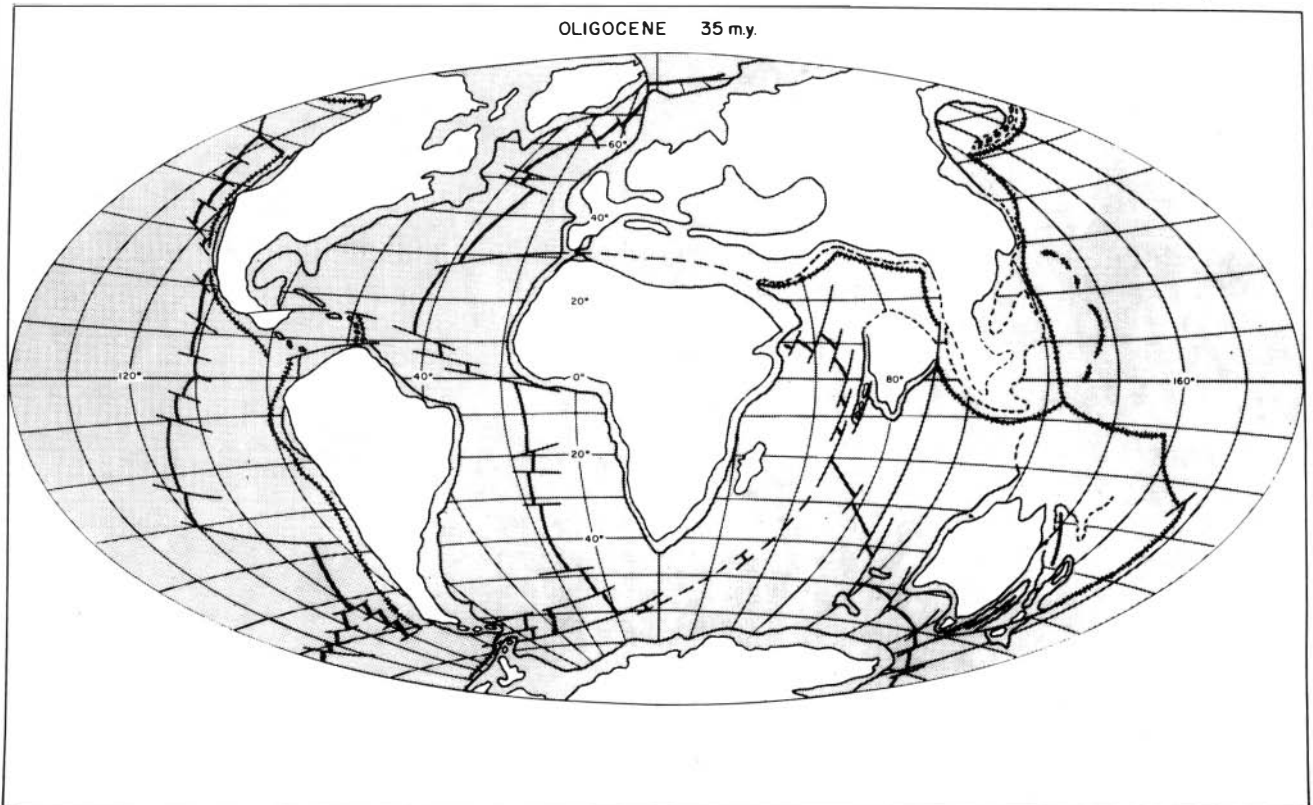


Fig. 2.10 El mundo durante el Cenozoico medio (Oligoceno), hace 35 millones de años. Ver explicación según figura 2.8.

A continuación se enumeran algunas de las localidades de invertebrados más importantes en Centro América, así como las formas de fauna más conocidas de estas zonas. La fig. 2.11 muestra algunos de los fósiles invertebrados característicos de estas localidades. Para información más detallada sobre este tema deben consultarse referencias tales como Davies (1971-75), Olsson (1922, 1943), Jackson (1917), tanto para descripciones como para buenas ilustraciones de la mayoría de las especies. Solamente algunos pocos sitios en Centro América han producido invertebrados del Cretácico o del Pre-Cenozoico. La fauna incluye foraminíferos (*Globoruncan* y *Gümbelina*), radiolarios y corales rudistas.

Las primeras faunas de invertebrados marinos del Sur de Centroamérica que se conocen datan de mediados a fines del Eoceno en Panamá y Costa Rica (v.g. Formación Gatuncillo), y se han ubicado cronológicamente principalmente por los foraminíferos microscópicos que contienen. Entre los foraminíferos más pequeños se encuentran:

Alabamin, *Allomorphina*, *Angulogerina*, *Anomalina*, *Anomalinoides*, *Astaculus*, *Bathysiphon*, *Bolivina*, *Bulimina*, *Cassidulina*, *Cassidulinoides*, *Ceratobulimina*, *Chilostomella*, *Chilostomelloides*, *Chrysalogonium*, *Cibicides*, *Clavulinoides*, *Cornuspira*, *Cyclammina*, *Dentalina*, *Discorbis*, *Dorothia*, *Ellipsoglandulina*, *Entosolenis*, *Eponides*, *Fronicularia*, *Gaudryina*, *Glandulina*, *Globigerina*, *Globigerinoides*, *Globulimina*, *Globorotalia*, *Globulina*, *Gümbelina*, *Guttulina*, *Gyroidinoides*, *Han-*

tkenina, *Haplophragmoides*, *Hastigerinella*, *Höglundina*, *Karrerella*, *Lagena*, *Lagenoglandulina*, *Lagenonodosauria*, *Loxostoma*, *Marginulina*, *Marginulinopsis*, *Nodogenerina*, *Nodosaria*, *Noton*, *Orthomorphina*, *Osangularia*, *Planularia*, *Planulina*, *Plectina*, *Plectofronicularia*, *Pleurostomella*, *Pseudoglandulina*, *Pullenia*, *Pyrgo*, *Quinqueloculina*, *Robulus*, *Rotaliatina*, *Saracenaria*, *Schenckiella*, *Sigmoilina*, *Sigmomorphina*, *Siphonina*, *Siphonodosaria*, *Siphotextularia*, *Spiroloculina*, *Spiroplectammina*, *Textularia*, *Textulariella*, *Triloculina*, *Uvigerina*, *Vaginulinopsis*, *Valvulineria*, *Virgulina*. Larger foraminifers include *Yaberinella*, *Operculinoides*, *Nummulites*, *Heterostegina*, *Fabiania*, *Helicostegina*, *Lepidocyclina*, *Helicolepidina*, *Asterocyclina*, and *Pseudophragmina* (Woodring 1957). Corals include *Heliopora*, *Astrocoenia*, *Astreopora*, *Diploastrea*, *Goniopora*, *Porites*, *Favia*, *Colpophyllia*, *Antillia*, and *Millepora*. Mollusks include *Velates*, *Hannatoma*, *Xenophora*, *Hipponix*, *Calyptrea*, *Polonices?*, *Neverita?*, *Sinum*, *Amaurellina?*, *Pachycrommium?*, *Turritella* cf. *carinata*, and *T.* cf. *samanensis*.

Las faunas del Oligoceno posiblemente están representadas por la Formación Bohío en Panamá, que contiene gran diversidad de foraminíferos menores. Aunque una gran parte de esta formación no es marina, pues contiene rastros de madera silicificada, son los fósiles marinos los que determinan la edad de estos sedimentos. Los Foraminíferos menores incluyen:

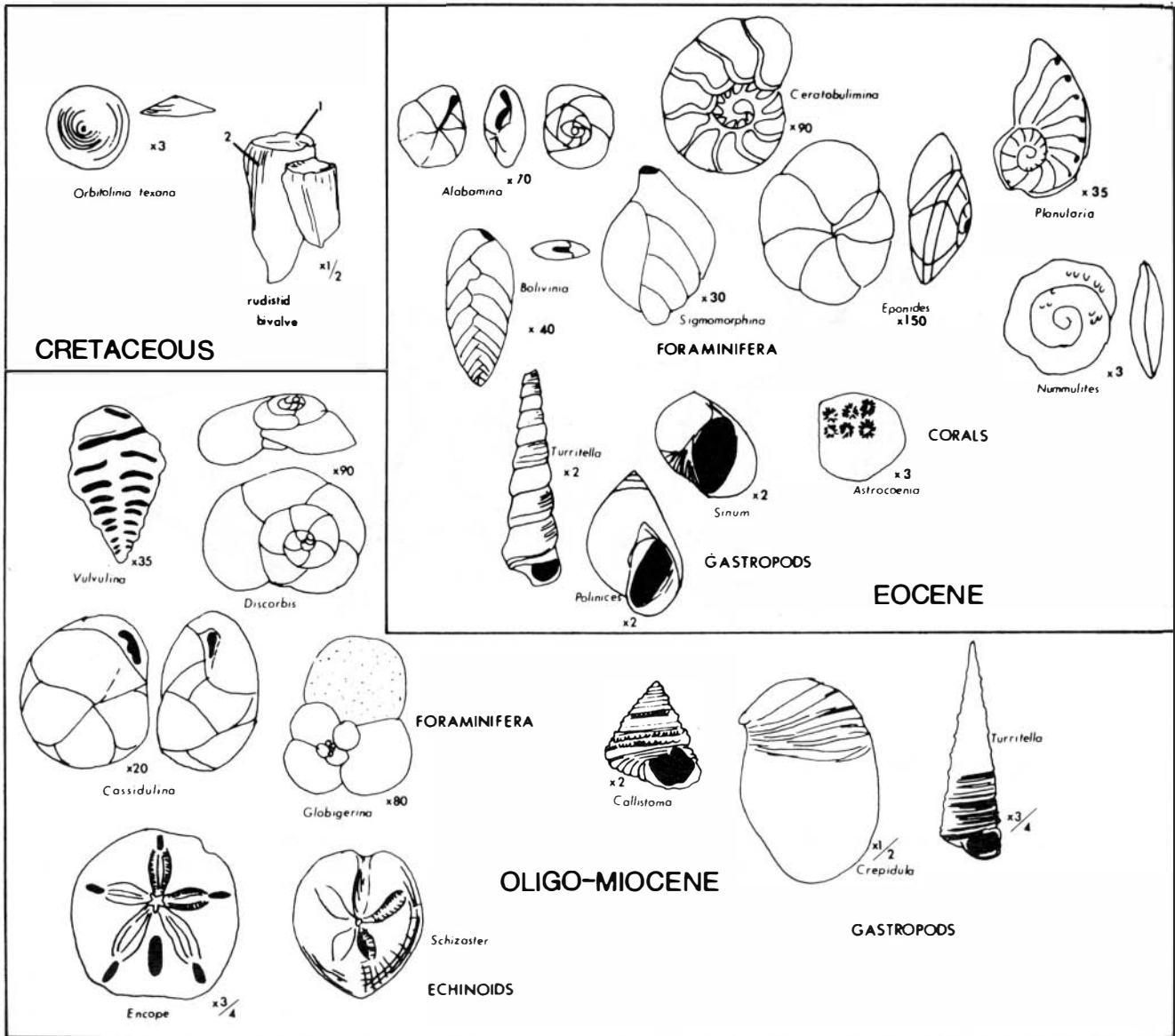


Fig. 2.11 Muestra de los invertebrados más comunes de los sedimentos del Fanerozoico centroamericano. Se indica la edad de cada serie.

Alabamina, Ammospira, Angulogerina, Astacolus, Bathysiphon, Bolivina, Bulimina, Cassidulina, Chrysalogonium, Cibicides, Clavulinoides, Cyclammina, Dentalina, Discorbis, Eponides, Gaudryina, Glandulina, Globigerina ciperensis, Gümbelina, Guttulina, Gyroidinoides, Karreriella, Lagena, Marginulina, Nodogenerina, Nodosaria, Nonion, Osangularia, Planularia, Plectina, Plectofrondicularia, Pleurostomella, Pseudoglandulina, Pullenia, Quinqueloculina, Robulus, Schenckiella, Sigmomorphina, Siphonina, Siphonodosaria, Spiroloculina, Uvigerina, Vaginulina, Vaginulinopsis, Virgulina, and Vulvulina.

Los Foraminíferos mayores incluyen *Heterostegina antillea, Archaias, Lepidocyclina,* y *Miogypsina*. Los Moluscos son principalmente gastrópodos e incluyen *Solariella, Neritina, Hemisinus, Crepidula, Natica, Polinices, Sinum,*

Globularia, Pachycrommium, y *Turritella cf. alitilira* (Woodring 1957).

Las faunas marinas del Mioceno son notoriamente ricas en foraminíferos, moluscos, y algunos enhinoides. Algunos de los complejos rocosos fosilíferos más importantes son las Formaciones Culebra, Cucaracha, Panamá y Gatún, principalmente en Panamá y especialmente en la Isla Barro Colorado, y partes de las lutitas de Uascari y la Formación "Puerto Limón", cerca de Limón, Costa Rica. Los foraminíferos incluyen *Siphogeneria transversa, Miogypsina, Lepidocyclina miraflorensis,* y varias otras aún no descritas. Los corales incluyen *Stylophora, Acropora, Porites* y *Montastrea*. Los moluscos incluyen una variedad notoriamente amplia en la Formación Gatún: *Calliostoma, Turbo, Neritina, Teinostoma, Anticlimax, Cyclostremiscus, Solariorbis, Episcynia, Rissoina, Xenophora, Crepidula, Calyptrae, Trochita, Crucibulum, Cheilea,*

Natica, Stigmaulax, Tectonatica, Polinices, Neverita, Sinum, Turritella atilira y varias especies más.

Dieciocho especies de ostracodos han sido registrados (Coryell y Fields, 1937). Otras áreas que también han producido faunas del Mioceno de una diversidad notoria son Río Dulce (Guatemala), y Barranca (Costa Rica). En la Formación Gatún también abundan los peces, incluyendo seláqueos y teleósteos (*Xenodermichthys* y *Gobius*).

La Formación Cucaracha es de particular interés porque, principalmente, no es marina. Más adelante, en este capítulo, discutiremos los fósiles mamíferos. La formación incluye también restos de plantas (*Taenioxylon multiradiatum*) y maderas. Unos pocos fósiles marinos y de aguas salobres se han encontrado en la parte inferior de la formación: *Anadara, Crassostrea* cf., *Lucina*, y *C. cf. Tellina*. No se puede determinar la edad de la Formación Cucaracha con estos pocos fósiles, pero sí se puede deducir, ya que la Formación Culebra, subyacente a ella, y la Formación Panamá, suprayacente, se consideran ambas del Mioceno.

El Plioceno está representado por complejos rocosos tales como las areniscas Burica de Panamá y Costa Rica, y la Formación Moín cerca de Limón, Costa Rica. Las faunas son principalmente de moluscos y unos cuantos equinoides: los Moluscos incluyen *Dentalium, Terebra, Architectonica, Cancellaria, Hanetia, Cantharus, Phos, Fusinus, Siphonalia, Turritella, Polinices, Nucula, Arca, Pecten, Chione, Luciplomathyasira* y *Solemya*. En la Formación Burica la presencia de *Dentalium (Fissidentalium) Buricum* y *Nucula iphigenia* sugieren que esta formación es del Plioceno, mientras que *Phos gatunensis* y *Turritella* cf. *gatunensis* señalan una afinidad con el Mioceno tardío. Otros moluscos de la arenisca Chagres incluyen *Turritella atilira* y *Stigmaulax fupprians*. Los Equinoides están representados por *Clypeaster*.

Definitivamente las rocas marinas más fosilíferas del Cenozoico son las de la era del Pleistoceno. Los moluscos constituyen, sin lugar a dudas, el grupo más numeroso de los invertebrados, aunque es probable que un estudio profundo de la literatura más reciente produciría mayores datos sobre los Foraminíferos. Una agrupación típica de géneros de Moluscos la constituye la de la barranca de Monteverde, Costa Rica, de donde se conocen más de 130 especies de Moluscos:

Arca, Barbartia, Noetia, Pinna, Ostrea, Pecten, Plicatula, Crenella, Anomia, Placuanomia, Pandora, Thracia, Eucrassatella, Crassinella, Chama, Diplodonta, Cardium, Cyclinella, Macrocallista, Pitar, Chione, Tellina, Macoma, Semele, Tagelus, Solecurtus, Mactra, Labiosa, Corbula, Panopea, Bullaria, Terebra, Conus, Polystira, Turricula, Clathrodrillia, Crassispira, Nannodrillia, Cancellaria, Oliva, Olivella, Marginella, Lyria, Latirus, Galeodea, Hanetia, Colubraria, Cymatium, Distorsio, Engina, Cantharus, Triumphis, Nassa, Phos, Metula,

Columbella, Cosmioconcha, Strombina, Murex, Phylionotus, Thais, Seimcassis, Ficus, Cypraea, Strombus, Turritella, Architectonica, Crepidula, Crucibulum, Calyptraea, Natica, Polinices, Neritina, Circulus, and Dentalium.

Muchos de ellos no se distinguen de las formas vivientes. Los corales también están bien representados en estas faunas.

Cuando se examinan las faunas de invertebrados del Cenozoico en Centro América, principalmente los Moluscos (Woodring 1966), se llega a la conclusión de que las especies pudieron movilizarse entre el Caribe y el Pacífico durante los inicios y mediados del Cenozoico, y particularmente durante el Mioceno. Este intercambio se vio gradualmente limitado, cesando por completo durante la última parte del Plioceno y principios del Pleistoceno, desarticulando al puente terrestre centroamericano una extensa provincia biogeográfica. Esto no sólo limitó el intercambio directo sino que también condujo al empobrecimiento de la provincia del Caribe (Woodring 1966).

Para mayores identificaciones de muestras de fósiles de invertebrados deben consultarse como punto de partida los textos tales como Moore, Lalicker, y Fisher (1952), Cushman (1955), y Davies (1971).

REGISTROS DE MAMIFEROS CENOZOICOS TERRESTRES EN AMERICA CENTRAL

La historia de los vertebrados terrestres está pobremente documentada según los fósiles de los animales que otrora vivieron aquí. El cuadro 2.1 ofrece una lista de los sitios de fósiles de mamíferos terrestres que se han registrado en la literatura, y el cuadro 2.12 muestra su localización. Ninguno de ellos pertenece al Mesozoico, y únicamente uno de ellos es anterior al Mioceno; de modo que se desconoce totalmente las primeras cuatro quintas partes de la historia de los mamíferos de Centro América, y solamente la última décima parte ha sido documentada en una localidad (figs. 2.13-16).

Cuadro 2.1 Descripción de los vertebrados de los sedimentos del Cenozoico centroamericano (la información se presenta en el siguiente orden: 1. nombre de la fauna; 2. país; 3 edad; 4. referencias bibliográficas; 5. afinidades continentales de la fauna; 6. lista de la fauna).

Eoceno-Oligoceno

1. Fauna Guanajuato
2. México
3. Uintan o Chadronia (Eoceno medio a Oligoceno temprano)
4. Black y Stephens (1973), Fries, Hibbard y Dunkle (1955)
5. Norteamérica y endémica
6. Clase Mammalia
Orden Perissodactyla
Superfamilia Tapiroidea

Continúa en pág. siguiente

- Orden Rodentia
 Familia Ischyromyidae
Floresomys guanajuatoensis
 Familia Indeterminada
Guanajuatomys hibbaridi

Mioceno

1. Fauna El Gramal
2. Oaxaca, México
3. Hemingfordia o Barstovia (Mioceno temprano)
4. Stirton (1954), Wilson (1967)
5. Norte América
6. Clase Mammalia

- Orden Perissodactyla
 Familia Equidae
Merychippus sp.
 Orden Artiodactyla
 Familia Camelidae
?Oxydactylus
 Familia ?Protoceratidae

1. Fauna Cucaracha (fauna local del Corte Gaillard)
2. Zona del Canal de Panamá
3. Hemingfordia (Mioceno temprano)
4. Patton y Taylor (1973), Whitmore y Stewart (1965)
5. Norte América
6. Clase Reptilia

- Orden Chelonia
 Orden Crocodilia
 Clase Mammalia
 Orden Perissodactyla
 Familia Equidae
Anchiterium
Archaeohippus
 Familia Rhinocerotidae
Diceratherium
 Orden Artiodactyla
 Familia Protoceratidae
Paratoceras n. sp.
 Familia Merycoidodontida
Merycochoerus
?Brachycrus

1. Fauna Hidalgo
2. México
3. Clarendonia (Mioceno medio)
4. Mooser (1959-1963)
5. Norte América
6. Clase Mammalia

- Orden Perissodactyla
 Familia Equidae
Neohipparion montezumae
N. otomii
N. monias

Mioceno-Plioceno

1. Fauna Gracias
 2. Honduras
 3. Hemphillian (Mioceno tardío o Plioceno temprano)
 4. Oson y McGrew (1941), McGrew (1944)
 5. Norte América, endémica únicamente en el nivel específico
 6. Clase Mammalia
- Orden Carnívora
 Familia Canida
Osteoborus cynoides
Amphicyon sp.

- Orden Perissodactyla
 Familia Equidae
Pliohippus hondurensis
Neohipparion montezumae
 Familia Rhinocerotidae
 Subfamilia Teleocerinae
 Orden Artiodactyla
 Familia Cervida?
 Familia Camelidae
Procamelus sp.
 Orden Proboscidea
 Familia Bunomastodontidae
Rhynchotherium sp., cf. *blicki*
 Orden Rodentia

Pleistoceno

1. Fauna del Valle de Comayagua
 2. Honduras
 3. Pleistoceno temprano
 4. Webb (1972)
 5. Norte y Sur América
 6. Clase Mammalia
- Orden Proboscidea
 Orden Notoungulata
 Familia Toxodontidae

1. Fauna Copan
 2. Honduras
 3. Pleistoceno Tardío
 4. Stirton y Gealey (1949)
 5. Norte y Sur América
 6. Clase Mammalia
- Orden Edentata
 Familia Megatheriidae
Megatherium
 Familia Glyptodontidae
 Orden Carnívora
 Familia Felidae
Felis concolor
 Orden Perissodactyla
 Familia Equidae
Equus
 Orden Artiodactyla
 Familia Camelidae
Camelops?
 Familia Cervidae
Odocoileus?
 Orden Proboscidea
 Orden Notoungulata
 Familia Toxodontidae

1. Fauna El Hatillo
 2. Pese, Panamá
 3. Pleistoceno Tardío
 4. Gazin (1957)
 5. Norte y Sur América
 6. Clase Reptilia
- Orden Chelonia
 Familia Testudinidae
Pseudemys sp.
 Clase Aves
 Orden Anseriformes
 Familia Anatidae
Cairina moschata
 Clase Mammalia
 Orden Edentata
 Familia Megatheriidae
Eremotherium rusconi

Continúa en columna sig.

Continúa en pág. sig.

- Familia Mylodontidae
Cf. *Glossotherium?*
Scelidotherium?
- Familia Glyptodontidae
Glyptodon
- Orden Perissodactyla
Familia Equidae
Equus sp.
- Orden Artiodactyla
Familia Tayassuidae
Familia Cervidae
Odocoileus sp.

1. Hormiguero
2. El Salvador
3. Pleistoceno tardío
4. Stirton y Gealey (1949)
5. Norte y Sur América
6. Clase Mammalia
 - Orden Edentata
 - Familia Megatherium
Megatherium
 - Orden Carnivora
 - Familia Felidae
Smilodon
 - Orden Artiodactyla
 - Familia Camelidae
 - Familia Bovidae
Bison
 - Orden Proboscidea
 - Familia Gomphotheriidae
Cuvieronius
 - Familia Elephantidae
Mammuthus cf. *jeffersonii*
1. Fauna La Coca
2. Ocu, Panamá
3. Pleistoceno tardío
4. Gaazin (1957)
5. Norte y Sur América
6. Clase Mammalia
 - Orden Edentata
 - Familia Megatheriidae
Eremotherium rusconi
 - Orden otoungulata
 - Familia Toxodontidae
Toxodon

Además de estos sitios, Stirton y Gealey (1949) mencionan diecinueve sitios del Pleistoceno en El Salvador, pero no dan información adicional. Rodríguez (1942), registra seis sitios en Costa Rica y uno en Nicaragua en donde se han encontrado, además de otros sitios, restos aislados de toxodontes o de caballo, pero la información que da sobre estos hallazgos del Pleistoceno es muy escasa. Indudablemente si se hace un esfuerzo para buscar la información, se podrían encontrar otros numerosos sitios del Pleistoceno en Centro América (cf. Janzen y Martin 1982). Hay un sitio de interés no-mamífero del Oligoceno de Costa Rica, donde se registró la tortuga *Geochelone* (Auffenberg 1971).

Las faunas cuaternarias en América Central reflejan una mezcla de elementos de Norte y Sur América. Este intercambio se inició después de que se estableció una conexión terrestre hace aproximadamente 3 millones de años a través de la Fosa Bolívar, una vía marítima entre los

Océanos Pacífico y Atlántico en la parte noroeste de Colombia y el este de Panamá (Marshall *et al.* 1979).

En contraste, las faunas de mamíferos hasta el sur de Panamá pertenecientes al Terciario (pre-Pleistoceno) de Centro América. Incluso la fauna local del Mioceno de Gaillard (fauna Cucaracha), (fig. 2.13), colectada en la orilla del Canal de Panamá, consiste en cinco o seis taxa, todos congenéricos con formas de Norte América. Mientras que la fauna de la última parte del Mioceno, que ha sido recogida 400 kilómetros al este en Colombia, a lo largo de la Fosa Bolívar, consiste en géneros con afinidades exclusivamente suramericanas. Este patrón de que todos los mamíferos terrestres Terciarios de Centro América son congéneres con especies de Norte América, predomina en todos los sitios excepto en uno. La excepción la constituye una fauna de finales del Eoceno o principios del Oligoceno, Guanajuato, que también es la localidad de vertebrados fósiles más antigua que se conoce en América Central.

La fauna de Guanajuato (fig. 2.14) es excepcional porque los dos géneros reconocidos no se conocen de ningún otro lugar. Además, en contraste con todos los otros fósiles de mamíferos registrados hasta la fecha en Centro América, (todos de mediano o gran tamaño), son mamíferos pequeños (roedores). Esto sugiere que el cuadro de una fuerte afinidad de Norte América Central, es el resultado de una pronunciada tendencia hacia los géneros más grandes en todas las otras muestras disponibles. Podría haber un segundo componente de la fauna Terciaria de Centro América, formado por mamíferos endémicos más pequeños.

Otro hecho que constata la existencia de mamíferos pequeños lo constituye el reconocimiento por parte de Wood (1974) de tres géneros de roedores anteriormente desconocidos de finales del Eoceno y principios del Oligoceno de la región Trans-Pecos de Texas, además del informe de Slaughter (1978) de un didélfido de mediados del Mioceno del este de Texas. Podría ser que Texas estaba

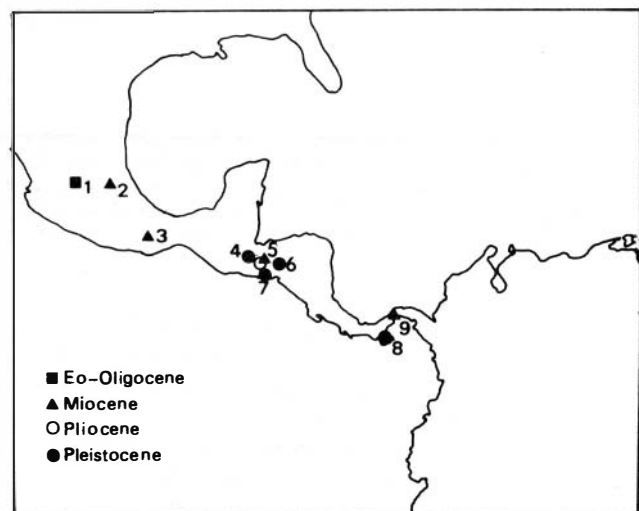


Fig. 2.12 Sitios de fósiles de vertebrados en América Central, 1, Guanajuato; 2, Hidalgo; 3, El Gramal; Copán (Cobán); 5, Gracias; 6, Valle de Comayagua; 7, Hormiguero; 8, El Hatillo y La Coca; Cucaracha.

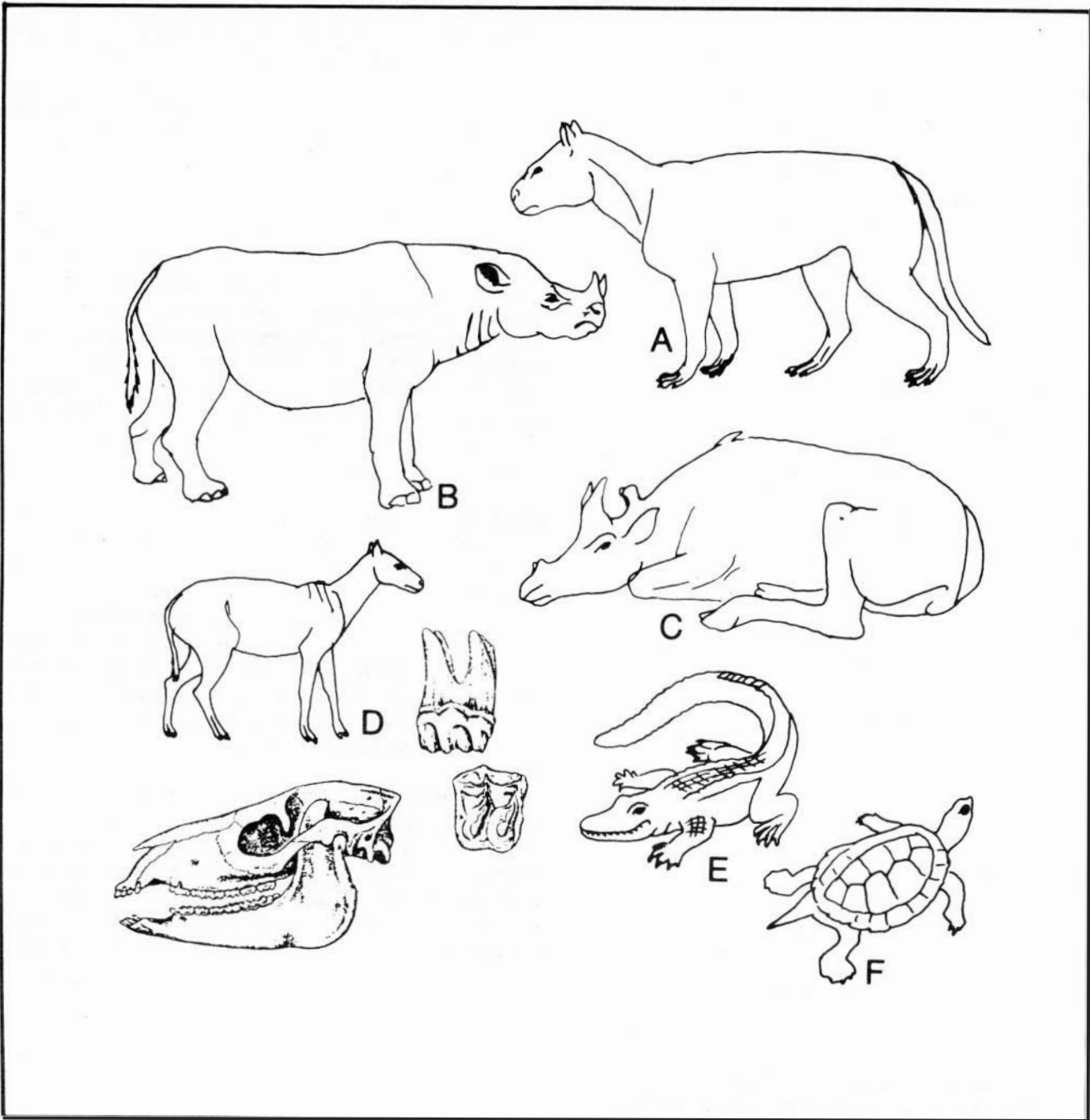


Fig. 2.13 Restauración de los vertebrados fósiles de Centro América del Mioceno muy bien representados por la fauna Cucaracha de Panamá. a) Merycoiodonte (oreadonte). b) un rinoceronte, *Diceratherium*. c) un artiodactilo protoceratido, *Paratoceras*. d) caballo anquiterino de más de un dedo y dientes de corona baja, calavera y molares vistos desde arriba y de lado. e) cocodrilo. f) tortuga. Los dibujos de esta figura, así como los de las figuras 2.14 - 2.16 están basados en los de Fenton y Fenton (1958) y los de Halstead (1978).

más ligada con Centro América en cuanto a sus mamíferos pequeños durante el Terciario, de que lo que estaban otras regiones más al norte. El papel, que puede haber jugado en la evolución este elemento centroamericano casi desconocido, podría ser muy importante en el origen de grupos mayores. Como un ejemplo, el *Guanajuatomys* de la fauna de Guanajuato en el sur de México apoya firmemente la sugerencia de que los roedores caviomorfos de Sur América (como el conejillo de indias, el agutí y el paybara), evolucionaron de una línea que entró por el norte.

Existe una gran similitud entre los caviomorfos y los histricomorfos y fiomorfos del Viejo Mundo, particularmente en las profundas modificaciones del músculo masetero (masticador) y en las estructuras asociadas de la mandíbula y el cráneo. Debido a esto, todas estas formas se agrupan en el Orden Hystricognathi. Se ha sugerido numerosas veces y más recientemente por Lavocat (1973-1980), que esta gran similitud indica un intercambio de fauna del Orden a través del Atlántico, entre África y Sur América. Según este autor, el intercambio habría tenido

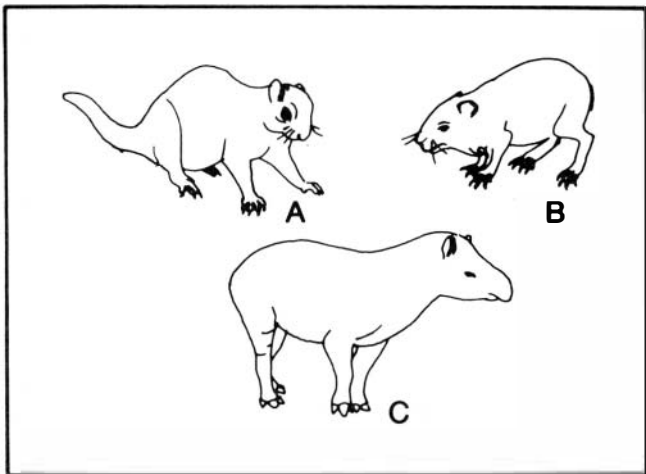


Fig. 2.14 Restauración de los fósiles de los sedimentos del Eoceno y del Oligoceno de Guanajuato, sur de México. a) roedor intermedio entre formas de ardilla y taltuza. b) roedor histicomorfo. c) danta.

lugar durante la última parte del Eoceno, cuando, según la teoría de las placas tectónicas, el Atlántico habría sido más angosto de lo que es hoy día. Sin embargo, aun así habría habido una separación de por lo menos 3,000 km, que habría impuesto serias dificultades al intercambio (Sclater, Hellinger, y Tapscott, 1977), a menos que existiesen islas intermediarias que facilitaran este intercambio (McKenna 1980).

La presencia de *Guanajuatomys*, a principios del Terciario en Guanajuato, con una mandíbula especializada al estilo del Orden Hystricognathi, durante el principio del Terciario en Guanajuato (Black y Stephens 1973), y del *Prolapsus* con una estructura similar en el área Trans-Pecos en Texas (Wood 1974), apoyan la idea de que en América Central y hacia el sur de América del Norte existió un barco de genes de donde pudieron originarse los caviomorfos sin necesidad de un intercambio trans-Atlántico (Wood 1980).

Aunque no en forma directa, a América Central también se le ha asignado el papel de centro de origen de algunos grupos de mamíferos desde una época anterior, el Paleoceno. Sloan (1970), afirma que el registro de fósiles vegetales en lo que es hoy Estados Unidos, indica un cambio de condiciones templadas a condiciones más tropicales desde el Paleoceno hasta principios del Eoceno. Asociado a este cambio hubo un traslado hacia el norte en América del Norte de las faunas de mamíferos durante este mismo período. Además, se registraron fuentes ancestrales en varias oportunidades en Nuevo México y Colorado, cuyos presuntos descendientes aparecen en depósitos más recientes en Wyoming y Montana. Entre estos grupos ancestrales del sur sobresale el "condilártico fenacodóntido" que muestra afinidades con los caballos primitivos (que pueden haber tenido su origen en el sur de América del Norte), y también con los Didolodontidae de América del Sur. Toda esta información llevó a Sloan a postular la existencia de una fauna tropical de mamíferos en Centro América y las regiones adyacentes de México, durante el Paleoceno, ampliamente documentada solo

por los depósitos fosilíferos de los Estados Unidos de principios del Eoceno, cuando ya se había extendido hacia el norte conforme mejoró el clima.

Debido a la falta de conocimientos detallados sobre la posición, e incluso la existencia, de ciertas partes de América Central durante finales del Mesozoico y principios del Terciario, no está claro el papel que pudo haber jugado la región como vía de intercambio de faunas entre Norte y Sur América durante esta época. Ya para finales del Terciario se llegó a conocer mejor este papel.

A partir de finales del Mioceno, hubo un notable aumento en la frecuencia de tránsito de isla en isla a través de la Fosa Bolívar. En ese tiempo aparecieron en Norte América un género del milodóntidos y uno o dos géneros de megaloníquidos de perezosos terrestres, de evidente procedencia suramericana. Su llegada no se registró por ningún hecho específico, sino que sus restos se conocen desde Florida hasta California. Su ausencia en la única muestra de la fauna de Centro América, (Fauna Gracias de Honduras fig. 2.15), viene a confirmar el hecho de que la información existente para esta región es incompleta. Podría ser que ingresaron en Norte América a través de las Antillas, en lugar de atravesar la Fosa Bolívar por la vía más corta de las islas hasta Centro América, y en esa forma habrían evadido del todo la zona de América Central. Sin embargo, aunque este hubiese sido el caso, parece lógico que se hubieran esparcido hacia el Sur con la misma rapidez con que lo hicieron en otras direcciones que se sabe tomaron una vez que llegaron a Norte América. El intercambio a finales del Mioceno no se dio en un solo sentido, puesto que un tipo de procióntido (mapache) llegó a Sur América desde el Norte (Ver Webb 1978; Marshall *et al.* 1979).

El inicio del intercambio de faunas entre Norte y Sur América, debido a la formación de una conexión terrestre a través de la Fosa Bolívar, puede fijarse más exactamente basándose en las faunas de mamíferos terrestres de Argentina y los Estados Unidos, a más de 5,000 km del lugar de los hechos, que en América Central o el Norte de Sur América (Marshall 1981; Marshall *et al.* 1982). Esta paradoja se debe a que las faunas individuales en estas remotas regiones son más ricas y más numerosas. Existiendo tales distancias entre el punto donde se inició el intercambio y aquel en que sus resultados pueden medirse más exactamente, algunos sugieren que podría haber habido un intervalo de quizá medio millón de años, entre el momento de la llegada de un determinado grupo al nuevo Continente y su primer registro según muestra la interpretación de los datos radiométricos de Marshall *et al.* (1979). Pero si las condiciones fueran favorables para la dispersión en el Nuevo Continente, esto pudo haber sucedido en un instante geológico: una vez llegados a Australia, los conejos atravesaron ese continente en menos de un siglo.

Cuando se estableció la conexión entre Norte y Sur América, se presentaron condiciones óptimas para la dispersión de formas adaptadas a la sabana, ya que la existencia de una franja casi continua de sabanas entre Norte y Sur América a través de Centro América, permitió a formas

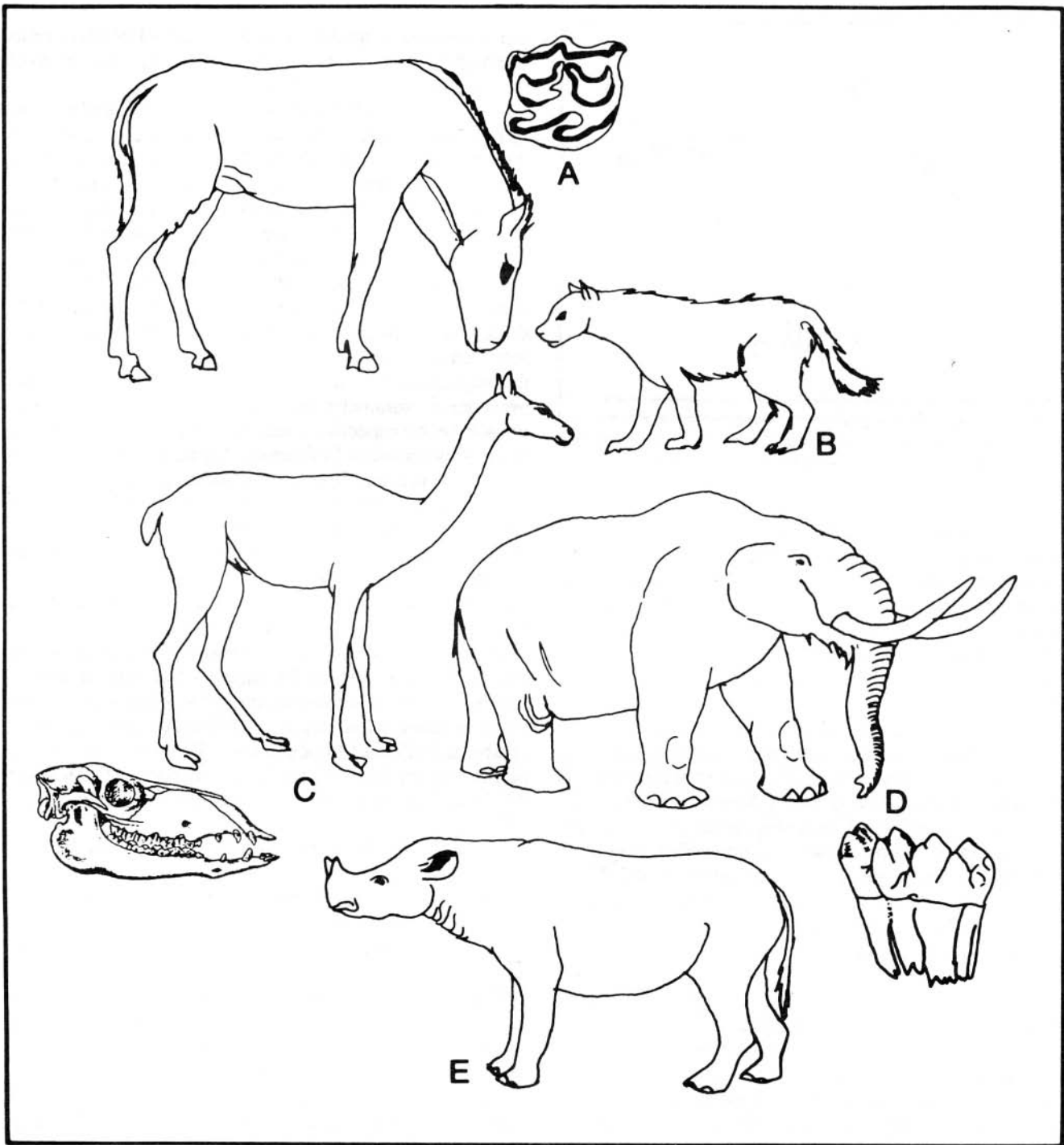


Fig. 2.15 Restauraciones de vertebrados fósiles del Mioceno tardío y del Plioceno temprano de Centro América, representada por la fauna Gracias de Honduras (de edad Clarendonia Hemphilliam). a) *Plihippus* restauración y molar visto de arriba. c) *Procamelus*, restauraciones y calaveras. d) mastodonte, restauración y molar. e) rinoceronte teleocrineo.

adaptadas a la latitud de 45 grados cruzar el Ecuador. A finales del Plioceno y principios del Pleistoceno, por lo menos veintidós de los treinta y un géneros de mamíferos involucrados en el intercambio entre los dos continentes, eran formas adaptadas a la sabana (Webb 1978).

Al cortarse esta franja de sabana, durante finales del Pleistoceno y los tiempos modernos, debido a la expansión

del bosque tropical húmedo, disminuyó notablemente la tasa de intercambio de mamíferos a través del istmo de Panamá. Solamente los mamíferos con mayor grado de tolerancia pudieron adaptarse a los dos tipos de ambiente a Centro América y el norte de Sur América, así como a las condiciones más áridas lejos del Ecuador, permitiéndoles pasar de un continente al otro.

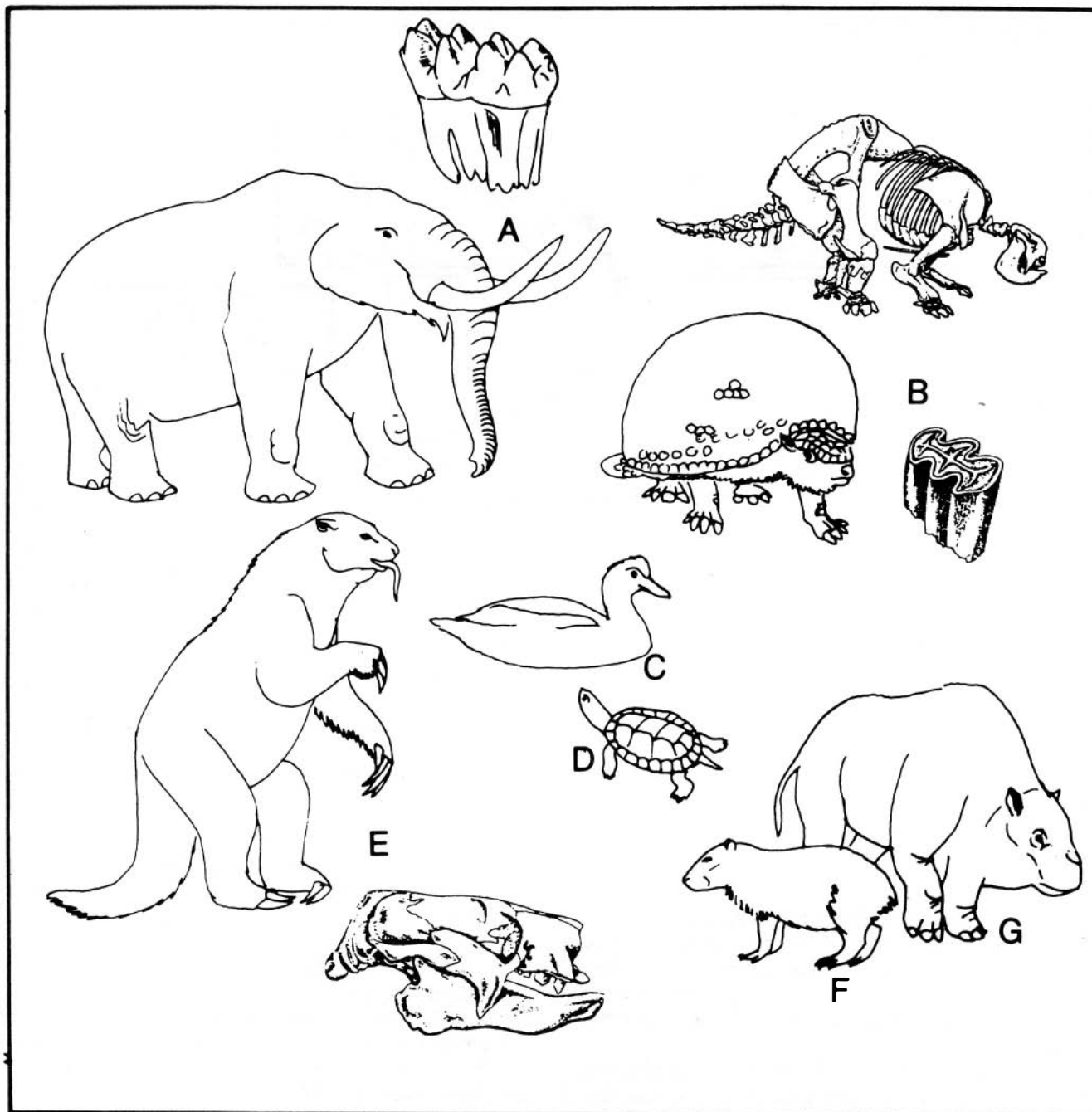


Fig. 2.16 Restauraciones de vertebrados fósiles del Pleistoceno de Centro América principalmente de El Hatillo, el Valle de Comayagüela (Honduras), el sur de Nicaragua y varios sitios de Costa Rica. a) Mastodonte, restauración y molar. b) *Glyptodon* emparentado con el armadillo actual, restauración, esqueleto y molar. c) pato moscovita. d) tortuga *Pseudemys*. e) *Mylodonte*, perezoso terrestre, restauración y calavera. f) *Neochoenus*, capibara gigante. g) *Toxodonto*.

Debido a la separación de Centro América de Sur América por la Fosa Bolívar hasta finales del Plioceno, la fauna de Centro América no adquirió su carácter Neotropical sino hasta más tarde. Y no fue sino hasta finales del Pleistoceno y los tiempos modernos que la fauna de los bosques tropicales del norte de Sur América pudo pasar a América Central, conforme las condiciones en esta última se tornaron más húmedas (Webb 1978).

En resumen, Centro América jugó dos papeles con respecto a la fauna de mamíferos. Primero, sirvió como vía

de intercambio entre Norte y Sur América, por lo menos durante el final del Cenozoico, y luego pudo haber constituido un importante centro para la evolución de los mamíferos. Ambos papeles pueden deducirse sólo en forma parcial en los registros de fósiles existentes; y están menos directamente documentados según la distribución moderna de los mamíferos y los fósiles existentes a miles de kilómetros de América Central.

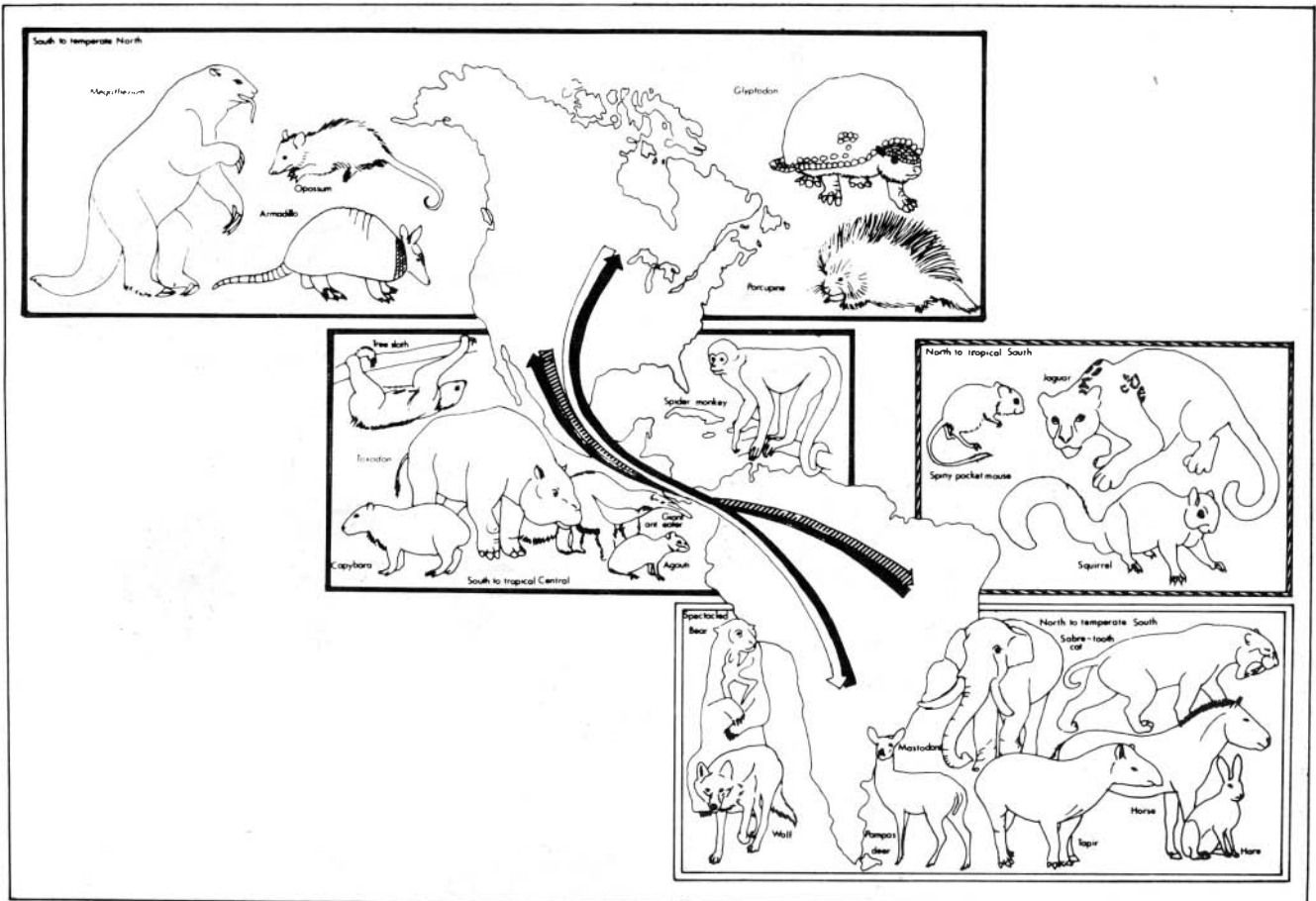


Fig. 2.17 Dibujo representativo del intercambio de mamíferos terrestres durante el Cenozoico tardío entre Norte y Sur América (Hairstead, 19-8 modificado).

CONCLUSIONES

De esta breve, y algo incompleta exposición de la paleobiogeografía de Centro América, pueden derivarse varias conclusiones, todas ellas sugieren que la flora y fauna actuales de Costa Rica y América Central son una amalgama relativamente reciente resultante de un clima y geografía cambiantes:

1. La configuración de América Central ha cambiado notablemente. Durante gran parte de su historia, el Sur de esta zona (al sur de Nicaragua y al norte de Colombia) fue o bien un archipiélago, o estaba ubicada en otro sitio. La conexión continua entre Norte y Sur América existente hoy día, data solamente de los últimos tres millones de años, aproximadamente (de finales del Plioceno).

2. Probablemente, no fue sino hasta el final del Cenozoico que la Cordillera Central de Centro América alcanzó su altura actual, ni tuvo la variedad de hábitats que caracterizan esta zona en la actualidad.

3. Casi no se conoce la existencia de fósiles de faunas marinas, principalmente de invertebrados en las rocas del pre-Cenozoico. Las faunas del Cenozoico, consistentes principalmente de foraminíferos y moluscos, indican que hubo una conexión marítima directa entre el Caribe y el Pacífico occidental en el Plioceno.

4. Los fósiles de vertebrados terrestres son escasos en América Central, y únicamente se conocen de las rocas del Cenozoico, principalmente del Mioceno o posteriores.

5. Hasta hace apenas cerca de 3 millones de años, las faunas de mamíferos de América Central se componían predominantemente de formas Norteamericanas. No fue sino hasta entonces que se inició el intercambio y que los vertebrados de América del Sur se integraron en cantidades apreciables (ver fig. 2.17).

6. Se conoce muy poco sobre las faunas de mamíferos pequeños de América Central durante el Cenozoico. Lo que se sabe sugiere que durante esta época debe haberse formado una fauna de mamíferos pequeños, endémica de América Central y del sur de América del Norte, dispersándose desde allí.

7. Las actuales Angiospermas de América Central son muy similares a las de América del Sur, y la dispersión desde América del Sur debe haber sido más pronunciada en las plantas que en los animales. Al contrario de la situación con los vertebrados, cuando finalmente se estableció una conexión terrestre, la invasión de formas del norte no fue tan pronunciada en América del Sur. Los períodos fríos del Pleistoceno en los trópicos propiciaron la dispersión de especies de altura tales como las grosellas, uvas de corinto, sauces y algunas otras más.

8. En la mayor parte del Pleistoceno, principalmente durante la mayor glaciación en el norte de Norte América, las sabanas tuvieron una distribución geográfica mayor, lo cual promovió la dispersión de formas adaptadas a estas condiciones. No fue sino hasta la última parte del Pleistoceno cuando estas sabanas se fragmentaron por el aumento en la precipitación.

9. Es hasta la última parte del Pleistoceno que los bosques tropicales húmedos alcanzaron amplia distribución en América Central, limitando, de esta forma, la efectividad de la conexión terrestre entre Norte y Sur América, lo que llegó a formar las agrupaciones bióticas centroamericanas modernas.

DISCULPAS Y AGRADECIMIENTOS

Debemos disculparnos por la generalización y por la premura con que se preparó este resumen de un área tan extraordinariamente compleja como lo es América Central. Únicamente esperamos motivar a alguien para que haga un trabajo más completo, y animar a aquellas personas que trabajan en este tema en América Central, a que recopilen y documenten, cuidadosamente, cualquier material fósil que descubran.

Nuestros agradecimientos sinceros a quienes colaboraron en la preparación de este capítulo, a saber: D. Janzen, S. Cebull, D. Sherbert, B. Furher, G. Earl, F. Ovenden, L. Reid, E. Lundelius, M. Fenton, B. Halstead y L. Rich.

Nuestro especial agradecimiento a Eurobook Limited y M. Fenton por el uso de ilustraciones de sus publicaciones, especialmente la *fig. 2.17* M. L. Vickers, que paciente y rápidamente dactilografizó varias versiones del manuscrito.

- Anderson, T. H. 1978. Mesozoic crustal evolution of Middle America and the Caribbean: Geological considerations. *EOS* 59 (4):404.
- [Anonymous]. 1964. Geological Society Phanerozoic time scale 1964. *Geol. Soc. London Quart. J.*, 120:260-62.
- Anthony, H. E. 1942. Summary of the fossil land mammals of the West Indies. *Proc. Eighth Am. Sci. Congr.* 4:359-63.
- Auffenberg, W. 1971. A new fossil tortoise, with remarks on the origin of South American Testudinines. *Copeia* 1971:106-17.
- Baker, R. H. 1963. Geographical distribution of terrestrial mammals in Middle America. *Am. Midland Nat.* 70(1):208-49.
- Bandy, O. L., and Casey, R. E. 1973. Reflector horizons and paleobathymetric history, eastern Panama. *Geol. Soc. Am. Bull.* 84:3081-87.
- Black, C. C., and Stephens, J. J. III. 1973. Rodents from the Paleocene of Guanajuato, Mexico. *Occ. Pap. Mus. Texas Tech. Univ.* 14:1-10.
- Bullard, E. C., et al. 1965. The fit of the continents around the Atlantic. *Roy. Soc. London Philos. Trans.*, ser. A., 258:1-41.
- Case, J. E., et al. 1971. Tectonic investigations in western Colombia and eastern Panama. *Geol. Soc. Am. Bull.* 82:2685-2712.
- Cebull, S. E., and Keller, G. R. 1976. Plate tectonics models for the Ouachita foldbelt: Comment and replies. *Geology* 4:636-37.
- Cebull, S. E., and Sherbet, D. H. 1980. The Ouachita Belt in the evolution of the Gulf of Mexico. In *The origin of the Gulf of Mexico and the early opening of the central North Atlantic Ocean*, ed. R. H. Pilger, Jr., pp. 17-26. Baton Rouge: Louisiana State University, School of Geosciences.
- Coryell, H. N., and Fields, S. 1937. A Gatún ostracode fauna from Cativa, Panama. *Am. Mus. Novitates* 956:1-18.
- Cushman, J. A. 1955. *Foraminifera: Their classification and economic use*. Cambridge: Harvard University Press.
- Darlington, P. J. 1965. *Biogeography of the southern end of the world*. Cambridge: Harvard University Press.
- Davies, A. M. 1971-75. *Tertiary faunas: A text-book for oilfield palaeontologists and students of geology*. 2 vols. Amsterdam: Elsevier.
- Dietz, R. S., and Holden, J. C. 1970. Reconstruction of Pangaea: Breakup and dispersion of continents, Permian to present. *J. Geophys. Res.* 75:4939-56.
- Donnelly, W. 1974. The geological history of the Caribbean: Old problems and new approaches. Seventh Conf. Geol. Carabes, Abst., pp. 21-22.
- Duellman, W. E. 1966. The Central American herpetofauna: An ecological perspective. *Copeia* 1966:700-719.
- Durham, J. W., et al. 1955. Evidence for no Cenozoic Isthmus of Tehuantepec seaway. *Bull. Geol. Soc. Am.* 66:977-92.
- Fenton, C. L., and Fenton, M. A. 1958. *The fossil book*. Garden City, N.Y.: Doubleday.
- Fox, P. J.; Schreiber, E.; and Heezen, B. C. 1971. The geology of the Caribbean crust: Tertiary sediments, granitic and basic rocks from the Aves ridge. *Tectonophy* 12:89-109.
- Freeland, G. L., and Dietz, R. S. 1971. Plate tectonic evolution of Caribbean-Gulf of Mexico region. *Nature* 232:20-23.
- Fries, C. J.; Hibbard, C. W.; and Dunkle, D. H. 1955. Early Cenozoic vertebrates in the Red conglomerate at Guanajuato, Mexico. *Smithsonian Misc. Coll.* 123:1-25.
- Gabb, W. M. 1881. Descriptions of new species of fossils from Pliocene clay beds between Limon and Moin, Costa Rica, together with notes on previously known species from there and elsewhere in the Caribbean area. *Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 2d ser., 8:349-80.

- Gazin, C. L. 1957. Exploration for the remains of giant ground sloths in Panama. *Smithsonian Rept.* 1956: 341–54.
- Gose, W. A., and Scott, G. R. 1979. The aggregation of Meso-America. *Abst. Geol. Soc. Am.* 11(7):434.
- Gose, W. A., and Swartz, D. K. 1977. Paleomagnetic results from Cretaceous sediments in Honduras: Tectonic implications. *Geology* 5:505–8.
- Halstead, L. B. 1978. *The evolution of the mammals.* Australia: Cassell.
- Harrington, H. J. 1962. Paleogeographic development of South America. *Bull. Am. Assoc. Petrol. Geol.* 46:1773–1814.
- Herschfeld, S. E., and Marshall, L. G. 1976. Revised faunal list of the La Venta fauna (Friasian-Miocene) of Colombia, South America. *J. Paleontol.* 50(3): 433–36.
- Hershkovitz, P. 1972. The recent mammals of the Neotropical region: A zoogeographic and ecological review. In *Evolution, mammals and southern continents*, ed. A. Keast et al., pp. 311–431. Albany: State University of New York.
- Jackson, R. T. 1917. Fossil echini of the Panama Canal Zone and Costa Rica. *U.S. Nat. Mus. Proc.* 53:489–501.
- Janzen, D. H., and Martin, P. S. 1982. Neotropical anachronisms: The fruits the gomphotheres ate. *Science* 215:145–64.
- Kesler, S. E. 1971. Nature of ancestral orogenic zone in nuclear Central America. *Am. Assoc. Pet. Geol. Bull.* 55:2116–29.
- Ladd, J. W. 1976. Relative motion of South America with respect to North America and Caribbean tectonics. *Geol. Soc. Am. Bull.* 87:969–76.
- Lavocat, R. 1973. Les rongeurs du Miocène d'Afrique orientale. I. Miocène inférieur. *Ecole Pratique des Hautes Etudes, Inst. de Montpellier, Mém.* 1:i–iv, 1–284.
- . 1980. The implications of rodent paleontology and biogeography to the geographical sources and origin of platyrrhine Primates. In *Evolutionary biology of the New World monkeys and continental drift*, ed. R. L. Ciochon and A. B. Chiarelli, pp. 93–102. New York: Plenum Press.
- Lilligraven, J. A. 1976. A new genus of therian mammal from the late Cretaceous "El Gallo Formation," Baja California, Mexico. *J. Paleontol.* 50(2):437–43.
- Lloyd, J. J. 1963. Tectonic history of the South Central–American orogen. *Am. Assoc. Petrol. Geol. Mem.* 2:88–100.
- McAlester, A. L. 1976. *The history of life.* Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
- McBirney, A. R., and Williams, H. 1965. Volcanic history of Nicaragua. *California Univ. Pubs. Geol. Sci.* 55:1–65.
- McDowell, S. B. 1958. The Greater Antillean insectivores. *Am. Mus. Nat. Hist.* 115:117–214.
- MacGillavry, H. J. 1970. Geological history of the Caribbean. *Koninkl. Nederl. Akademie van wetenschappen — Amsterdam, Proc.*, ser. B., 73(1):64–96.
- McGrew, P. O. 1944. An *Osteoborus* from Honduras. *Geol. Ser. Field Museum Nat. Hist.* 8:75–77.
- McKenna, M. 1956. Survival of primitive notoungulates and condylarths into the Miocene of Colombia. *Am. J. Sci.* 254:736–43.
- . 1972. Possible biological consequences of plate tectonics. *Bio. Sci.* 22(9):519–25.
- . 1973. Sweepstakes, filters, corridors, Noah's arks, and beached Viking funeral ships in palaeogeography. In *Implications of continental drift to earth sciences*, vol. 1, ed. D. H. Tarling and S. K. Runcorn, pp. 295–308. New York: Academic Press.
- . 1980. Early history and biogeography of South America's extinct land mammals. In *Evolutionary biology of the New World monkeys and continental drift*, ed. R. L. Ciochon and A. B. Chiarelli, pp. 43–77. New York: Plenum Press.
- Maldonado-Koerdell, M. 1964. Geohistory and paleogeography of Middle America. In *Handbook of Middle American Indians*, ed. R. Wauchope and R. C. West, pp. 3–32. Austin: University of Texas Press.
- Malfait, B. T., and Dinkelman, M. G. 1972. Circum-Caribbean tectonic and igneous activity and the evolution of the Caribbean plate. *Geol. Soc. Am. Bull.* 83:251–72.
- Marshall, L. G. 1976. New didelphine marsupials from the La Venta fauna (Miocene) of Colombia South America. *J. Paleontol.* 50(3):402–18.
- . 1979. A model for paleobiogeography of South American cricetine rodents. *Paleobiology* 5:126–32.
- . 1981. The great American interchange—an invasion-induced crisis for South American mammals. In *Biotic crises in ecological and evolutionary time*, ed. M. H. Nitecki, pp. 133–229. New York: Academic Press.
- Marshall, L. G.; Butler, R. F.; Drake, R. E.; Curtis, G. H.; and Tedford, R. H. 1979. Calibration of the Great American interchange: A radioisotope chronology for Late Tertiary interchange of terrestrial faunas between the Americas. *Science* 204:272–79.
- Marshall, L. G., and Hecht, M. K. 1978. Mammalian faunal dynamics of the Great American interchange: An alternative interpretation. *Paleobiology* 4:203–6.
- Marshall, L. G.; Webb, S. D.; Sepkoski, J. J., Jr.; and Raup, D. M. 1982. Mammalian evolution and the great American interchange. *Science* 251:1351–57.
- Maxwell, A. E.; von Herzen, R. P.; Hsu, K. J.; Andrews, J. E.; Saito, T.; Percival, S. F., Jr.; Milow, E. D.; and Boyce, R. R. 1970. Deep sea drilling in the South Atlantic. *Science* 168:1047–59.
- Mayr, E. 1964. Inferences concerning the Tertiary American bird faunas. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 51:280–88.
- Middlemiss, F. A.; Rawson, P. F.; and Newall, G. 1971. *Faunal provinces in space and time.* Liverpool: Seel House Press.

- Moore, R. C.; Lalicker, C. G.; and Fischer, A. G. 1952. *Invertebrate fossils*. New York: McGraw-Hill.
- Mooser, O. 1959. Un équido fósil del genero *Neohipparion* de la Mesa Central de México. *An. Inst. Biol.* 30:375-88.
- . 1963. *Neohipparion monias* n. sp., équido fósil del Pliocene de la Mesa Central de México. *An. Inst. Biol.* 34:393-96.
- Morel, P., and Irving, E. 1980. Paleomagnetism of upper Paleozoic and lower Mesozoic rocks and the evolution of Pangea. In *The origin of the Gulf of Mexico and the early opening of the central North Atlantic Ocean*, ed. R. H. Pilger, Jr., pp. 75-78. Baton Rouge: Louisiana State University, School of Geosciences.
- Nairn, E. M., and Stehli, F. G. 1975. *The ocean basins and margins*. Vol. 3. *The Gulf of Mexico and the Caribbean*. New York: Plenum.
- Olson, E. C., and McGrew, P. O. 1941. Mammalian fauna from the Pliocene of Honduras. *Bull. Geol. Soc. Am.* 52:1219-44.
- Olsson, A. A. 1922. The Miocene of northern Costa Rica. *Bull. Am. Paleontol.* 9(39):179-309.
- . 1942. Tertiary and Quaternary fossils from the Burica Peninsula of Panama and Costa Rica. *Bull. Am. Paleontol.* 27:121-36.
- . 1943. Tertiary and Quaternary fossils from the Burica Peninsula of Panama and Costa Rica. *Bull. Am. Paleontol.* 27:157-258.
- Patterson, B., and Pascual, R. 1972. The fossil mammal fauna of South America. In *Evolution, mammals, and southern continents*, pp. 247-309. Albany: State University of New York.
- Patton, T. H., and Taylor, B. E. 1973. The Protoceratinae (Mammalia, Tylopoda, Protoceratidae) and the systematics of the Protoceratidae. *Am. Mus. Nat. Hist. Bull.* 150(4):347-414.
- Raven, P. H., and Axelrod, D. I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61:539-673.
- . 1975. History of the flora and fauna of Latin America. *Am. Sci.* 63:420-29.
- Reyment, R. A., and Tait, E. A. 1972. Biostratigraphical dating of the early history of the South Atlantic Ocean. *Roy. Soc. London Philos. Trans.*, ser. B, 264:55-95.
- Rich, P. V. 1975. Antarctic dispersal routes, plate tectonics, and the origin of Australia's non-passeriform avifauna. *Mem. Nat. Mus. Victoria* 36:63-126.
- . 1976. *Continental drift, sea-floor spreading, plate tectonics: Viable theory or romantic speculations?* Minneapolis: Burgess.
- Rodríguez, J. V. 1942. Informe rendido a la secretaría de educación pública sobre la labor realizada en 1941. *Serie Hist. Museo Nac. Costa Rica* 1 (4):1-48.
- . 1942. Informe rendido a la secretaría de educación pública sobre la labor realizada en 1940. *Serie Hist. Museo Nac. Costa Rica* 1 (3):32-39.
- Ross, C. A. 1979. Late Paleozoic collision of North and South America. *Geology* 7:41-44.
- Savage, J. M. 1966. The origin and history of the Central American herpetofauna. *Copeia* 1966 (4):719-66.
- . 1974. The isthmian link and the evolution of Neotropical mammals. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Cty., Sci. Publ.* 260:1-51.
- Schmidt, V. A. 1978. Mesozoic crustal evolution of Middle America and the Caribbean: Geophysical considerations. *EOS* 59 (4):404.
- Schuchert, C. 1935. *Historical geology of the Antillean-Caribbean region*. New York: John Wiley.
- Sclater, J.; Hellinger, S.; and Tapscott, C. 1977. The paleobathymetry of the Atlantic Ocean from the Jurassic to the present. *J. Geol.* 85:509-52.
- Sherbet, D. H., and Cebull, S. E. 1975. The age of the crust beneath the Gulf of Mexico. *Tectonophy* 28:T25-T30.
- Simpson, G. G. 1948. The beginning of the age of mammals in South America. *Am. Mus. Nat. Hist. Bull.* 85:1-350.
- . 1956. Zoogeography of West Indian land mammals. *Am. Mus. Novit.* 1759:1-28.
- . 1960. Notes on the measurement of faunal resemblance. *Am. J. Sci. Bradley* 258-A:300-311.
- . 1965. *The geography of evolution*. Philadelphia: Hilton.
- . 1966. Mammalian evolution on the southern continents. *Neues Jahrb. Geol. Palaeont. Abh.* 125:1-18.
- . 1967. The beginning of the age of mammals in South America. Part 2. *Am. Mus. Nat. Hist. Bull.* 137:1-259.
- Slaughter, B. H. 1978. Occurrences of didelphine marsupials from the Eocene and Miocene of the Texas Coastal Plain. *J. Paleontol.* 53(3):744-46.
- Sloan, R. E. 1970. Cretaceous and Paleocene terrestrial communities of western North America. *N. Am. Paleontol. Conv., Proc.*, part E, pp. 427-53.
- Stirton, R. A. 1951. Ceboid monkeys from the Miocene of Colombia. *Univ. California Publ. Bull. Dept. Geol. Sci.* 28:315-56.
- . 1953a. Vertebrate paleontology and continental stratigraphy in Colombia. *Bull. Geol. Soc. Am.* 64:603-22.
- . 1953b. A new genus of interatheres from the Miocene of Colombia. *Univ. California Publ. Bull. Dept. Geol. Sci.* 29:265-348.
- . 1954. Late Miocene mammals from Oaxaca, Mexico. *Am. J. Sci.* 252:634-38.
- Stirton, R. A., and Gealey, W. K. 1949. Reconnaissance geology and vertebrate paleontology of El Salvador, Central America. *Bull. Geol. Soc. Am.* 60:1731-54.
- Sykes, L. 1972. Seismicity as a guide to global tectonics and earthquake prediction. *Tectonophy* 13 (1-4):393-414.
- Tarling, D. H., and Tarling, M. 1971. *Continental drift: A study of the earth's moving surface*. Garden City, N.Y.: Doubleday.

- Toula, F. 1909–11. Eine jungtertiäre Fauna von Gatun am Panama-Kanal. *K.K. Geol. Reichsanstalt Jahrb.* 58:487–530, 673–760.
- Van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *J. Biogeogr.* 1:3–26.
- Walper, J. L., and Rowett, C. L. 1972. Plate tectonics and the origin of the Caribbean Sea and the Gulf of Mexico. *Trans. Gulf Coast Assoc. Geol. Soc.* 22:105–16.
- . 1978. A history of savanna vertebrates in the New World. Part 2. South America and the great interchange. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9:393–426.
- . 1976. Mammalian faunal dynamics of the great American interchange. *Paleobiology* 2(3):220–31.
- Webb, S. D. 1972. Reconnaissance of late Cenozoic vertebrate deposits in southern Honduras. *Am. Phil. Soc. Yrbk.* 1969:336.
- Whitmore, F. C., and Stewart, R. H. 1965. Miocene mammals and Central American seaways. *Science* 148:180–85.
- Wilhelm, O., and Ewing, M. 1972. Geology and history of the Gulf of Mexico. *Geol. Soc. Am. Bull.* 83:575–600.
- Williams, H., and McBirney, A. R. 1969. Volcanic history of Honduras. *California Univ. Pubs. Geol. Sci.* 85:1–101.
- Wilson, J. A. 1967. Additions to the El Gramal local fauna, Nejapa, Oaxaca, Mexico. *Bol. Soc. Geol. Mexicana* 30, no. 1:1–4, figs. 1, 2.
- Wood, A. E., 1974. Early Tertiary vertebrate faunas, Vieja group, Trans-Pecos Texas: Rodentia. *Texas Mem. Mus. Bull.* 21:1–112.
- . 1980. The origin of the caviomorph rodents from a source in Middle America: Clue to the area of the origin of the platyrrhine Primates. In *Evolutionary biology of the New World monkeys and continental drift*, ed. R. L. Ciochon and A. B. Chiarelli, pp. 79–91. New York: Plenum Press.
- Woodring, W. P. 1954. Caribbean land and sea through the ages. *Bull. Geol. Soc. Am.* 65:719–32.
- . 1957–64. Geology and paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama. *U.S. Geol. Surv. Prof. Pap.* 306:1–145 (1957); 146–239 (1959); 246–97 (1964). Good description and analysis of Tertiary mollusks with annotated bibliography of Panamanian geology and paleontology.
- . 1966. The Panama land bridge as a sea barrier. *Proc. Am. Phil. Soc.* 110:425–33.
- Woodburne, M. O. 1969. A late Pleistocene occurrence of the collared peccary, *Dicotyles tajacu* in Guatemala. *J. Mamm.* 50:121–25.
- Wyllie, P. J. 1971. *The dynamic earth: Textbook in geosciences*. New York: John Wiley.
- . 1976. *The way the earth works*. New York: John Wiley.

CAPITULO 3

CLIMA

E. Coen

Las diferencias del clima sobre la tierra fueron reconocidas desde los tiempos de los antiguos griegos. Para ellos, el clima estaba relacionado con la vida por la duración de la luz diurna y por la temperatura. La gente moderna ha dividido la tierra en dos hemisferios, cada uno de los cuales contiene tres zonas: tórrida (o tropical), templada (o subtropical) y fría (o polar). Pero el clima, desde el punto de vista actual, es más que una mera clasificación de variaciones climáticas.

El clima de una región se determina por la acción de los rayos de sol sobre la atmósfera en la superficie del planeta, y por la interacción de los movimientos de aire con los sumideros y radiadores del calor. La atmósfera se pone en movimiento por el calor del sol y esta masa de aire interactúa con la tierra y con los océanos originando condiciones particulares del estado del tiempo. El clima es, pues, la suma de condiciones del estado del tiempo en una región determinada.

La Meteorología es el estudio de los fenómenos atmosféricos y su relación con los procesos físicos que producen las variaciones diarias, está relacionada con la climatología, que estudia cómo se organiza el clima, en el tiempo y en el espacio. Hay diferencias en las condiciones del tiempo, y también en las del clima, entre las zonas tropicales y las latitudes medias. Las diferentes condiciones del tiempo dependen, en mayor grado, de la amplitud de las oscilaciones de ciertos parámetros atmosféricos, siendo entre los más conspicuos: la insolación o radiación solar recibida, el calor atmosférico, el viento, la precipitación pluvial y la nubosidad. Estas variaciones generan climas muy diversos en Costa Rica y, el clima local y sus efectos se hacen aún más diversos a través de la compleja interacción con el relieve microtopográfico, con las vías acuáticas superficiales, el drenaje, la reflexión, la elevación y la cobertura vegetal.

El principal control del clima es la radiación solar. La *fig. 3.1* muestra cómo la radiación solar se distribuye a través del año en varias latitudes. La radiación que llega a la superficie de la tierra se valora en "langleys" por día y corresponde a una masa de aire que, como es usual, transmite 70% de la radiación que entra en ella en un día despejado.

Debido a que la tierra está más cerca al sol, durante el verano en el Hemisferio Sur (setiembre a marzo) y más alejada durante el verano del Hemisferio Norte (marzo a setiembre), hay una radiación diaria mayor durante el

verano en el Hemisferio Sur que durante el verano en el Hemisferio Norte. A 10 grados de latitud Norte, la latitud de Costa Rica, la máxima radiación diaria ocurre cuando el sol pasa por su cenit. Esto sucede dos veces al año, una cuando el sol pasa perpendicularmente durante su emigración hacia el Norte a fines de abril (para alcanzar una posición perpendicular hacia el Trópico de Cáncer, en el Norte de México, a fines de junio) y otra en su retorno al sur a mediados de agosto, (para alcanzar una posición perpendicular en el Trópico de Capricornio en Sur América meridional, a fines de diciembre). Lo contrario ocurre en las latitudes tropicales del sur pero este máximo secundario, correspondiente al solsticio de verano, no es muy pronunciado.

La oscilación en la radiación anual durante el año es más pronunciada en las latitudes medias (*fig. 3.1*). Estas diferencias de la radiación calientan en forma dispereja la atmósfera y la tierra a diferentes latitudes. Este calentamiento pone al aire en movimiento, al girar la tierra se genera un proceso similar al bien conocido esquema representativo de la circulación general (*fig. 3.2*). Los vientos son predominantemente del este a altas y bajas latitudes y del oeste a latitudes medias.

Como las latitudes tropicales absorben más radiación solar que las latitudes altas, debe existir un con-

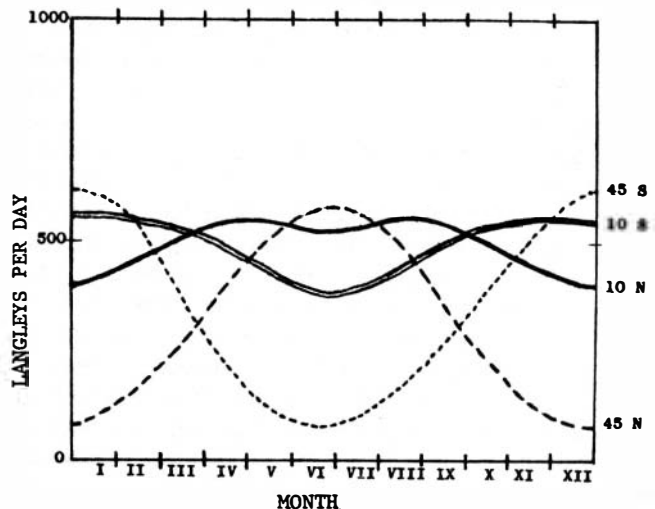


Fig. 3.1 Radiación solar -por día- que llega a la superficie de la tierra cuando la atmósfera transmite 0.7 de un rayo vertical.

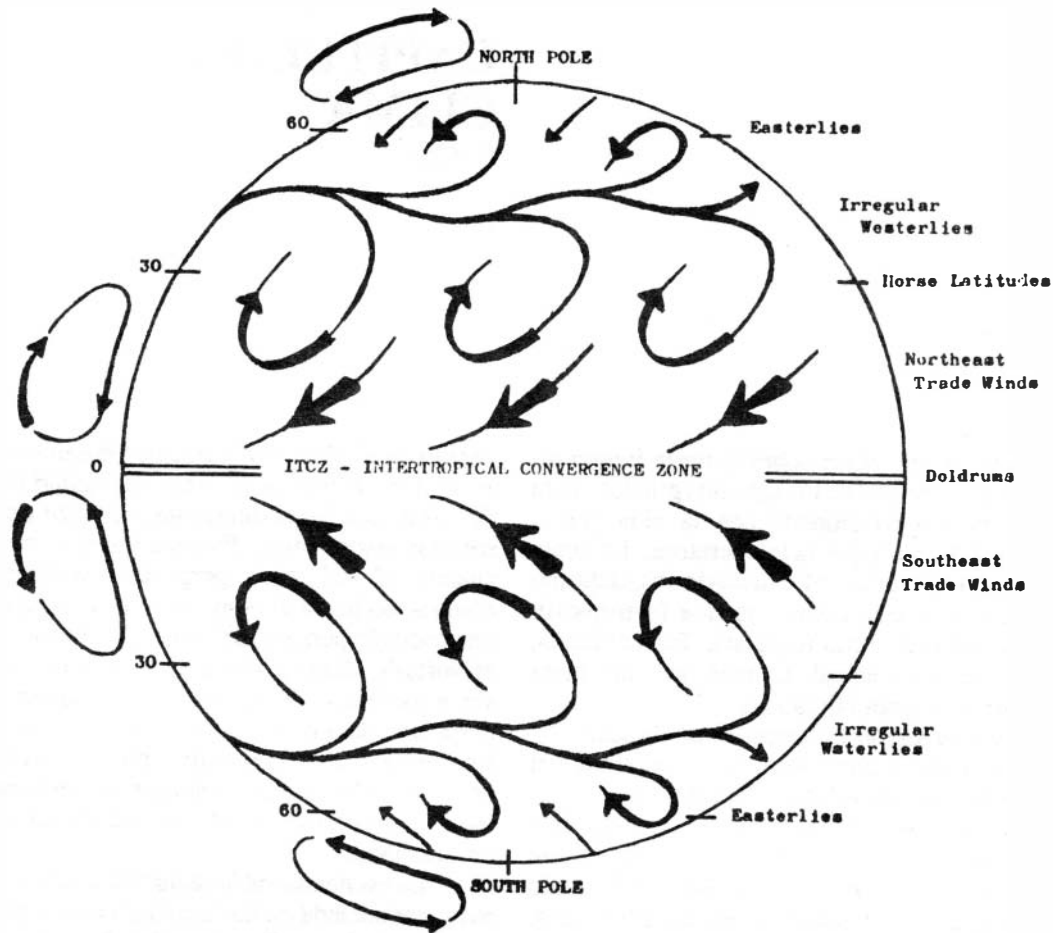


Fig. 3.2 Patrón general de los vientos sobre la superficie de la tierra.

tinuo flujo de energía del ecuador hacia los polos. En concordancia con la ley de conservación del movimiento angular, la circulación zonal se descompone y forma ondas y remolinos con vórtices ciclónicos y anticiclónicos. Estos disturbios transportan la máxima cantidad de calor y de cantidad de movimiento del ecuador hacia los polos. Los vientos occidentales irregulares soplan alrededor de las áreas subtropicales de alta presión, y esta corriente de aire genera el proceso de los vientos alisios que soplan del este bajo un ángulo hacia el ecuador, formando la Zona de Convergencia Intertropical, o ITCZ (fig. 3.2). Los antiguos marineros llamaban al ITCZ la "calma chicha" o estancamiento ecuatorial ("doldrums"). En el lado polar de los vientos occidentales, la circulación se llama el frente polar (antigua terminología) o depresión polar (nueva terminología). La depresión polar es una onda de los vientos del oeste que alcanza al trópico en el aire superior.

Estos rasgos de la circulación general del aire son el factor dominante del clima en bajas y medianas latitudes. Los cambios en el clima a altas latitudes son generados por masas de aire con condiciones térmicas muy diferentes a las de los trópicos. Los cambios de clima en los trópicos son por lo común dinámicos, ya que ahí las diferencias en la temperatura de las masas de aire interactuantes son menos pronunciadas. Asimismo, la alta temperatura y la

humedad de las superficies en las regiones tropicales, rápidamente vuelve homogéneas, entre sí, a las masas de aire.

El clima en las latitudes medias y altas está asociado a los frentes fríos y calientes, perturbaciones bastante periódicas, que proceden principalmente desde el oeste. Cuando los frentes fríos son muy intensos en invierno, sus bordes delanteros penetran en los trópicos y pueden llegar, hacia el sur, hasta Costa Rica. Está claro que los frentes cálidos no pueden penetrar la zona tropical, porque las masas de aire caliente que gobiernan a estos frentes se generan en los trópicos. Cuando el borde delantero de un frente frío penetra la zona tropical por el Golfo de México, las masas de aire frío rápidamente se calientan y absorben humedad. No obstante, algunas de estas masas de aire pueden ser reconocidas por los patrones de viento que aún contienen cuando penetran latitudes más bajas.

El clima en las regiones tropicales se determina, principalmente, por fenómenos dinámicos y no por los térmicos. En la zona de convergencia intertropical, ondas de los vientos del este y los huracanes, son los principales fenómenos dinámicos. Excepto por los efectos de los huracanes, el clima en las regiones tropicales es mucho menos variable que en las latitudes medias o altas. El patrón de circulación del aire varía muy poco, en un día determinado, del patrón que rige la estación.

LA METEOROLOGIA EN AMERICA CENTRAL Y EN COSTA RICA

En gran parte de Centro América, como en muchas partes del mundo, unos pocos días lluviosos (generalmente menos de 15 de los 365) aportan 70% o más del total de precipitación pluvial de la región (véase Portig 1965). Esto sugiere que la mayor parte de la precipitación pluvial en los trópicos centroamericanos se debe a disturbios organizados del tiempo, excepto en las faldas orientales de las cordilleras. Estas áreas reciben gran cantidad de lluvias, generadas por el enfriamiento del aire de las corrientes ascendentes forzadas por las montañas. Los principales disturbios que causan la mayoría de los cambios de clima, así como el promedio de las condiciones de tiempo en los trópicos son: la Zona de Convergencia Intertropical, las ondas de los vientos del este, y la depresión polar (Dunn y Miller 1960, p. 30). Otros procesos también generan cambios en el tiempo, pero estos tres son los más importantes. Los huracanes generan las tormentas más severas, pero se presentan sólo esporádicamente en una región particular. Durante los últimos 90 años, hubo un promedio de ocho ciclones tropicales por año en el Atlán-

tico sólo al norte del ecuador, promedio bastante mayor que el de América Central. Durante los últimos 10 años sólo cinco huracanes han alcanzado la Costa del Caribe, y sólo uno de ellos (el huracán Martha, 21-25 de noviembre de 1969) alcanzó la costa cerca de la frontera entre Costa Rica y Panamá; y es el único huracán que llegó a Costa Rica durante los 100 años de los cuales tenemos registros. La Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ) se extiende desde el Caribe hasta el Pacífico, a través de América Central y alcanza su límite Norte (12 grados de latitud norte) en agosto, retrocediendo hasta su límite Sur, cerca del ecuador, en febrero. La ITCZ sigue la misma ruta del sol cuando éste está directamente en el cenit, con un retraso de aproximadamente dos meses (Plácido 1973, p. 11). Esto genera los regímenes de precipitación pluvial en la zona tropical, que luego se modifican por la depresión polar, en ciertas regiones de América Central.

Hay dos diferentes regímenes de lluvia en América Central (*cuadro 3.1*). La zona Atlántica es más lluviosa durante diciembre y enero; en el Pacífico casi no llueve durante el invierno del norte (diciembre-abril). Las lluvias intensas en la costa Atlántica durante noviembre a enero se generan por la intensificación del frente frío y por la

Location	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	June	July	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
<i>Atlantic Coast</i>												
Swan Island 18° N, 84° W	6	2	1	1	6	15	9	6	9	20	15	10
Belize 17° N, 88° W	5	3	2	2	6	12	12	8	13	18	11	8
Port Barrios 16° N, 89° W	12	5	3	1	3	16	13	8	10	10	6	13
Port Cabezas 14° N, 83° W	5	3	1	2	8	14	15	12	9	11	11	9
Blue Fields 12° N, 84° W	6	3	2	2	9	11	16	14	7	9	11	10
Port Limón 10° N, 83° W	10	6	6	8	8	8	12	8	3	6	12	13
<i>Pacific Coast</i>												
San Salvador 14° N, 89° W	0	0	0	5	9	16	20	17	19	11	2	0
Managua 12° N, 86° W	0	0	0	0	12	19	11	9	18	26	3	1
Puntarenas 10° N, 85° W	0	0	0	2	11	13	12	15	19	18	7	2
Vaca 8° N, 93° W	1	2	2	5	10	12	12	13	12	16	11	4
Tonosí 7° N, 80° W	1	0	0	2	12	13	11	11	11	18	16	5
Taparcal 5° N, 76° W	5	7	8	11	11	8	6	6	7	12	12	7
Restrepo 4° N, 76° W	5	4	7	13	11	9	5	6	8	14	11	7

SOURCE: Mendizabal 1973.

Cuadro 3.1 Precipitación mensual como porcentaje del valor medio anual en varias estaciones en Centro América.

depresión polar que impulsa las masas de aire sobre el Mar Caribe llegando hasta los 10 grados N. Sin embargo, en el istmo centroamericano hay grandes variaciones de este patrón en la distribución microgeográfica de la precipitación pluvial, generadas por la orientación de los macizos montañosos y por la configuración de la línea de la costa en relación con los patrones de las corrientes de aire de la estación (Coen 1959, P. 14). En general, los parajes a sotavento son secos, y los de barlovento muy húmedos. Los patrones de lluvia tierra adentro, son una mezcla de los regímenes del Atlántico y del Pacífico (Coen 1951, pp. 34-37), con la máxima precipitación pluvial en las elevaciones medias (Escoto 1964; Mendizábal 1973). Como se mencionó anteriormente, las lluvias caen en el Pacífico de Costa Rica cuando llega la ITCZ y la masa de tierra está tan caliente que el aire sube, se enfría y libera su humedad. Por supuesto, las fuerzas que empujan este aire cargado de humedad a través de Costa Rica desde el noreste, pueden contribuir a esta precipitación pluvial, mientras ese aire no haya perdido aún su humedad sobre la zona del Caribe.

En toda América Central, en las estaciones lluviosas, hay menos precipitación a medio año que en los meses inmediatamente anteriores y posteriores: julio-agosto o agosto-setiembre (Portig 1965). Este período de menos lluvia le llama *veranillo*, porque la gente llama a la estación seca y cálida, diciembre a mayo en la costa Pacífica, *verano*. El súbito y anualmente variable *veranillo* en América Central está asociado a un aumento pronunciado de los vientos del norte en la troposfera superior (Hastenrath 1967), así como al límite más boreal de la ITCZ.

Los centroamericanos también denominan *temporales* a cualquier lluvia que ocurra durante la mañana (y que a menudo continúa hasta la tarde o por varios días consecutivos); hay dos tipos diferentes: *temporales del Atlántico* y *temporales del Pacífico*. En ambos casos la lluvia se da porque las masas de aire en movimiento lateral encuentran montañas, suben y se enfrían.

Los temporales del Atlántico resultan de un flujo de aire frío desde el norte. A estos vientos se les llama nortes en otras partes de Centro América y en México. El aire frío y seco, de origen polar, se modifica rápidamente cuando cruza el Golfo de México donde recoge calor latente y sensible de la superficie (Hastenrath 1966). Este aire deposita su humedad cuando es forzado a subir, al llegar a las costas y las altas cordilleras de Centro América. Cuando ha pasado sobre las montañas, produce buen tiempo en los valles y tierras bajas del Pacífico. En la costa del Pacífico, este viento es conocido como *el papagayo* y es más fuerte y más frecuente en enero y febrero. Su duración es a menudo de tres a cinco días.

Los temporales del Pacífico resultan de un cambio de patrón de vientos alisios predominantes del Noreste, al patrón de una depresión tropical en el mar Caribe, cerca de la costa de América Central, que impulsa a vientos cargados de humedad a soplar desde el oeste, procedentes del Océano Pacífico. Cuando ese aire llega a la costa, especialmente a las faldas del oeste de las montañas, deposita su humedad en forma abundante y persistente, que a menudo se prolonga de cuatro a seis días. Los *temporales*

del Pacífico tienen lugar más frecuentemente en setiembre y octubre y a ellos se debe la máxima precipitación anual en la zona del Pacífico de Costa Rica durante esta época.

Gramzow y Henry (1971) identificaron, a través de un análisis quinquenal de datos de lluvias, el comienzo, el fin y la duración de la estación lluviosa en varias áreas de Centro América. Según ellos, la estación lluviosa comienza más temprano en la costa del Atlántico y más tarde en la costa del Pacífico. Una excepción es la costa norte de Honduras, en donde la estación lluviosa comienza en julio. En Costa Rica la estación lluviosa empieza a fines de abril en el lado Atlántico y hacia fines de mayo en la Península de Nicoya. El final de la estación lluviosa (generalmente en octubre) llega más temprano en las tierras interiores del sur de Honduras y del oeste de Nicaragua, que en otras partes de América Central. En Costa Rica la estación lluviosa finaliza en noviembre en las llanuras de la costa del Pacífico y en enero en el lado Atlántico. El período en que se presentan los *veranillos* (julio-agosto) no está bien definido entre la costa del Pacífico de Panamá y la costa Atlántica de Nicaragua. Lo mismo sucede en las tierras altas de Costa Rica.

ALGUNAS PECULIARIDADES DEL CLIMA DE COSTA RICA

Radiación solar

La cantidad total de radiación solar recibida en un punto determinado en la superficie de la tierra, depende de factores tales como la latitud, la hora, el día y el año, la orientación y declive de la tierra, la elevación, la proximidad de los océanos y a las cordilleras altas, el espesor y altura de las nubes y la composición atmosférica. Esto significa que una ecuación de Angstrom de la forma

$$Q/Q_0 = a + b(s/S) \quad (1)$$

es un modelo para un sitio determinado y las constantes a y b deben ser determinadas con datos locales. En la ecuación (1), Q es la radiación solar observada, Q_0 es el valor de Angot o el total teórico de radiación que llegaría a la superficie de la tierra si no hubiese atmósfera (Chang 1968, pp. 8-9), s es la duración de la luz solar observada y S es la máxima duración posible de la luz solar.

En lugares como Costa Rica, en donde la contaminación atmosférica todavía no es muy severa fuera de San José, excepto durante las quemadas de los pastizales durante la estación seca, los valores promedio pueden ser de utilidad. Los promedios para ocho estaciones en el país (*cuadro 3.2*), con sus correspondientes desviaciones estándar, las constantes a y b , son:

$$\begin{aligned} X_a &= 0.27 \text{ d.e.} = 0.04 \\ X_b &= 0.42 \text{ d.e.} = 0.09 \end{aligned}$$

Si hacemos $s=0$ en la ecuación (1), entonces x_0 es el coeficiente de un día nublado en Costa Rica. Esto coincide

Location	Elevation (km)	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i> ²	(<i>a</i> + <i>b</i>)
Volcán Irazú	3.40	0.30	0.54	0.97	0.84
San José	1.17	0.20	0.41	0.95	0.61
F. Baudrit	0.84	0.31	0.42	0.98	0.73
La Piñera	0.35	0.29	0.45	0.94	0.74
Nicoya	0.12	0.28	0.36	0.96	0.64
Cobal	0.06	0.25	0.32	0.85	0.57
Puntarenas	0.01	0.28	0.33	0.80	0.61
Port Limón ^a	0.01	0.21	0.55	0.82	0.76

FUENTE: Archivos 1973.

^aLimón tiene más condiciones oceánicas que condiciones de isla.

Cuadro 3.2 Valores de los coeficientes *a* y *b* de la ecuación (1) para ocho estaciones en Costa Rica a diferentes elevaciones.

con el valor de 0.25 dado por Haurwitz (1948) para *estratos* de nubes y una masa óptica de 1.1. La masa óptica de aire en la latitud 10N a mediodía tiene un promedio anual de 1.06. El valor de *a* = 0.27 también concuerda con el valor *a* = 0.29 *cos o* en donde *o* es la latitud (Chang 1968, pp. 8-9).

Si *s* = *S*, entonces (*s/S*) = 1, valor que sólo podemos obtener en un día despejado como los de la estación seca en Guanacaste. Aquí, *a* más *b* no es necesariamente igual a uno, como Fritz (1951) y otros autores proponen, porque *Q_o* no es el valor propuesto por Angstrom (Smithsonian 1963, p. 440) *Q_o* es la cantidad de radiación que llegaría a la superficie del mar si no hubiese atmósfera, y *Q* es el promedio diario de radiación solar que llega a la superficie horizontal del sitio. Así, *a* más *b* será igual al coeficiente de transmisión, mejor conocido como "transmisibilidad atmosférica" (Huschke 1959, pp. 589-90), en el sitio en cuestión. Por esta razón, *b* debe cambiar con la elevación del sitio.

En el **cuadro 3.2** podemos ver valores de *a* y *b* en ocho estaciones a diferentes altitudes para el año 1973. La dependencia de *b* de la elevación *H* (en Km), se expresa con la siguiente ecuación:

$$b = 0.36 + 0.056 H, \quad (2)$$

con un coeficiente de determinación (*r*²) de 0.77, excluyendo a Puerto Limón. Puerto Limón no es apropiado para el modelo; tiene el valor más alto de *b* a nivel del mar. En contraste, Cobal, a varios kilómetros tierra adentro, a nivel del mar, en la costa Atlántica, tiene el valor más bajo de *b*, lo cual sugiere que las nubes que se forman en el Atlántico son empujadas por el viento tierra adentro durante el día. Este fenómeno ocurre cuando "los alisios" son fortalecidos por la brisa del mar, produciendo menos nubes durante el día que durante la noche en la costa Atlántica. En la costa del Pacífico, las brisas del mar se oponen a los alisios y hay cielos nublados más frecuentemente durante el día que durante la noche. Esto concuerda con el bajo valor de *b* en el Puerto de Puntarenas.

De este modo, la "ecuación Angstrom" para Costa Rica, excepto al borde de la Costa Atlántica, toma la siguiente forma:

$$Q/Q_o = 0.27 + (0.36 + 0.056 H) (s/S) \quad (3)$$

La ecuación (3) no toma en cuenta la contaminación atmosférica que puede producirse en el valle durante el día. Tal turbidez del aire probablemente originaría valores bajos de la suma de *a* y *b*. Un ejemplo es el bajo valor de la suma de *a* y *b* para San José. El que Cobal tenga el más bajo valor, aparentemente se debe al probable alto grado de humedad y no a contaminantes en la atmósfera. Sobre una altitud de aproximadamente 6.2 km; la ecuación (3) sugiere una transmisividad de unidad para el aire en un día claro.

Coen (1977) hizo mapas mensuales del número de horas de luz solar en Costa Rica basado en algunas fotografías de satélite y en los datos recopilados sobre las horas de sol en veintidós estaciones (*fig. 3.3*). De los mapas fueron interpretadas las estimaciones de las horas diarias de luz solar en los parques nacionales (*cuadro 3.3*).

Temperaturas

Como Costa Rica está en la zona ecuatorial, el promedio de temperatura en el mes más cálido no excede al promedio de temperatura del mes más frío por más de 5°C en un lugar determinado. Las *figuras 3.4* y *3.5* representan la variación de las temperatura máxima y mínima durante el año a diferentes elevaciones. Los datos del **cuadro 3.4** se utilizaron para dibujar los isotermos.

Es interesante notar que conforme aumenta la elevación, disminuye la diferencia entre las temperaturas media alta y media baja mensuales. A nivel del mar el promedio de diferencia es de aproximadamente 10°C en ambas vertientes. Las diferencias máximas ocurren en la vertiente del Pacífico durante la estación seca (las noches despejadas y la vegetación sin follaje permiten un máximo de radiación de calor del suelo y durante el día estos mismos factores producen un máximo calentamiento del sustrato). En todas partes del país, el mes más frío puede ser noviembre, diciembre o enero; el más caliente puede ser, abril o mayo. La pequeña variación en el promedio de temperatura, a través del año, contrasta fuertemente con la gran variación diurna. Esta variación disminuye conforme aumenta la elevación (*figs. 3.4, 3.5*). Las mayores variaciones de temperatura durante el día ocurren en algunos valles donde los vientos fríos que se deslizan de las montañas bajan las temperaturas mínimas diarias. Ejemplos de este fenómeno son los bajos valores observados en las temperaturas mínimas en Cachí y Naranjo (**cuadro 3.5**), que no corresponden a las temperaturas esperadas para esas elevaciones (*fig. 3.4*). Lo mismo puede suceder en Volcán de Buenos Aires y en Cobal, a elevaciones de 450 m y 55 m, respectivamente, donde los valores mínimos son excepcionalmente bajos. Cada estación se encuentra al pie de grandes macizos montañosos.

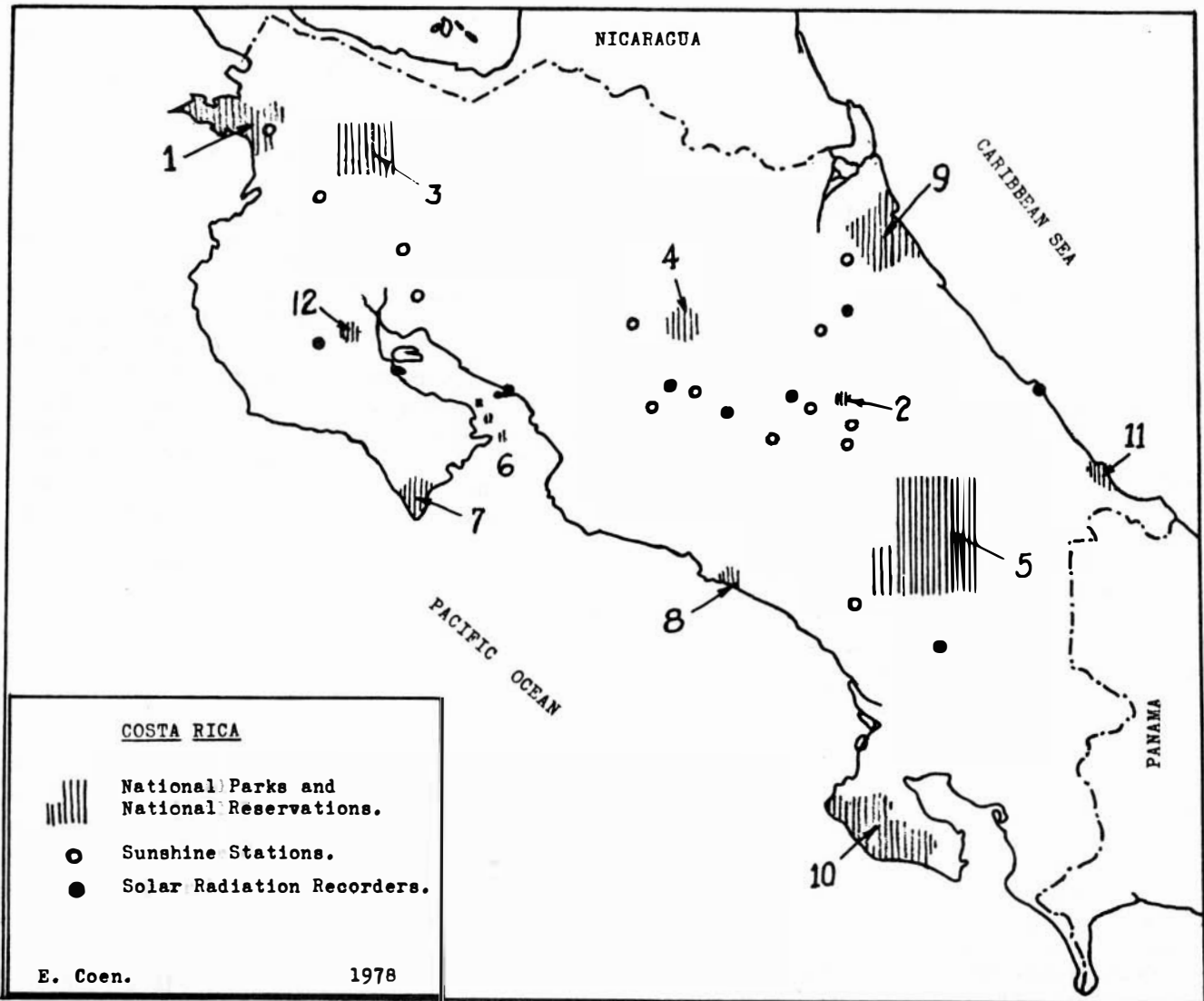


Fig. 3.3 Estaciones de registros de brillo y de radiación solar en Costa Rica

Los promedios de temperatura mensual, a iguales elevaciones, son más elevados en la Costa del Pacífico que en la costa Atlántica (fig. 3.5). Para el Pacífico el valor promedio a nivel del mar es cerca de 32.6°C, pero en el Atlántico el promedio es de 29.9°C. Estas observaciones concuerdan con la hipótesis de que hay menos nubes del lado del Pacífico durante la época seca, permitiendo así que una mayor radiación solar llegue hasta la tierra. Del lado del Atlántico la estación seca es menos pronunciada y hay mayor número de días nublados durante el año. Estos días nublados hacen que las temperaturas máximas mensuales sean más bajas.

Las temperaturas medias anuales decaen con la elevación a una tasa de 6.5°C/Km para la máxima y de 5.2°C para la mínima. Consecuentemente, en Costa Rica el promedio anual de la temperatura mínima y máxima en el monte más alto (Chirripó, 3,819 m) es de cerca de 2.2° y 7.2°C, respectivamente. A estas temperaturas la escarcha es frecuente, aunque no así el hielo permanente en el suelo ni en los charcos; sin embargo, el folclore dice que una vez fue vista nieve sobre el Chirripó y el Cerro de la Muerte.

La radiación terrestre, durante la noche, depende en gran parte de las condiciones locales. En un sitio determinado, las temperaturas mínimas son más uniformes que las máximas durante el año (fig. 3.4). Sin embargo, la falta de una cubierta de nubes durante la estación seca también da como resultado noches más frías que durante la estación lluviosa.

En elevaciones menores de 800 m., en el lado del Pacífico de Costa Rica, las temperaturas medias mensuales más altas del año son las de febrero, marzo y abril. Entre 800 y 1.000 m. el descenso en las temperaturas máximas es muy grande (Coen 1970, pp. 66-67). Este fenómeno que se da en la cordillera del Pacífico a 10°N en Costa Rica, ocurre en todas las laderas montañosas del Pacífico de América Central. Esto puede ser causado en parte por los vientos *papagayo* o nortes descritos anteriormente. Estos vientos traen una masa de aire frío y húmedo sobre las montañas que luego, se transforma en viento seco descendente y caliente.

Number ^a	Location	\bar{H}^b	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Average for Year
1	P.N. Santa Rosa	0.08	8.7	9.7	9.5	9.3	6.7	5.5	5.4	5.7	5.0	5.2	6.5	8.2	7.1
2	M.N. Guayabo	1.10	4.0	4.9	5.0	4.4	4.1	3.0	3.1	3.8	3.2	3.5	3.9	4.2	3.9
3	P.N. Rincón de la Vieja	1.50	7.6	8.5	8.5	8.0	5.7	4.0	4.4	4.9	4.4	4.0	5.6	6.8	6.0
4	P.N. Volcán Poás	2.00	6.0	7.0	6.6	6.4	4.6	4.4	3.9	3.9	3.4	3.8	3.9	5.4	4.9
5	P.N. Chirripó	2.50	4.3	5.0	4.5	5.4	4.0	3.0	2.4	3.1	3.0	3.0	4.0	4.0	3.8
6	R.B. Islas del Golfo	0.01	8.5	9.6	8.8	9.2	6.7	5.1	5.2	6.1	5.0	5.1	6.1	7.6	6.9
7	R.N. Cabo Blanco	0.01	8.5	8.4	9.0	9.2	6.8	4.0	5.3	6.2	4.8	5.0	5.9	7.3	6.7
8	R.N. Manuel Antonio	0.00	6.6	8.1	7.1	7.3	6.6	2.0	3.3	3.0	4.1	5.0	4.9	6.1	5.3
9	P.N. Tortuguero	0.00	4.4	4.5	5.4	5.7	4.4	3.9	2.5	5.0	4.6	4.4	4.0	4.4	4.4
10	P.N. Corcovado	0.02	6.5	8.1	6.1	6.2	5.9	3.0	4.2	4.0	4.2	4.0	4.4	5.3	5.2
11	P.N. Cahuita	0.00	4.7	6.2	6.1	5.8	5.4	4.7	4.0	4.4	4.3	5.0	4.5	4.6	5.0
12	P.N. Barra Honda	0.06	8.4	9.5	8.8	8.7	6.2	5.0	5.4	5.8	4.7	5.0	6.0	8.0	6.8

Maximum possible hours of sunshine at 10° N on the 15th day of each month

11.6 11.8 12.0 12.4 12.6 12.7 12.7 12.5 12.2 11.9 11.7 11.5

SOURCE: Unpublished maps of sunshine for Costa Rica by E. Coen 1977.

^a See figure 3.3

^b Average elevation above mean sea level, in km.

Cuadro 3.3 Horas diarias aproximadas de sol en los Parques Nacionales de Costa Rica.

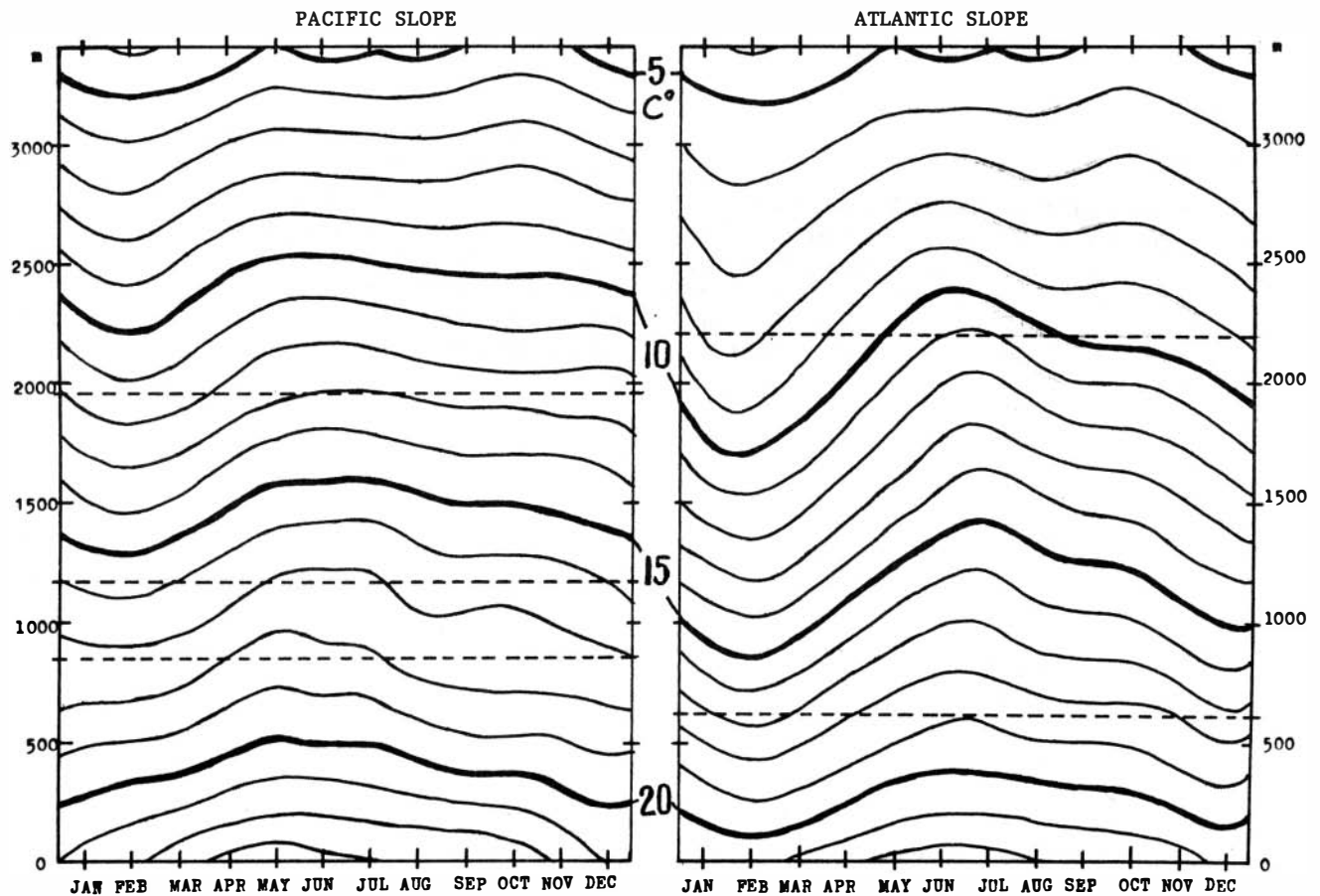


Fig. 3.4 Isothermas de las temperaturas mínimas mensuales en el paralelo 10° N en Costa Rica (1970-73).

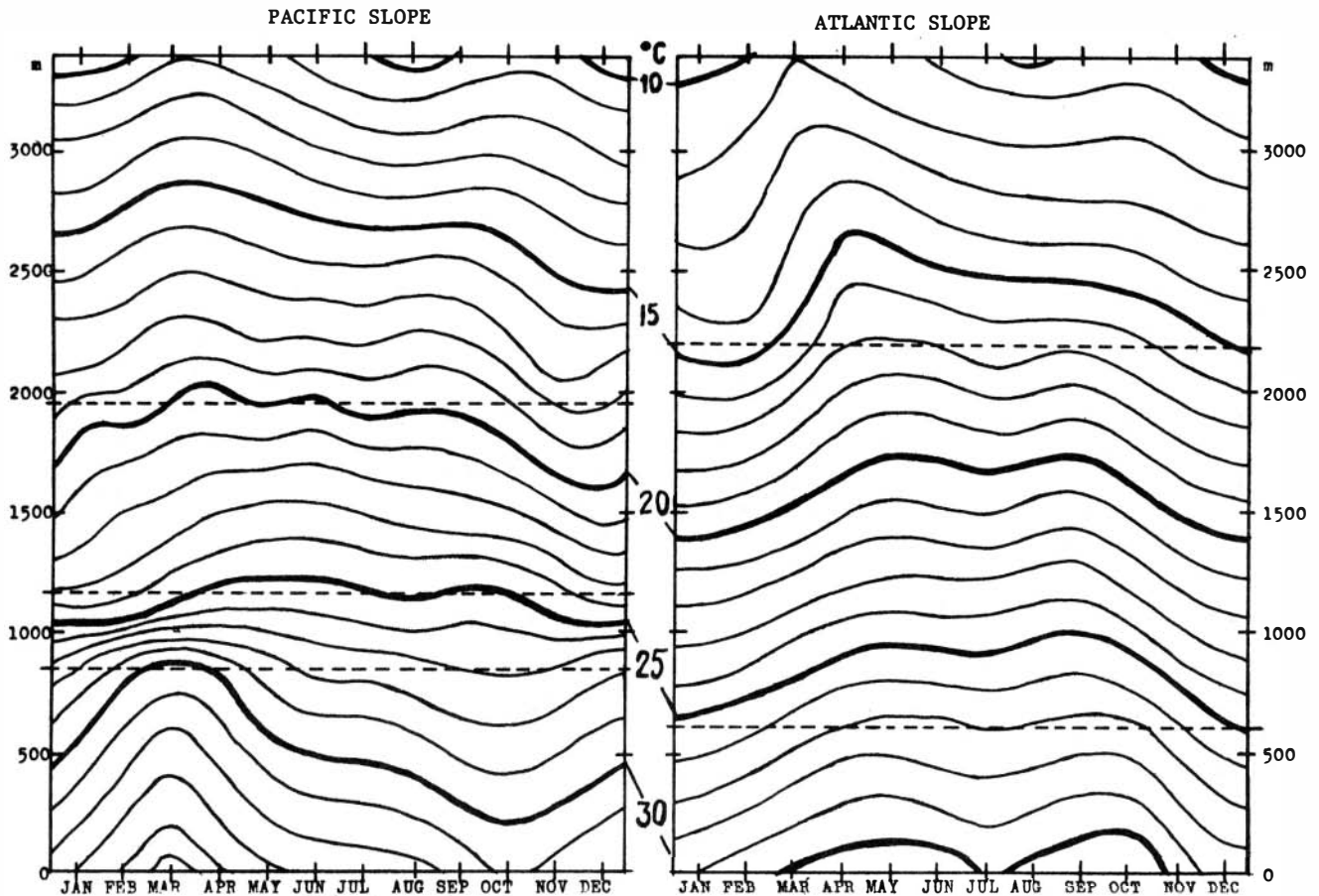


Fig. 3.5 Isothermas de las temperaturas máximas mensuales en el paralelo 10° en Costa Rica (1970 - 1973).

Vientos locales

Los nortes o vientos de papagayo son más frecuentes y fuertes en enero, febrero y marzo (ver fig. 3.6). A este viento se le llama papagayo (en Costa Rica) cuando sopla tierra adentro, desde el Océano Pacífico, y nortes cuando sopla desde las faldas de las cordilleras tierra afuera, hacia el Pacífico. En la estación seca los nortes son muy fuertes en Guanacaste, con velocidades promedio entre 10 y 30

km/hr. De Cañas a Bagaces, a veces el viento alcanza velocidades de 90 km/hr.

En Puerto Limón, el viento sopla persistentemente desde el suroeste y oeste como se muestra en *Bd* y *Br* en la figura 3.6. Unos pocos kilómetros al norte, en Cobal, el viento sopla persistentemente desde el noreste durante todo el año, con un promedio de velocidad de 7 km/hr como se muestra en *Ad* y *Ar* en la figura 3.6.

Station Name	Latitude North	Longitude West	Elevation (m)	Yearly \bar{X}		Mean
				Maximum	Minimum	
Puntarenas	09° 58'	84° 50'	3	32.3	22.4	27.35
F. Baudrit	10° 01'	84° 16'	840	28.4	17.8	23.10
San José	09° 56'	84° 05'	1,172	24.8	16.6	20.70
Palmira	10° 13'	84° 24'	1,960	19.2	12.1	15.65
Volcán Irazú	09° 59'	83° 42'	3,400	10.7	4.8	7.75
Cariblanco	09° 57'	83° 48'	2,200	16.1	9.5	12.80
Turrialba	09° 53'	83° 38'	602	26.6	18.0	22.30
Limón	10° 00'	83° 03'	5	30.1	21.6	25.80

NOTE: Figures are averages from 1970 to 1973.

Cuadro 3.4 Transecto de temperaturas (°C) cerca de latitud 10°N en Costa Rica.

Station Name	Latitude North	Longitude West	Elevation (m)	Yearly \bar{X}		Oscillation
				Maximum	Minimum	
Naranjo	10°06'	84°24'	1,042	25.1	14.3	10.8
Cachí	09°49'	83°49'	1,018	25.7	12.8	13.7
Volcán Buenos Aires	09°13'	83°27'	450	29.7	17.8	11.9
Cobal	10°15'	83°40'	55	30.8	19.1	11.7

SOURCES: *Anuario Meteorológico* 1971.

Cuadro 3.5 Estación de oscilación mayor de temperatura (°C) durante 1971 en Costa Rica.

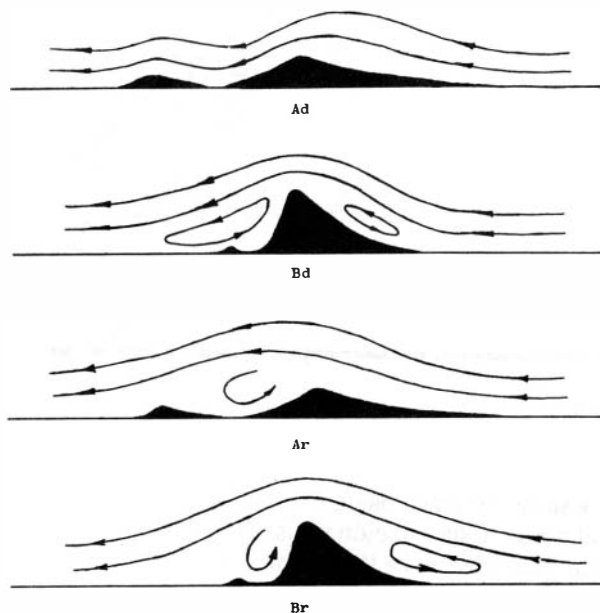


Fig. 3.6 Vientos alisios que cruzan las cordilleras de Guanacaste (A) y Talamanca (B). Ad, durante la estación seca (diciembre, enero, febrero, y marzo); Ar y Br, durante la estación lluviosa (abril, mayo junio, julio, y agosto).

Los vientos alisios reforzados en la estación seca, al cruzar Guanacaste y la Cordillera Central, producen un efecto de "chinook" sobre Guanacaste y la Meseta Central con vientos descendentes (Ad en la figura 3.6); sin embargo, en el valle de Pérez Zeledón y en el Golfo Dulce, la gran elevación de la Cordillera de Talamanca produce un rotor (vórtice con eje horizontal) en ambas cordilleras (fig. 3.6 Bd). Algunas lluvias caen en ambas regiones en la estación seca. El rotor en la zona del Pacífico es más fuerte, con vientos desde el suroeste de velocidad promedio de 9

km/hr. En la región Atlántica en Puerto Limón, la velocidad promedio del viento del sur-oeste es de 5 km/hr.

Cuando los vientos alisios disminuyen en su intensidad durante la estación lluviosa, la libre convección producida por el calentamiento diferencial del suelo y de las masas de aire es el proceso más significativo en la producción de lluvia. El rotor en el lado Atlántico de la Cordillera de Talamanca tiende a intensificar las lluvias a elevaciones mayores de 1.000 m (fig. 3.6, Br). Como expliqué anteriormente, unos pocos días lluviosos son responsables de casi toda la lluvia durante la estación lluviosa. Las perturbaciones convencionales que producen los días lluviosos, se suman a las condiciones promedio descritas por las isoyetas en la figura 3.7.

Algunas peculiaridades de la lluvia

La distribución de la lluvia en una región está relacionada con la topografía. En latitudes medias, la precipitación aumenta con la altura. En las regiones tropicales, la lluvia en barlovento de las montañas aumenta con la elevación hasta cierto nivel, luego disminuye. La elevación de máxima precipitación para las montañas de Centro América, fue hallada por Hasternrath (1976) y Mendizábal (1973) a más o menos la mitad del promedio de elevación de los picos en las cordilleras, o cerca de los 1.000 m. de elevación. Este patrón, probablemente, ocurre porque las cordilleras en América Central, especialmente en Costa Rica, se elevan gradualmente hasta este nivel y luego se convierten en picos aislados y pasos montañosos que detienen el ascenso de las corrientes del aire, conduciéndolas a través de los pasos. Tal fragmentación de las masas de aire debe disminuir la tasa de condensación del vapor de agua acarreada por el viento.

El aire inestable, común en los trópicos, puede convertirse en actividad convectiva al encontrar un leve aumento en la elevación conforme se dirige tierra adentro. Es por esto que, en ciertas localidades, se desarrollan con más frecuencia tormentas eléctricas y aguaceros y por lo que, cuando el aire encuentra la línea costera, el calentamiento diferencial del mar y de la tierra durante el día y la diferencia en la fricción superficial entre ambos (Bergeron 1951; Coen 1959, p. 14), causan tormentas de convección.

Ejemplos del primer caso son las altas precipitaciones halladas en las faldas de la cordillera Central y en

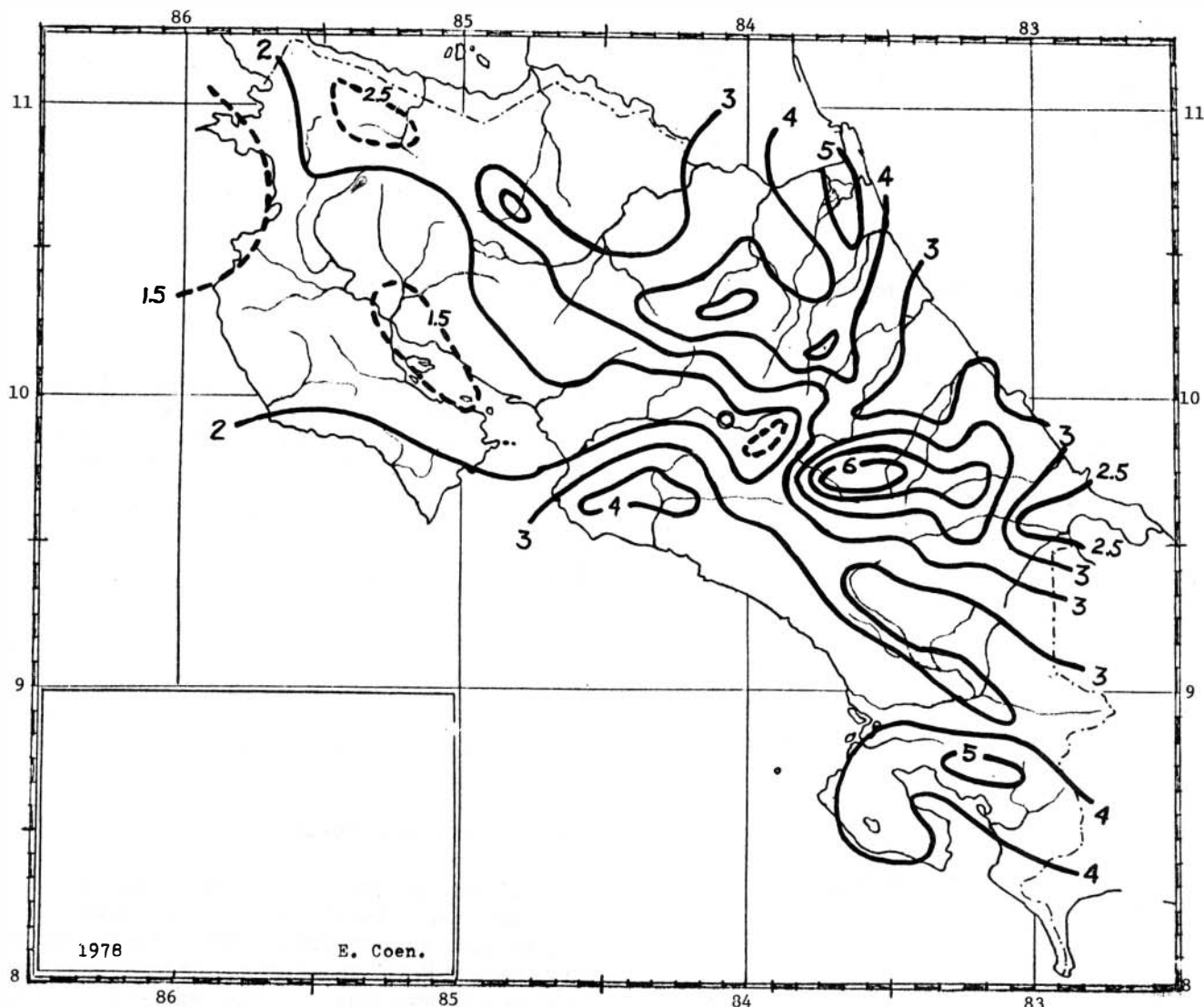


Fig. 3.7 Precipitación pluvial media en metros para el total anual en Costa Rica.

la Cordillera de Talamanca en el lado Atlántico. El segundo caso está representado por la alta precipitación en Tortuguero, en el Valle de Parrita y en Golfito (fig. 3.7).

La precipitación mínima se registra en los fondos de los valles. El fondo del valle que se extiende desde Cartago, a través de la Meseta Central hasta las llanuras de Guanacaste, es la más seca porción del país, especialmente si se le compara con las montañas vecinas.

El número máximo de días de lluvia, aproximadamente 315, coincide con el área de lluvia máxima en el valle de Río Macho, Río Grande de Orosí y Río Pejivalle. El mayor número de días con lluvias fue registrado en la Hacienda Cedral, a una elevación aproximada de 1.100 m. Aquí llovió durante 351 días en 1967 y durante 359 días en 1968; lo cual es posiblemente un récord mundial (J. F. Griffin, comm. pers.). El promedio de días con lluvia en esta estación durante los años 1965, 1966, 1967 y 1971 fue de 329. El segundo número más alto de días con lluvia, registrado en Costa Rica fue en Buena Vista, en la falda

oeste del Volcán Poás, a 1.017 m de altura y expuesto hacia el norte. Esta estación registró un promedio de 308 días lluviosos de 1964 a 1968 (con un máximo de 344 en 1966).

¿Cuándo llueve?

Al estudiar el folclore nacional, Coen (1973) encontró que la gente frecuentemente menciona lluvias particulares: Las lluvias alrededor del 19 y 20 de marzo, a las cuales la gente denomina *aguaceros de los cafetaleros* porque inducen a las plantas de café a iniciar su floración; las lluvias de alrededor del 11 de abril y del 27 de abril al 1 de mayo (que es asimismo el comienzo de la estación lluviosa en C. A.; la ausencia de lluvia del 27 y 28 de junio corresponde al "Veranillo de San Juan" y también la ausencia de lluvia del 2 y 3 de octubre y el 13 de noviembre. Las lluvias de alrededor del 8 y el 12 de diciembre son llamadas "lágrimas de María". Se cree que el 4 de octubre hay un *temporal del Pacífico*, o "cordonazo de San Francisco".

Amador (1975, p. 56) encontró que las oscilaciones en la atmósfera, libre tienen períodos de cuatro días; en la alta troposfera los períodos son de cerca de seis días. Estas oscilaciones pueden estar asociadas con la intensificación de la precipitación cada cuatro a seis días. Las lluvias ocurren temprano en la tarde en las tierras altas, avanzada la tarde en las tierras bajas del Pacífico y, durante la noche, en los valles y en las tierras bajas del lado Atlántico. La convección es la causa básica de las lluvias en los trópicos, y ésta ocurre con más frecuencia en sitios donde el diferencial de calentamiento con respecto a los alrededores es muy pronunciado. El sol calienta las tierras altas más rápidamente y más temprano que las tierras bajas, lo que hace que las brisas marinas y de los valles empujen las nubes de convección tierra adentro. Las lluvias comienzan más temprano en el día en el Pacífico que en el Atlántico. Esto concuerda con el modelo de calentamiento insular que incluye el intercambio de cantidad de movimiento (Garstang 1968) en este modelo, la convergencia de masas se efectúa durante la noche y la divergencia durante el día en una costa a barlovento; lo contrario sucede a sotavento.

Relación con la Biología

Los efectos del clima y el estado del tiempo en la biología animal y vegetal de Costa Rica han sido poco estudiados. Janzen (1976 a) usó los informes del tiempo en Costa Rica para proponer la hipótesis de que las cadenas montañosas tropicales a una altura dada podrían ser mucho más difíciles de cruzar por los organismos, que las cadenas montañosas extratropicales de alturas similares.

Basó su hipótesis en la conjetura de que los organismos tropicales están normalmente expuestos a ámbitos menores en los cambios estacionales (y diarios) de temperatura que los organismos extratropicales. Por consiguiente, debe ser para ellos más traumático soportar las diferencias de temperatura encontradas al cruzar los macizos montañosos. Es más, descubrió que para una diferencia en elevación dada entre dos estaciones climáticas, en dos estaciones en Costa Rica hay menos traslape que en condiciones similares en Estados Unidos; cuanto menor sea la elevación absoluta, más pronunciado fue este fenómeno, lo que sugiere que los pequeños macizos montañosos de Costa Rica pueden ser barreras desproporcionadas y formidables para las migraciones de plantas y animales.

La sincronización en la floración, fructificación y otros eventos fenológicos con los cambios conspicuos estacionales en la precipitación pluvial, atrajo la atención de numerosos biólogos de campo, tanto en Costa Rica como en otros lugares en los trópicos (e.g., Baker *et al.* 1982; Reich y Borchert 1982; Daubenmire 1972; mientras que en el bosque caducifolio a solo 90 m de distancia la temperatura era de 35.3°C, con una humedad relativa 30% más baja que en el cañón (Janzen 1976a). No es sorprendente que la fauna de insectos de las hondonadas ribereñas en Guanacaste sea tan diferente a la de la del bosque caducifolio adyacente durante la estación seca (Janzen 1973, 1976b; Janzen and Schoener 1968).

Pero estos estudios rudimentarios son sólo una mínima parte de los que hay que llevar a cabo sobre las interacciones de las plantas y animales de Costa Rica con el clima y el tiempo. Durante mucho tiempo se ha creído que los organismos de las regiones extratropicales se ven sometidos a fuertes interacciones con un ambiente cargado de traumas biológicos, mientras que los organismos tropicales viven en un ambiente benigno. Sin embargo, está probado que los organismos no sólo tienen que luchar contra severos retos biológicos, sino que también deben mantener a una relación exacta y compleja con la microestructura del clima y del tiempo.

- Amador, J. A. 1975. *Análisis espectral de las oscilaciones en la atmósfera libre sobre América Central*. Ciudad Universitaria: Escuela de Física, Universidad de Costa Rica.
- Anuario Meteorológico*. 1964 N. San José: Servicio Meteorológico Nacional, Ministerio de Agricultura y Ganadería.
- Baker, H. G.; Bawa, K. S.; Frankie, G. W.; and Opler, P. A. 1982. Reproductive biology of plants in tropical forest. In *Ecosystems of the world: Tropical forests*, ed. F. B. Golley and H. Lieth, pp. 183–215. Amsterdam: Elsevier.
- Bergeron, T. 1951. A general survey in the field of cloud physics. Extrait de la Publication AIM no. 9/c. Brussels.
- Chang, J. H. 1968. *Climate and agriculture*. Chicago: Aldine.
- Coen, E. 1951. La meteorología de Costa Rica. In *Atlas estadístico*, pp. 34–37. San José: Dirección General de Estadística y Censo.
- . 1959. Lluvias tormentas y vientos en Costa Rica. San José: Servicio Meteorológico, Ministerio Agricultura e Industrias.
- . 1970. Climate of Central America and Costa Rica. Atmospheric Sciences course, July–August 1970, pp. 66–77. Ciudad Universitaria: Organization for Tropical Studies.
- . 1973. El folklore Costarricense relativo al clima. *Rev. Univ. Costa Rica* 35:135–46.
- . 1977. Mapas del promedio mensual de las horas de brillo solar en Costa Rica. Unpublished manuscript, available from E. Coen.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in northwestern Costa Rica. *J. Ecol.* 60:147–70.
- Dunn, G. E., and Miller, B. I. 1960. *Atlantic hurricanes*. Baton Rouge: Louisiana State University Press.
- Escoto, J. A. V. 1964. Weather and climate of Mexico and Central America. In *Handbook of Middle American Indians*, vol. 1, *Natural environment and early cultures*, ed. R. C. West, pp. 187–215. Austin: University of Texas Press.
- Frankie, G. W. 1975. Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution. In *Coevolution of animals and plants*, ed. L. E. Gilbert and P. H. Raven, pp. 192–209. Austin: University of Texas Press.

- Frankie, G. W.; Baker, H. G.; and Opler, P. A. 1974a. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881-919.
- . 1974b. Tropical plant phenology; Applications for studies in community ecology. In *Phenology and seasonality modeling*, ed. H. Lieth, pp. 287-96. Berlin: Springer-Verlag.
- Fritz, S. 1951. Solar radiation energy and its modification by the earth and its atmosphere. In *Compendium of meteorology*, pp. 13-33. Boston: American Meteorological Society.
- Garstang, M. 1968. *The role of momentum exchange in flow over a heated island*. Tallahassee: Florida State University.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6:64-68.
- Gramzow, R. H., and Henry, W. K. 1971. *The rainy seasons of Central America*. College Station: Texas A and M University.
- Hastenrath, S. 1966. On general circulation and energy budgets in the area of the Central American seas. *J. Atmos. Sci.* 23:694-711.
- . 1967. Rainfall distribution and regime in Central America. *Archiv. Meteorol. Geophys. Bioklim.*, ser. B, 15:201-41.
- Haurwitz, B. 1948. Transmission of solar radiation through clouds (overcast). *J. Meteorol.* 5:110; reprinted in *Smithsonian meteorological tables*, Washington, D.C.: Smithsonian Institution.
- Heithaus, E. R. 1979. Community structure of Neotropical flower visiting bees and wasps: Diversity and phenology. *Ecology* 60:190-202.
- Holdridge, L. R.; Grenke, W. C.; Hathaway, W. H.; Liang, T.; and Tosi, J. A., Jr. 1971. *Forest environments in tropical life zones: A pilot study*. Oxford: Pergamon Press.
- Huschke, R. E. 1959. *Glossary of meteorology*. Boston: American Meteorological Society.
- Janzen, D. H. 1967a. Why mountain passes are higher in the tropics. *Am. Nat.* 101:233-49.
- . 1967b. Synchronization of sexual reproduction of trees with the dry season in Central America. *Evolution* 21:620-37.
- . 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: Effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54:687-708.
- . 1976a. The microclimate differences between a deciduous forest and adjacent riparian forest in Guanacaste Province, Costa Rica. *Brenesia* 8:29-33.
- . 1976b. Sweep samples of tropical deciduous forest foliage-inhabiting insects: Seasonal changes and inter-field differences in adult bugs and beetles. *Rev. Biol. Trop.* 24:149-61.
- Janzen, D. H., and Schoener, T. W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49:96-110.
- Mendizábal, M. 1973. *Distribución de la precipitación con la altura*. Ciudad Universitaria: Escuela de Física, Universidad de Costa Rica.
- Opler, P. A.; Frankie, G. W.; and Baker, H. G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *J. Biogeog.* 3:231-36.
- . 1980. Comparative phenological studies of shrubs and treelets in wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68:167-88.
- Plácido, J. M. 1973. *Sistemas sinópticos en el Atlántico Norte tropical*. Ciudad Universitaria: Escuela de Física, Universidad de Costa Rica.
- Portig, W. H. 1965. Central American rainfall. *Geogr. Rev.* 55:68-90.
- Reich, P. B., and Borchert, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63:294-99.
- Smithsonian Institution. 1963. *Meteorological tables*. 6th ed. Washington, D.C.: Smithsonian Institution.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285-310.
- . 1977. Coadapted competitors: The flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198:1177-78.
- . 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10:194-210.

CAPITULO 4 GEOLOGIA DE COSTA RICA

Rolando Castillo Muñoz*

INTRODUCCION

La apreciación que sobre la geología de Costa Rica se hace aquí es de carácter regional, pues se hace una descripción de las principales unidades geológicas que caracterizan el territorio, con referencia al mapa geológico (fig. 4.1), se incluye un cuadro de correlación estratigráfica en donde se mencionan las principales formaciones o unidades litológicas que han sido definidas en el presente (fig. 4.2a,b), se hace una descripción detallada de cada una de las principales formaciones, así como su localización aproximada, y se suministra una explicación sobre la estructura y evolución tectónicas sufridas por el territorio de Costa Rica con base en las características geológicas conocidas. Se espera que esta información sea de provecho para los investigadores en Ciencias Biológicas, que serán los que más uso harán de la información que se suministra en este trabajo.

GEOLOGIA Y ESTRATIGRAFIA

Las principales unidades geológicas que constituyen el territorio de Costa Rica oscilan en edad desde el Jurásico hasta el Cuaternario (fig. 4.1). Las unidades geológicas se pueden incluir dentro de los siguientes grupos, de acuerdo con la litología y edad, a saber: Rocas volcánicas y sedimentarias del Mesozoico (Jurásico-Cretácico); Rocas sedimentarias y volcánicas del Terciario; Rocas plutónicas del Cretácico y Terciario; y, Rocas sedimentarias y volcánicas del Cuaternario.

Rocas Volcánicas y Sedimentarias del Mesozoico (Jurásico-Cretácico) Rocas Volcánicas (Mzvs)

Las rocas volcánicas del Mesozoico, según Dengo (1962 b), son basaltos espilíticos, aglomerados, brechas de basalto y liditas (radiolaritas) junto con capas sedimenta-

rias de grauwas gris oscuras, ftanitas, lutitas ftaníticas y calizas silíceas afaníticas, en conjunto, muy plegadas y escasamente meteorizadas; la secuencia anterior está intruida por cuerpos de gabro, diabasa y diorita.

Esta asociación litológica constituye el Complejo de Nicoya que aflora extensivamente en la península del mismo nombre, en una pequeña porción de la Península de Santa Elena, en Punta Herradura y terrenos inmediatamente al este, en la Península de Osa y en algunas partes de Punta Burica (figs. 4.1, 4.2).

La edad de las rocas del Complejo de Nicoya oscila del Jurásico (Titoniano Medio; Galli, 1977) al Cretácico Superior (Campaniano-Maestrichtiano según Henningsen & Weyl (1967), y más recientemente al Santoniano Superior (Galli y Schmidt, 1977), con una edad radiométrica de 72.5 millones de años (Barr y Escalante 1969)

Rocas Sedimentarias no diferenciadas del Mesozoico (Mzs)

Las rocas sedimentarias no diferenciadas del Mesozoico están constituidas principalmente por lutitas, areniscas silíceas y ftanitas con radiolarios, capas delgadas de conglomerado, grauwas, areniscas de grano grueso, medio y fino, limolitas, lutitas calcáreas y calizas con intercalaciones de rocas volcánicas, que geográficamente presentan diversas secuencias de interestratificación. Estas rocas específicamente han sido asignadas en edad al Cretácico Superior (Campaniano-Maestrichtiano) (Dengo 1968, p. 28).

Esta secuencia no diferenciada está representada por formaciones como la de Sabana Grande y Rivas que afloran en Guanacaste y en la Península de Nicoya, y como las formaciones Gofito y Changuinola que aparecen expuestas en la parte sureste del país (figs. 4.1, 4.2).

La Formación Sabana Grande, de edad Santoniana (Galli y Schmidt, 1977), consiste principalmente de calizas silíceas y ftanitas y la Formación Rivas, sobreyacente, del Santoniano al Maestrichtiano (Galli y Schmidt, 1977), está formada principalmente por estratos de arenisca, lutita y algunas capas de caliza. Ambas formaciones están separadas, entre sí, por una discordancia.

Afloramientos de la Formación Sabana Grande se presentan en el lugar del mismo nombre de la Península de Nicoya, en Guatil, a lo largo del camino entre Nicoya y

(*) Director, Depto. Desarrollo Geológico y Recursos Minerales, Corporación Costarricense de Desarrollo. Profesor Asociado, Escuela Centroamericana de Geología. Universidad de Costa Rica.

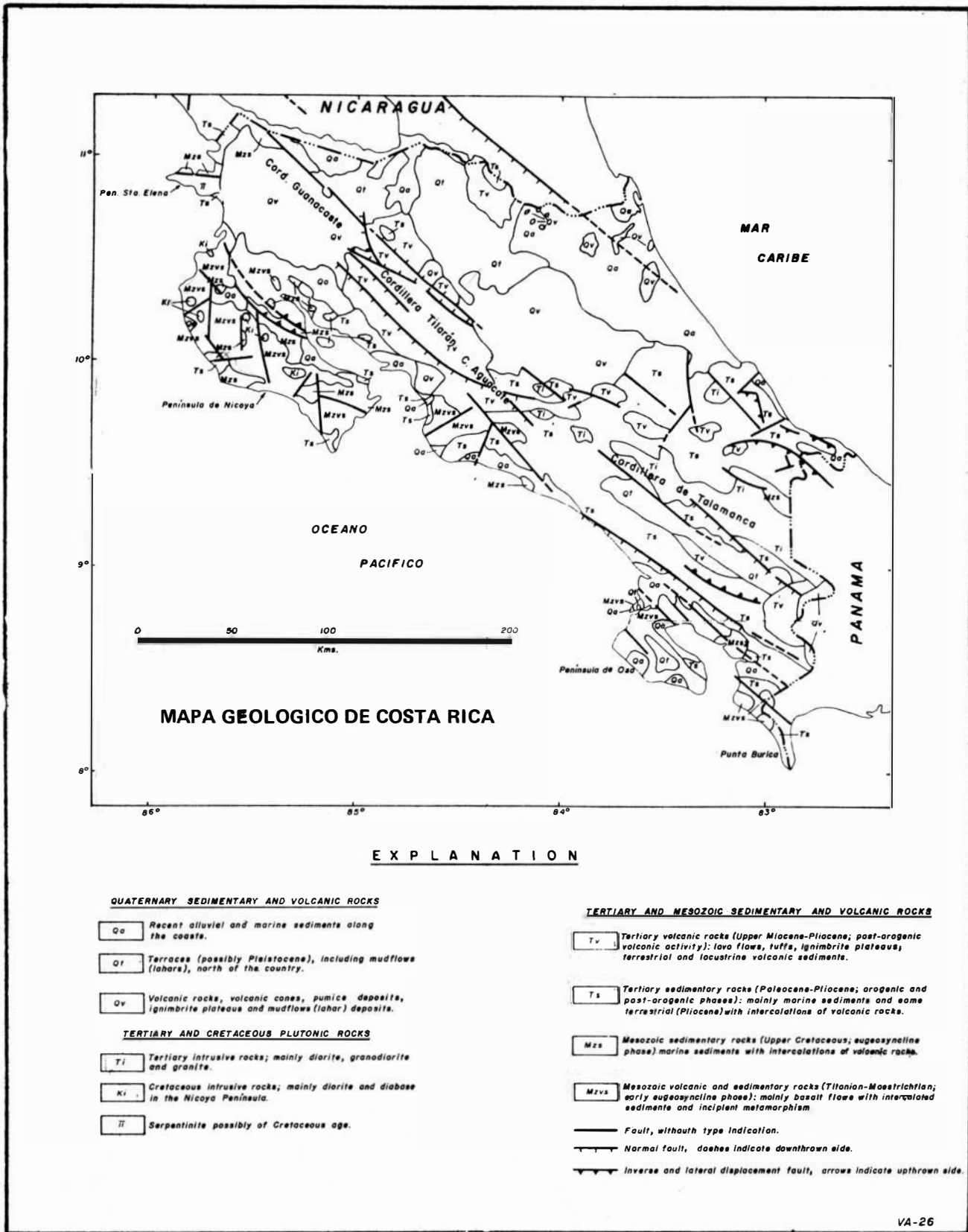


Fig. 4.1 Mapa geológico de Costa Rica (Dengo et al. 1969).

Santa Ana, al noroeste de San Cruz, en los Cerros de Moravia y en el Golfo de Nicoya, en la isla Berrugate; cerca de la Hacienda El Viejo, en los Cerros Peor es Nada y cerca

de San Lázaro (Dengo, 1962b); también en el extremo oriental del Cerro de Jesús al sur de Vigía (MacDonald, 1920).

La Formación Rivas aflora en la parte norte de la Península de Santa Elena, en contacto con la Peridotita de Santa Elena, y en varias partes del camino que conecta Murciélago con Playa Blanca; en la Bahía Santa Elena, en el camino entre Santa Ana y Corralillo, en la parte central de la Península de Nicoya, en el Valle del Río Tempisque, cerca de Matina, Río Blanco y en Punta Quesera (Dengo, 1962b).

La Formación Golfito es el término usado por Dengo (1968) para designar a las rocas que yacen discordantemente sobre el Complejo de Nicoya, las cuales consisten, de abajo hacia arriba, de calizas silíceas gris verdosas, conglomerados, lutitas y limolitas y capas ocasionales de arenisca gris pardusca, estratificada y capas de caliza silícea. Aflora en el área de la Bahía de Golfito, en los cerros entre Golfito y la estación de ferrocarril El Alto, y en la Punta Banco de la Península de Burica, observándose una buena sección entre la salida de la Bahía de Golfito y Punta Gallardo.

La Formación Changuinola, así denominada y descrita por Fisher y Pessagno (1965), está constituida por calizas principalmente blancas, grisáceas a verduscas claras y amarillo verdusco claro con capas interestratificadas de lavas andesíticas y dacíticas y sedimentos clásticos. Estas rocas afloran muy bien en su localidad tipo en el Río Changuinola y su principal tributario el Río Peña Blanca, en la parte noroeste del Panamá y se ha considerado que también se presenta en la parte sureste de Costa Rica (Dengo, 1968, p. 28); sin embargo, Fisher y Pessagno (1965), al descubrir rocas similares a la Formación Changuinola en una sección del Río Lari las consideran por el contrario asignables a la unidad de rocas sedimentarias del Terciario, específicamente al Paleoceno y Eoceno Medio.

Las rocas sedimentarias del Cretácico Superior en la Península de Nicoya se deben a detritos volcánicos derivados principalmente de la erosión del Complejo de Nicoya, pero también presentan detritos y rocas volcánicas contemporáneas, lo que indica que hubo actividad volcánica concomitante. De igual manera, la Formación Changuinola presenta areniscas tobáceas e intercalaciones de lava andesítica y dacítica.

ROCAS SEDIMENTARIAS Y VOLCÁNICAS DEL TERCIARIO

Rocas Sedimentarias del Terciario (Ts)

Las rocas sedimentarias del Terciario están constituidas principalmente por sedimentos marinos y algunos continentales, con intercalaciones de rocas volcánicas. Estas rocas, que oscilan en edad del Paleoceno al Plioceno, afloran en la totalidad del territorio nacional, tanto en la parte central del país como en la vertiente del Pacífico y en la del Caribe (*fig. 4.1*).

Los nombres que se han dado, en diferentes regiones del país a diversas unidades de estas rocas se presentan en la *fig. 4.2*. Cada una de estas formaciones tiene diversas características litológicas que generalmente se asocian a

las ruditas, areniscas y argilitas, en diversas proporciones y variablemente interestratificadas, con mayor proporción de materiales calcáreos y volcánicos.

Las rocas formadas en ambiente de depósito marino, que son las predominantes, son areniscas, limonitas, lutitas y arcillitas, algunas tobáceas, y calizas, que muestran en conjunto diversos grados de intercalación y se afloran en diversas partes del país. Las rocas volcánicas intercaladas, formadas también en ambiente marino, se deben a la actividad que con diversos grados de intensidad, no solamente formó a éstas, sino también influyó en diversas proporciones tanto a las rocas de ambiente marino como a las continentales. Las rocas continentales son principalmente conglomerados desarrollados en las márgenes de la Cordillera de Talamanca.

Caracterizan a las rocas volcánicas, aquellas formadas durante el Terciario Inferior que aparecen en diversas partes del país. Asociadas a rocas sedimentarias del Eoceno y algunas del Oligoceno, se han encontrado tobas, aglomerados, coladas de basalto y andesita y algunos sills de diabasa. (Dengo, 1962a, p. 142-143). Al respecto, la Formación Tuis del lado del Caribe, presenta numerosas intercalaciones de andesita, basalto y capas tobáceas, (Dengo 1968, p. 28).

Dentro del grupo de rocas sedimentarias del Paleoceno, con extensión hasta el Cretácico Superior (Maestrichtiano), en el caso del Pacífico, está la Formación Barra Honda, constituida por calizas estratificadas. Esta unidad, según Dengo (1962b), aflora en Guanacaste en los Cerros de Quebrada Honda, Corralillo, Quebrada Honda, Copal, Caballito, Corral de Piedra y la Cueva del lado occidental del Río Tempisque y en algunos cerros pequeños en el margen oriental de este río. El contacto inferior es discordante con la Formación Rivas.

En el extremo suroriental de la Península de Nicoya, se presenta la Formación Las Palmas, asignadas a la parte superior del Paleoceno y posiblemente a la inferior del Eoceno, formada por capas delgadas de limolita y lutita, duras, bien estratificadas y por masas lenticulares de caliza arrecifal. Afloramientos importantes de la formación se observan a 1 kilómetro de Playa Naranjo, por el camino que conduce a Bajo Negro; también en el Río Nacaome, al oeste de Puerto Letras y en Punta Morales (Dengo, 1962b). El contacto superior es posible que sea concordante con la Formación Brito y discordante con la Formación Barra Honda (Dengo, 1962b, p. 27).

Se reconoce que las rocas sedimentarias del Eoceno, del lado del Pacífico, representadas principalmente por la Formación Brito, son primordialmente clásticas, aunque también presentan un miembro arrecifal extenso, asignado al Eoceno Superior, que ese extiende desde la provincia de Guanacaste, con el nombre del Miembro Colorado (MacDonald 1920; Dengo, 1962b), hasta la parte suroriental del país, en correspondencia con la caliza de la Fila de Cal. A este miembro, según Dengo (1968, p. 28) se le conoce en Panamá como Formación David.

En la parte central del país afloran rocas sedimentarias que se han asignado al Eoceno en edad y que han sido agrupadas bajo las denominaciones de Formación Pacacua

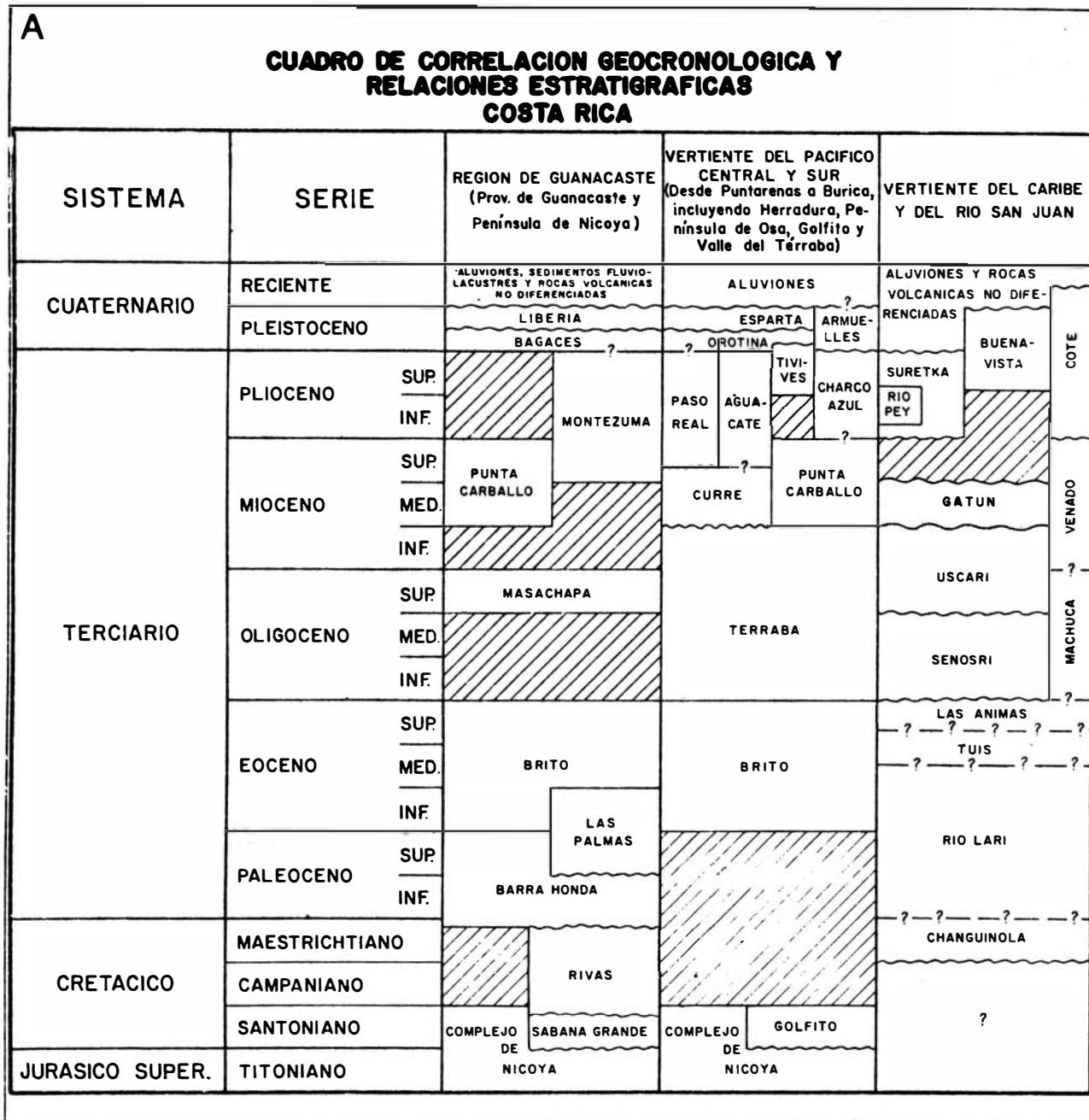


Fig. 4.2 a Cuadro de correlación geocronológicas y relaciones estratigráficas de Costa Rica.

(Castillo, 1969) y Caliza de Parritilla (Malavassi, 1966 informe interno).

La Formación Pacacua es una secuencia constituida por interestratificaciones de conglomerado brechoso y areniscas conglomeráticas, areniscas, limolitas y lutitas, todas tobáceas, en algunas partes con coloraciones purpúreas características, con espesores superiores a los 1148 metros en la localidad tipo ubicada en el flanco norte del Cerro Pacacua. En general la formación se extiende al sur y este de Ciudad Colón, al suroeste y este de Santa Ana y al oeste y este de Escazú. El contacto inferior de la formación no se observa en esta parte del país, Rivicre (1980, p. 127).

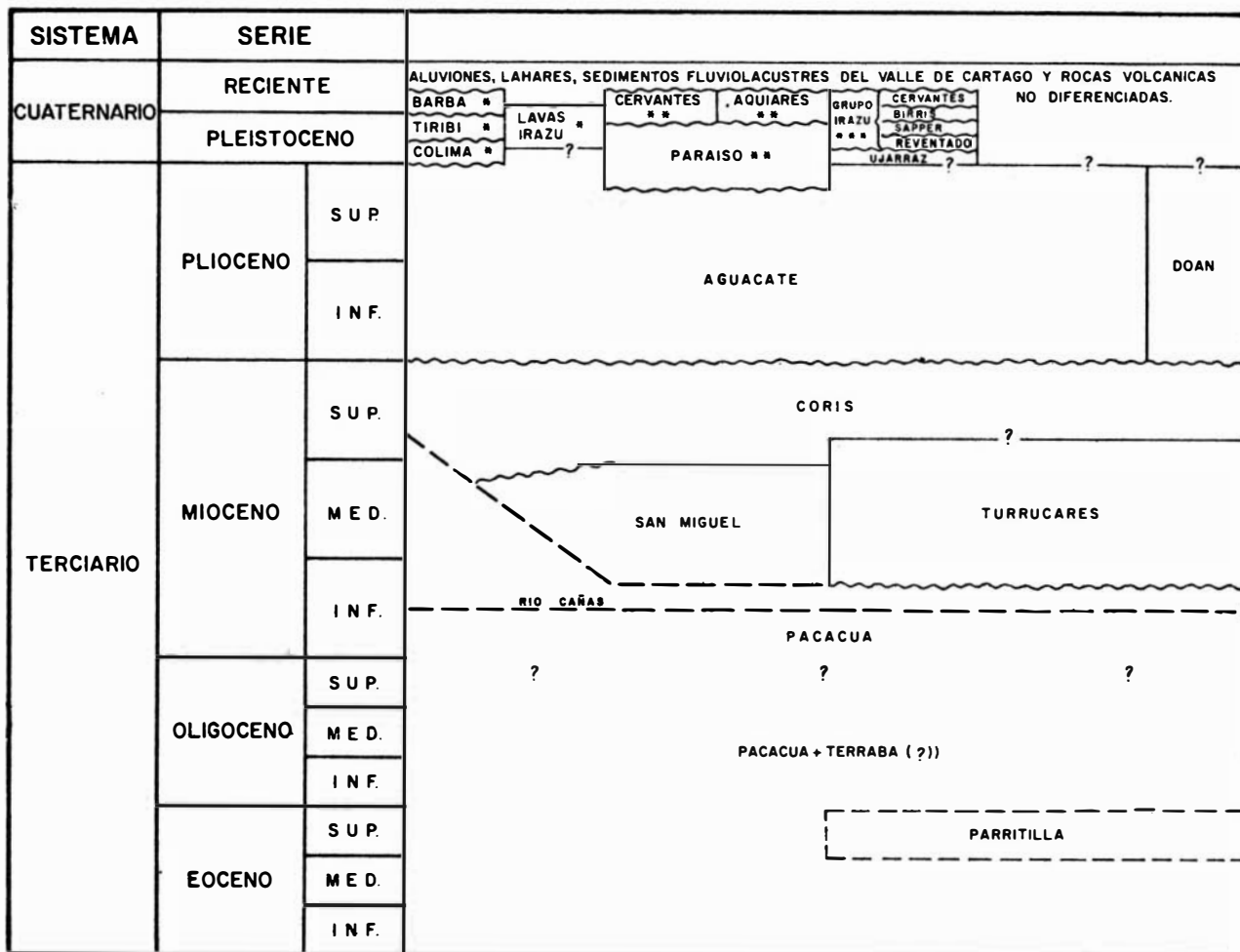
La Caliza de Parritilla (Malavassi, 1966) del Eoceno Superior, es una caliza orgánica, gris oscura a negruzca, a veces de grano muy fino, con espesor de 60 m, con foraminíferos grandes y algas calcáreas. Aflora en los flancos sur y oeste del Cerro Caraigres, situado en la margen sur del Río Candelaria, en Parritilla de Acosta, la localidad tipo, Tiquires, Escuadra y Cangrejal. Según mis observaciones, aparentemente la caliza se encuentra estratigráficamente debajo de las facies purpúreas de la Formación Pacacua, en el Cerro Caraigres, aunque no se conocen los tipos de contacto estratigráfico que presenta. En 1981, Castillo observó varios afloramientos calizos entre Cangrejal y Escuadra que sugieren que hay más de un

B

CORRELACION ESTRATIGRAFICA Y GEOCRONOLOGICA PARTE CENTRAL DE COSTA RICA

(VALLE Y CORDILLERA CENTRAL, CERROS DE ESCAZU Y BUSTAMANTE)

FUENTE: DONDOLI Y TORRES, 1954; ESCALANTE, 1966; CASTILLO, 1969; KRUSHENSKY, 1972;
NACIONES UNIDAS, 1975; RIVIER, 1980.



VALLE CENTRAL OCCIDENTAL Y ORIENTAL:

- * Según Naciones Unidas - Senas (1975)
- ** Según Dóndoli y Torres (1954)
- *** Según Krushensky (1972)

Marzo 1981

Fig. 4.2 b Correlación estratigráfica y geocronológica, parte central de Costa Rica.

estrato calizo intercalado con algunas unidades clásicas de épocas desconocidas.

Las rocas sedimentarias del Eoceno en la vertiente del Caribe están representadas por la Formación Tuis y la Caliza de Las Animas.

La Formación Tuis, según Riviere (1973, p. 50), está representada en la región de Turrialba por una secuencia de areniscas y limolitas tobáceas y arcillas, intercaladas con coladas de basalto, conglomerados y brechas volcánicas, y alcanza más de 3.000 m de espesor. Aunque aflora bien en Tuis de Turrialba, su localidad tipo, no se conoce su extensión superficial ni la naturaleza de sus contactos.

La Caliza de Las Animas reconocida por Sjogren (Gill, 1898; Hoffstetter, Dengo y Weyl, 1960, p. 258-260), cuya localidad tipo es la Hacienda Las Animas en Turrialba, en el Valle del Río Reventazón, es una secuencia constituida por dos capas de caliza blancuzca separadas por capas de arenisca y conglomerado; la caliza es fosilífera, de poco espesor y aflora además en el área de Azul y en el Río Chitaría (Dóndoli y Torres, 1954, p. 41-42).

En el lado del Pacífico en sus porciones central y sur, afloran rocas del Oligoceno representadas por las lutitas negras de la Formación Terraba, (Dengo, 1961, p. 48), que

denotan un ambiente semieuxínico por falta de comunicación externa de la cuenca de sedimentación; estas rocas afloran extensamente en la Cordillera Costeña, en el Valle de El General y en las estribaciones occidentales de la Cordillera de Talamanca. En la porción noroeste del país, en la región de Guanacaste, las rocas del Oligoceno (Oligoceno Superior), están representadas por rocas de la Formación Masachapa, constituida por areniscas de grano medio a fino, algunas calcáreas, limolitas grises, lutitas calcáreas, calizas lutíticas y areniscas, algunas fosilíferas. Según Dengo (1962b), estas rocas se encuentran en el lado oeste de la Península de Nicoya, en dos afloramientos: uno en la parte inferior del Río Nosara hasta Punta Peladas, y otros desde la boca del Río Manzanillo hasta el Peñón de Arío. No se conoce la naturaleza de los contactos por no observarse en ninguna de las dos localidades mencionadas.

En la parte central del país, afloran rocas sedimentarias que datan del Oligoceno-Mioceno Bajo, como las de la Formación Térraba (Castillo, 1969, p. 11-13), constituida por interestratificaciones de arenisca, limolita, lutita negra a gris oscura, calcáreas y algo de caliza; las rocas de esta unidad afloran extensamente al sur del Valle Central en la Fila Diamante, en los Cerros de Escazú, el Tablazo, en la margen norte del Valle del Río Tabarcia, en las montañas al sur del Río Navarro y sur y oeste del Río Agua Caliente, en el Flanco norte del Cerro Carraigres y al oeste de éste, y en la Fila Guaitil.

Las rocas sedimentarias del Oligoceno, en el lado del Caribe, están representadas por la Formación Senosri y partes de las Formaciones Uscari y Machuca en la vertiente del Río San Juan.

La Formación Senosri reconocida por MacDonald (1919; Hoffstetter, Dengo Weyl, 1960, p. 287-288) cuya localidad tipo es el Río Senosri, afluente derecho del Río Sixaola del lado de Panamá, está constituida por capas de aglomerado, cementadas por material calcáreo, que localmente gradan a caliza. Esta formación ha sido reportada por Malavassi (1967, p. 2) en el tramo sobre el Río Reventazón en las Animas y en Peralta, constituida por calcarenitas, areniscas, calizas brechosas y calizas organógenas con foraminíferos y algas y lutitas. No ha sido posible precisar con certeza las áreas de afloramiento de la formación en Costa Rica. No se conoce definitivamente la naturaleza de sus contactos.

La Formación Uscari, reconocida por Olsson (1922), que se extiende en edad del Oligoceno Superior al Mioceno Inferior con la localidad tipo en la Quebrada Uscari, en el Valle de Talamanca, está constituida principalmente por lutitas, de tonalidades oscuras y suaves, aunque Redfield (1923, p. 363-364) indica que la formación, además de lutitas, tiene intercalaciones de caliza y areniscas calcáreas; es gruesa pudiendo alcanzar hasta quizás el Valle del Río Reventazón (Hoffstetter, Dengo y Weyl, 1960, pl 293) y en la zona de Peralta, Chitaría, Tres Equis y Pavones (Malavassi, 1967, p. 34).

La Formación Machuca, reconocida por Hayes (1899), del Oligoceno, está constituida por lutitas y areniscas finas, verdes, muy duras, silicificadas y piritizadas y sin

fósiles (Malavassi y Madrigal, 1970, p. 6); aflora en la cuenca del Río San Juan, entre El Castillo Viejo (Malavassi y Madrigal, 1970, p. 6), pero no se conoce muy bien sus relaciones estratigráficas en conexión con las formaciones de la vertiente del Caribe.

En el lado del Pacífico, las rocas sedimentarias del Mioceno y el Plioceno están representadas por las formaciones Punta Carballo, Montezuma, Curré y Charco Azul. La Formación Punta Carballo, denominada así por Dengo (1961), del Mioceno Medio a Superior, está constituida por areniscas finas calcáreas, pobremente estratificadas, gris verdosas y fosilíferas en partes, que afloran en la punta del mismo nombre al sureste de Puntarenas; Dengo (1962b) asigna a esta formación rocas de igual litología que afloran en la Isla de San Lucas en el Golfo de Nicoya y otras en Punta Barrigona en el lado oeste de la Península de Nicoya. Esta formación descansa discordantemente sobre el Complejo de Nicoya y sobre la Formación Brito Dengo, (1961), aunque Madrigal (1970) la observa descansando sobre rocas de la Formación Térraba.

La Formación Montezuma (Dengo, 1962b), del Mioceno Superior al Plioceno, constituida por capas horizontales y poco consolidadas de conglomerados, arenisca y limolita; aflora típicamente cerca del poblado de Montezuma en el extremo sur de la Península de Nicoya, donde cubre buena parte del sur de la Península de Nicoya y se puede observar además en poblados como Cóbano, San Isidro y Malpaís; su contacto inferior es discordante con rocas del Complejo de Nicoya; el superior no se presenta por no existir sobre éstas formaciones más jóvenes.

La Formación Curré, denominada así por Dengo (1962b), del Mioceno Inferior Medio, está constituida principalmente por areniscas pardas, de grano medio, estratificadas en capas, con intercalaciones menores de conglomerados y lutitas; estas rocas que alcanzan un espesor total de 830 m, afloran típicamente en el Río Térraba, debajo de la Formación Paso Real, la cual se describe posteriormente, entre el caserío de Curré y la Escuadra.

La Formación Charco Azul, descrita por Terry (1956) en Panamá del Plioceno y está constituida en el lado de Costa Rica principalmente por lutitas gris verdosas con intercalaciones de areniscas (Madrigal, 1979, com pers.). Aflora en Punta Burica y en la Península de Osa en correspondencia con el Río Tigre, en el extremo sur de la península y en sus márgenes orientales costeras. Descansa discordantemente sobre rocas del Complejo de Nicoya.

En la parte central del país, las rocas sedimentarias están representadas por la Caliza de San Miguel y las Formaciones Turrúcares y Coris. La Caliza de San Miguel, así denominada por Romanos (1912a), es una caliza bioclástica gris, de 5 a 15 m de espesor, pobremente estratificada, densa, generalmente dura, con diaclasado irregular, y contiene pequeñas fracturas rellenas de calcita y abundantes fósiles. La caliza aflora principalmente al este y sur de Patarrá y en la Loma Salitral y Loma Aserri; esta caliza, que ha sido asignada al Mioceno Inferior, sobreyace concordantemente a la Formación Térraba y localmente está, de manera concordante, cubierta por la Formación Coris y

a la vez discordantemente sobreyacida en otras áreas por esta última formación (Krushensky, 1966, comunicación personal).

La Formación Turrúcares, así denominada por Castillo (1969), es una secuencia constituida por areniscas conglomeráticas y capas de conglomerado, de aproximadamente 200 m de espesor, expuestas en el flanco este de los Cerros de Turrúcares. La secuencia, que es calcárea y muy fosilífera, ha sido asignada en edad al Mioceno Inferior, según la fauna identificada por Woodring y Malavassi (1961, p. 491-196); esta formación descansa discordantemente sobre la Formación Térraba y probablemente está cubierta por la Formación Coris (Castillo, 1969).

La Formación Coris, así denominada por Castillo (1969), es una secuencia de arenisca cuarzosa, espesa, con capas delgadas de lutita y algunos lentes locales de lignito, que aflora muy bien en su localidad tipo del Alto Coris y se extiende hacia el este hasta el Valle de Cartago, al sur hasta los Cerros del Tablazo, la Loma Salitral y la Loma Aserri, al este hacia Río Azul, y afloramientos locales han sido observados cerca de Jaris de Mora en Puriscal. La formación, que ha sido asignada al Mioceno Inferior a Medio, está sobreyacida por rocas volcánicas de la Formación Aguacate y por rocas volcánicas y sedimentarias del Cuaternario.

Las rocas sedimentarias del Mioceno y Plioceno, en el lado del Caribe, están representadas por las formaciones Uscari, ya descritas, y Gatún, Venado y Suretka. La Formación Gatún reconocida por Olsson (1922); (Hoffstetter, Dengo y Weyl, 1960, p. 254-256), del Mioceno Medio a Inferior, está constituida en Costa Rica principalmente por areniscas, y algunas capas de lignito y conglomerados y por una facies coralina, constituida por calizas coralinas y margas fosilíferas, se encuentra localmente en la costa actual, especialmente en Puerto Limón (Olsson, 1922). Se extiende en algunas partes de la costa del Caribe, al este de la Cordillera de Talamanca, y parece prolongarse hasta el Valle del Río Reventazón (Brason, 1928), en la zona de Turrialba, Río Bonilla y hacia Las Lomas. Algunos autores consideran que sobreyace discordantemente a la Formación Uscari (Olsson, 1922; Woodring, 1928, p. 69) y otros como Dengo, que es concordante (Hoffstetter, Dengo y Weyl, 1960, p. 254).

La Formación Venado, del Mioceno y así denominada por Malavassi y Madrigal (1970, p. 5-6) está constituida por una secuencia de calizas y calcarenitas, lutitas, limolitas y areniscas y capas de lignitos; afloran en los terrenos localizados entre Venado, Delicias, hasta Jicarito de San Carlos; en la región de Venado se encuentran grutas producto de fenómenos de kartsismo. La formación está sobreyacida discordantemente por la Formación Cote y posiblemente también por asaltos asignados a la Formación Aguacate (Malavassi y Madrigal, 1970, P. 5); se desconoce el contacto inferior.

La Formación Suretka, reconocidas por Sapper (1905) (Hoffstetter, Dengo y Weyl, 1960, p. 288-290), del Plioceno, deriva su nombre de una población hoy abandonada que se llamó Suretka, localizada en una parte de la

orilla norte del Río Sixaola, está representada por un conglomerado constituido por clastos de diversos tamaños de andesita, basalto y cuarzo diorita, distribuidos en una matriz arenosa silíceo, con algunos lentes de arcillita, arenisca y lutita lignítica intercalados con conglomerado (Redfield, 1923, p. 366). Aflora en diversas partes de la costa del Caribe, según MacDonald (1920, p. 142), entre las cuencas de La Estrella y del Sixaola y se extiende a gran distancia debajo de los Ríos Duruy y Bitey, afluentes del Río Estrella; también aparece a lo largo del Río Nanei (Nanabri) y en las tierras superiores hacia el NE casi hasta Bonifacio y hacia el noroeste hasta Bananito y en los túneles del ferrocarril a Limón (Malavassi, 1967, p. 5). La formación descansa discordantemente sobre la Formación Gatún.

Rocas Volcánicas del Terciario (Tv)

Las rocas volcánicas del Terciario componen una secuencia continental constituida principalmente por coladas de lava, aglomerados y brechas generalmente andesíticas y basálticas y algunas tobas e ignimbritas, intruidas principalmente por cuerpos de basalto. También aparecen junto a estas rocas, sedimentos fluvioacustres.

La secuencia ha sido considerada del Mioceno-Plioceno en edad y algunas de sus principales unidades litológicas reciben diversos nombres como formaciones Aguacate, Río Pey, Paso Real (Dengo, 1962 b) y Doán (Escalante, 1966); rocas de estas unidades afloran en zonas como las cordilleras de Tilarán, Aguacate y en menor proporción en las cordilleras de Talamanca y Costeña y en el Valle del Río Térraba (*fig. 4.1*).

Las rocas de la Formación Aguacate, así denominada por Dengo (1962b), son coladas de andesita y basalto, aglomerados, brechas y tobas, que afloran principalmente en los Cerros del Aguacate, la localidad tipo, la Cordillera de Tilarán y en partes de la Cordillera de Talamanca (*fig. 4.1*). Posteriormente Madrigal (1970) agrupó estas rocas dentro del término estratigráfico del Grupo Aguacate.

La Formación Río Pey, así denominada por Dengo (1962a), del Plioceno, se presenta en la vertiente del Caribe, en particular en el valle del Río Reventazón (Branson, 1928) y en los ríos Cerere y Telire. Las rocas volcánicas de esta formación, se presentan en estos ríos en la parte inferior de la Formación Suretka, y consiste principalmente de aglomerados, brechas basálticas con intercalaciones de coladas basálticas y tobas, ambas en menor proporción (Dengo, 1962a).

La Formación Paso Real, así denominada por Dengo (1962a), del Mioceno Superior-Plioceno, que se presenta en la vertiente del Pacífico, está constituida por rocas piroclásticas depositadas en agua, con aglomerados, brechas y coladas de lava asociadas, está bien expuesta en Paso Real y en el Río Térraba, desde la confluencia de la Quebrada Cuán hasta la Escuadra; y pobremente expuesta entre Cañas Gordas y Sabalito a lo largo de la frontera con Panamá (Dengo, 1962a).

La Formación Doán, de naturaleza volcánica, denominada así por Escalante (1966, p. 64-65) y asignada al Plioceno, está constituida por aglomerados y tobas duras que característicamente afloran en el Cerro Doán, situado en la margen sur del valle del Río Reventazón, y en otros lugares como los Cerros Alto Araya, Copal, Cerros Cruces y Congo, Urasca, Peñas Blancas, Cerro Lajas, Alto Velo de Novia, Río Quirí (1300-1475 m), a lo largo del camino entre Tapantí y Río Taus, (1600 m) y en el río Naranjo (1220 m) hasta el Cerro Doán. Posteriormente Krushensky (1972, p. 12-13) asignó a esta formación un origen sedimentario, lo cual ha sido últimamente objetado por Berrangé (1977, p. 37-38), quien después de hacer un mapa detallado de la zona de Tapantí, la considera de naturaleza volcánica, tal y como lo propusiera en un inicio Escalante en 1966. Esta formación sobreyace discordantemente a rocas sedimentarias y volcánicas del Terciario (Formaciones Pacagua y Aguacate, respectivamente).

En relación con estas rocas, es de particular importancia lo que parece ser una amplia superficie de penillanura que se desarrolló sobre las rocas del Terciario en la Cordillera de Tilarán en los Cerros del Aguacate y serranías asociadas, producto de un período extenso de erosión y estabilidad tectónica desde el Mioceno al Plioceno en estas zonas.

ROCAS PLUTONICAS DEL CRETACICO (II Y TKi) Y TERCIARIO (Ti)

Rocas Plutónicas del Cretácico

Estas rocas son: la Peridotita de Santa Elena (II) y los cuerpos (TKi) de gabro, diabasas y dioritas, que intruyen la secuencia de rocas volcánicas y sedimentarias pertenecientes al Complejo de Nicoya, mencionadas anteriormente.

La Peridotita de Santa Elena (II), que aflora en la mitad meridional de la península del mismo nombre, es un cuerpo ígneo, parcialmente serpentizado, con intrusiones de gabro y diorita. Se ha considerado en edad correspondiente al Cretácico.

La mayoría de las rocas intrusivas (TKi) que atraviesan el Complejo de Nicoya son pequeños cuerpos hipoabisales, sills y diques y tal vez pequeñas cantidades de gabro y diabasa. Webber (1942, p. 2) descubrió diabasas olivínicas en el Río Seco y gabros en la parte sur de Bahía Culebra. Romanes (1912a) descubrió doleritas cerca de Nicoya. Dengo (1962a) encontró gabros y diabasas en varios lugares de la Península de Nicoya, como en Cabo Velas, cerca de Sardinal, cerca de Santa Cruz, Matambú, Canjel, Río Blanco y Montezuma.

Intrusivas similares a los de la Península de Nicoya, según Dengo (1962a), se presentan en la forma de gabro en Quebrada Honda de Turrubares y en la Península de Osa hacia las cabeceras del Río Rincón y es posible que aparezcan en otras partes de la península.

ROCAS PLUTONICAS DEL TERCIARIO (Ti)

Como resultado de las exploraciones de Gabb (1874) se han reconocido rocas intrusivas granitoides a lo largo de la cresta de la Cordillera de Talamanca. Estas rocas fueron agrupadas por Dengo (1962b) con el nombre de Series Comagmáticas de Talamanca, debido a que la totalidad de la asociación derivó probablemente de un magma inicial común.

Estas rocas son principalmente granodioritas, gabros y granitos y en menor proporción mangeritas, monzonitas, dioritas y gabrodioritas (Weyl, 1957, p. 39) e intruyen la secuencia de rocas sedimentarias y volcánicas del terciario, principalmente en concordancia con las cordilleras de Talamanca, Aguacate y Tilarán en la parte central del país.

Los "stocks" de composición ácida, se localizan en la Cordillera de Talamanca, y se denominan, de noroeste a sureste; los intrusivos de Escazú, (Castillo, 1969), Monterrey (Malavassi, 1966), Río Macho (Berrangé, 1977) y Dota, La División, Chirripó, Dúrika, Ujum y Kámuk (Dengo, 1962a, p. 146). El Intrusivo, de Escazú, localizado en los cerros del mismo nombre, inmediatamente al sur de San José, está constituido principalmente por rocas dioríticas, granodioríticas, monzoníticas y gabros en donde las rocas gabroideas afloran principalmente en la periferia del plutón (Castillo, 1969). El Intrusivo de Monterrey, localizado al sur de San Ignacio de Acosta, en la margen sur del Río Candelaria, entre Limonal y las Mesas, ha sido considerado por Malavassi (1966), como un granito que presenta buenos afloramientos en Monterrey de Aserri, la localidad tipo, y en San Andrés, la Meseta y Ceiba Alta. El Intrusivo de Río Macho es básicamente una granodiorita gradando a diorita en las márgenes (Berrangé, 1977, p. 34), que cubre un área de aproximadamente 50 km; se encuentra bien expuesto en el cauce del Río Macho, Río Humo y sus tributarios. El Intrusivo de Dota (Dengo, 1962a, p. 146) que oscila en composición de granodiorita a cuarzo monzonita (Weyl, 1957, p. 29), se localiza inmediatamente al sur de Santa María de Dota. El Intrusivo de División (Dengo, 1962a, p. 146) está constituido principalmente por granodiorita y granito según Weyl (1957, p. 31-35), se localiza en el cerro del mismo nombre; se presentan diferenciados magmáticos de gabro en la parte sur y, granito aplítico en el contacto norte. El Intrusivo de Chirripó (Dengo, 1962a, p. 146) que constituye el pico más alto de la Cordillera de Talamanca, está formado por granodiorita (Weyl, 1957, p. 36). Los intrusivos de Dúrika, Ujum y Kámuk son menos conocidos, aunque Dengo (1962a, p. 146) encontró granodiorita en el lado Pacífico de estas intrusiones, en Ujarrás, Río Ceibo y Río Cabagra. Gabb (1874) reportó granito y sienita en Kámuk.

Dengo (1962b, p. 146) también reporta varios cuerpos intrusivos del lado de la vertiente del Caribe de la Cordillera de Talamanca, en general de afinidad alcalina, intruyendo sedimentos del Eoceno Superior y Oligoceno y probablemente algunos miembros más alcalinos de las Series Comagmáticas de Talamanca. Cerca de Pico Aguila y

en los tributarios de los ríos Coen, la Estrella y Telire, se presentan diques de diorita hornbléndica que geográficamente se sobreponen al grupo de diques Victoria emplazados en el Mioceno-Plioceno tardío. Al norte del Monte Matama, en el curso superior del Río Banano, aparece un "stock" granítico.

Según Dengo (1962b, p. 147) las Series Comagmáticas de Talamanca fueron emplazadas durante un período de fuerte deformación al principio del Mioceno. Los cuerpos intrusivos produjeron una serie de mineralizaciones, principalmente metálicas, que caracterizan a las áreas influenciadas por éstos.

ROCAS VOLCÁNICAS Y SEDIMENTARIAS DEL CUATERNARIO

Rocas Volcánicas del Cuaternario (Qv)

Estas rocas están representadas de manera fundamental por coladas de lava, brechas volcánicas, principalmente de composición andesítica, tobas e ignimbritas que gradan en composición desde andesítica a riolítica, depósitos de lahar y cúmulo de materiales piroclásticos no consolidados como ceniza, arena y lapilli. Las rocas anteriores y los edificios volcánicos activos (Turrialba, Irazú, Poás, en la Cordillera Central; Tenorio, Miravalles, Rincón de la Vieja y Orosí en la Cordillera de Guanacaste), caracterizan los campos volcánicos de Orotina, del Valle Central y de Guanacaste, con predominancia de tobas e ignimbritas riolíticas, dacíticas y cuarzoláticas en este último campo.

La secuencia de rocas volcánicas del Campo Volcánico de Guanacaste está constituida por las formaciones Bagaces y Liberia, la Formación Cote y las rocas volcánicas no diferenciadas que forman los conos volcánicos y otros terrenos adyacentes en la Cordillera de Guanacaste.

La Formación Bagaces, del Pleistoceno, está constituida por ignimbritas de composición dacítica a cuarzolática en algunas secciones (Dengo, 1962a p. 59); esta formación se encuentra bien expuesta a lo largo de la Carretera Interamericana, entre las poblaciones de Cañas y Bagaces, y al noroeste de Liberia en el Parque Nacional Santa Rosa.

La Formación Liberia, del Pleistoceno, que descansa sobre la formación anterior, está constituida por una toba de color blanco de composición riolítica, la que hacia las partes inferiores es ignimbrítica; se encuentra bien expuesta en el Río Liberia y en la ciudad de Liberia, que por esta razón se le ha llamado "Ciudad Blanca", y al norte de ésta, en los ríos Blanco y Colorado.

La Formación Cote, del Cuaternario, aunque también asignada en parte al Plioceno, y denominada así por Malavassi y Madrigal (1970, p. 4), por distribuirse muy bien en su localidad tipo el Lago de Cote, al norte de Tilarán, en la vertiente del Río San Juan, está representada por una secuencia de piroclásticos, constituida por cenizas, tobas, arenas y a veces lapillis; también aflora extensivamente en los terrenos aledaños a la Laguna Arenal y al

norte de su desagadero el Río Arenal, cubriendo buena parte de las cabeceras de los afluentes del Río Frío, hasta cerca de San Rafael y Jicarito (Malavassi y Madrigal, 1970, mapa geológico). Esta formación sobreyace discordantemente a rocas sedimentarias del Terciario de la Formación Venado.

Las restantes rocas volcánicas que forman los edificios volcánicos activos de la Cordillera de Guanacaste, con un conjunto no diferenciado de brechas, coladas de lava, y depósitos de lahar y piroclásticos diversos, los cuales no han sido completamente diferenciados y denominados.

Las principales unidades litológicas en el Campo Volcánico de Orotina, son las Formaciones Tivives y las Ignimbritas de Orotina.

La Formación Tivives del Plio-Pleistoceno, denominada así por Madrigal (1970, p. 29) es un lahar constituido por bloques de lava, principalmente basálticos, de diversos tamaños (0.10 hasta 2.0 m) distribuidos en una matriz cinerítica, localmente enriquecida de pómez, en superficie arcillificada. Aflora muy bien en los acantilados de Tivives, en la desembocadura del Río Jesús María, en Punta Carrizal en el Peñón de Bajamar, en Punta Loros, en el Río Surubres y en el Valle del Río Machuca, cerca de su confluencia con el Río Jesús María. Esta formación descansa discordantemente sobre rocas sedimentarias del Terciario (Formación Punta Carballo) y está sobreyacida por las Ignimbritas de Orotina (Formación Orotina) (Madrigal 1970, p. 30).

Las Ignimbritas de Orotina, del Pleistoceno, unidad primeramente reconocida y denominada por Dengo (1961, p. 53), fue posteriormente denominada Formación Orotina por Madrigal (1970) y descrita como constituida por ignimbritas, de estructura prismática columnar, posiblemente derivadas de un magma cuarzo-lático, al igual que las del Campo Volcánico del Valle Central (Dengo, 1961, p. 56). Rocas de esta formación afloran, según Castillo (1969) y Madrigal (1970), en Hacienda Vieja y al sur de Orotina, a lo largo del Río Grande de Tárcoles, al sur, suroeste y oeste de Coyolar, entre el Río Cuarros, Quebrada Huaca y Quebrada Pozón, cerca de la desembocadura del río Jesús María en la margen sureste cerca de la Laguna Sapo y en el lado noroeste del mismo río más cerca de la costa. Esta formación descansa discordantemente sobre la Formación Tivives, y sobre rocas volcánicas del Terciario, (Formación Aguacate) y rocas sedimentarias del Terciario (Formación Punta Carballo), está sobreyacida por rocas sedimentarias recientes del Cuaternario, principalmente cerca de la costa.

El Campo Volcánico del Valle Central está constituido por dos secuencias de rocas que afloran en el Valle Central Occidental y el Valle Central Oriental, separados, ambos valles, por la división continental del Alto de Ochomogo, entre Tres Ríos y la ciudad de Cartago.

La secuencia de rocas volcánicas del Valle Central Occidental está constituida por coladas de lava, andesíticas y basálticas, tobas e ignimbritas de composición lávica y andesito basáltica (Williams, 1952, p. 155), lahares derivados de las tierras altas principalmente de aquellas al norte y noreste y piroclásticos recientes eruptados por los

volcanes de la Cordillera Central. Dentro de esta secuencia de rocas volcánicas han sido definidas y denominadas por diferentes autores, algunas unidades litológicas bien definidas. Estas unidades son: las formaciones Colima, Tiribí, Barva y Lavas del Irazú (Naciones Unidas, 1975). Otras rocas de origen o naturaleza volcánica que no han sido aún denominadas deben ser consideradas dentro del grupo de rocas volcánicas no diferenciadas del Valle Central Occidental.

La Formación Colima, del Pleistoceno, cuya localidad tipo es el tajo de Colima en el puente sobre el Río Virilla, entre San Juan de Tibás y Santo Domingo de Heredia, es una unidad constituida por coladas de lava de andesita piroxénica, con capas de toba y ceniza, y aflora en el fondo del cañón del Río Virilla, por más de 30 km, entre la desembocadura del Río Ciruelas y el norte de la ciudad de San José. Estas lavas fueron denominadas "lavas de intracañón" por Williams (1952, p. 150-152), quien las consideró derivadas de los volcanes Poás y Barva. Esta formación sobreyace discordantemente a algunos sedimentos fluvio-lacustres del Plio-Pleistoceno, y a las rocas sedimentarias y volcánicas del Terciario, en diversos lugares, en el fondo del cañón del Río Virilla.

La Formación Tiribí, del Pleistoceno, cuya localidad tipo es el Río Tiribí, poco antes de su confluencia con el Río Virilla en Electriona, está compuesta principalmente por tobas de poco a muy soldadas (ignimbritas) de composición latítica y andesito-basáltica (Williams, 1952 p. 155), algunas con estructura columnar prismática, derivadas de los conos o fracturas, en correspondencia con el sistema volcánico Poás, Barva e Irazú. Esta formación que fue la que en general dio origen a la topografía plana a ligeramente ondulada del Valle Central Occidental, con ligera inclinación hacia el sur y suroeste, se distribuye desde el noroeste de Santo Domingo, en forma de una faja angosta hacia el suroeste en dirección del Río Torres y Río Tiribí, siempre junto al cañón del Río Virilla hasta topar con el macizo del Alto de Las Palomas; también desde aquí se presenta muy bien expuesta a lo largo del cañón del Río Virilla hasta la confluencia de éste con el Río Grande, y de aquí, aun más allá al oeste, en ambos márgenes del Río Grande de Tárcoles, en forma de parches aislados, hasta confundirse con las Ignimbritas de Orotina. Esta unidad, llamada por Williams (1952, p. 53) "depósitos de avalancha incandescente", sobreyace discordantemente a la Formación Colima.

Las Lavas del Irazú, que junto con materiales piroclásticos, se originaron del Volcán Irazú, son principalmente de composición andesítica y afloran al norte y este de San Isidro de Coronado, hasta los terrenos adyacentes al este y sur de Rancho Redondo. La correlación estratigráfica de esta unidad no está bien establecida, aunque se podría decir que el conjunto es contemporáneo, con la secuencia Colima, Tiribí y Barva.

La Formación Barva, del Reciente, cuya localidad tipo es la Quebrada Barva, al sureste de la población de Barva, consisten en varias coladas de lava, densas, bien cristalizadas, masivas y fracturadas, con fases escoriáceas y brechosas, separadas entre sí por depósitos laháricos, ce-

nizas y suelos fósiles, que se extienden desde el flanco meridional de la Cordillera Central hasta el valle del Río Virilla, a lo largo de éste, desde Electriona hasta la confluencia con el Río Ciruelas y el Río Grande al final del Valle Central Occidental. Las rocas de esta formación fueron denominadas por Williams (1952, p. 162-163) como "lavas de postavalancha" las cuales se originaron de los volcanes Barva y Poás. Esta formación sobreyace discordantemente a la Formación Tiribí y, en general, está cubierta por cenizas de varios metros de espesor.

Dentro del grupo de rocas volcánicas no diferenciadas del Valle Central Occidental, se incluye los lahares o lavina denominadas así por Dóndoli (Dóndoli y Torres, 1954), y los depósitos de cenizas recientes. Los lahares, que cubren la parte central y noroeste del valle, en correspondencia con la ciudad de San José, y poblados como Zapote, Curridabat, San Pedro, Guadalupe y Moravia, consisten de fragmentos principalmente lávicos, de diversos tamaños y proporciones, gravas y arenas volcánicas distribuidas en una matriz arcillosa de color pardo oscuro a pardo amarillenta. Los depósitos de ceniza, de erupciones relativamente recientes en el tiempo geológico, alcanzan en partes grandes espesores, y cubren grandes áreas de las formaciones antes descritas, como la Formación Tiribí, las Lavas del Irazú, la Formación Barva y los lahares.

La secuencia de rocas volcánicas del Valle Central Oriental está constituida por coladas de lava, brechas, tobas, lahares y piroclásticos recientes, que han sido en algunos casos diferenciados con nombres estratigráficos por ejemplo las Coladas de lava de Paraíso, de Cervantes, de Aquiares y el Grupo Irazú.

Estas coladas de lava fueron reconocidas y descritas por Dóndoli (Dóndoli y Torres, 1954). La Colada de Lava de Paraíso es una andesita, fisurada, fragmentada, masiva, compacta en profundidad con diaclasado columnar y escoriacea en la superficie, derivadas del Volcán Irazú, que se extendió sobre los terrenos aledaños a Cartago y al poblado de Paraíso hasta alcanzar el Río Reventazón y hasta muy cerca de Turrialba; en la actualidad es visible a lo largo del camino entre Paraíso y Orosi, aproximadamente 1 km antes de llegar al puente sobre el Río Navarro y en el camino de Paraíso a Cachí.

Los flujos iniciales de la Colada de Lava de Paraíso se estima, cerraron el curso del Río Reventazón formándose un lago en donde se depositaron los sedimentos lacustres de la Formación Ujarrás (la cual se describe posteriormente), y luego fueron cubiertos por los flujos más recientes de la misma Colada de Paraíso; ésta yace discordantemente sobre rocas sedimentarias del Terciario y sobre rocas volcánicas del Terciario. Dóndoli y Torres (1954) la asignan tentativamente al Plioceno, pero Escalante (1966) la sitúa en un Pleistoceno dudoso.

La Colada de Lava de Cervantes, del Reciente en edad, es una andesita, compacta en profundidad pero escoriacea en la superficie, que se derivó del flanco sur del Cerro Pasquí, un cono parásito del Volcán Irazú, y se extendió desde los terrenos aledaños al poblado de Cervantes y alcanza la margen izquierda del Río Reventazón hasta las vecindades del Río Parrúas. Tiene excelentes

afloramientos, según Krushensky (1972), en el cañón del Río Reventazón, entre el puente Fajardo y Santiago y en el cañón del Río Birris cerca de la planta eléctrica Birris No. 2, al sur de Birris. Entre el Yas y Santiago, la formación muestra numerosas depresiones circulares y canales colapsados de lava. De acuerdo con Krushensky (1972), los tubos colapsados, en general, no exceden un kilómetro de longitud y unas pocas decenas de metros de ancho; tubos colapsados de gran longitud, de 2 km de largo y 200 m de ancho, se pueden observar desde la Finca Leda en el Camino del Cerro al sur de Boquerón; otro tubo colapsado de 3.4 m de longitud se extiende desde el camino de Fuentes, al oeste de Arrabara a lo largo del límite occidental de la Formación Cervantes, al Camino de El Pedregal cerca del Yas; este tubo tiene cerca de 200 m de ancho. La Colada de Lava de Cervantes yace discordantemente sobre rocas volcánicas del Terciario y sobre la Formación Ujarrás, que se describe posteriormente y la Colada de Lava de Paraíso.

La Colada de Lava de Aquiares, del Reciente en edad, es una andesita, similar a la de Cervantes, que se extiende desde la parte norte de Aquiares, hacia al sureste en dirección de Santa Rosa y de la ciudad de Turrialba, hasta el otro lado del Río Reventazón en el lugar llamado Angostura; la unidad está disectada por el Río Turrialba y su afluente el Aquiares. La Colada de Lava de Aquiares descansa sobre un conglomerado, constituido por clastos de andesita y basalto, intruidos por diques de basalto, que bien podría ser asignada al grupo de rocas volcánicas del Terciario (Formación Aguacate).

Posteriormente Krushensky (1972), introdujo el término Grupo Irazú, para clasificar estratigráficamente al grupo de coladas de lavas y brechas andesíticas y basálticas, tobas y lahares derivados de los volcanes Irazú y Turrialba. El Grupo Irazú, que se extiende en las faldas del Volcán Irazú, incluye cuatro formaciones, de más antiguo a más reciente: Reventado, Sapper, Birris y Cervantes, esta última ya descrita.

La Formación Reventado (Krushensky 1972, p. 18-23), constituida por lava andesito-basáltica, ceniza y lahar, que aflora principalmente en el cañón del Río Reventado, incluye tres miembros: un miembro inferior que corresponde a la Colada de Lava de Paraíso, ya descrita; el miembro intermedio de ceniza que cubre los terrenos adyacentes a Paraíso hacia el este y a Caballo Blanco y Cóncavas, que más pareciera ser un suelo laterítico producto de la laterización de la Colada de Lava de Paraíso (Barrangé, 1977, p. 45-46); y un miembro superior constituido por lavas y brechas andesito-basálticas y lahares intercalados, distribuidos en una superficie continua al noroeste, norte y noreste de Cartago en donde se asientan poblados como San Rafael, Rancho Redondo, Tierra Blanca, San Juan de Chicué, Potrero Cerrado, Cot, Pacayas, Capellades, Santa Teresa y otros caseríos menores. Krushensky (1972) asigna cronológicamente a la Formación Reventado al Pleistoceno tardío y la sitúa descansando discordantemente sobre la Formación Ujarrás.

La Formación Sapper (Krushensky, 1972, p. 23-26) consiste de coladas de lava andesito-basálticas, cenizas y lahar; aflora muy bien en el Cerro Sapper 1,7 km. al

suroeste del Cráter activo del Volcán Irazú, en las cabeceras del Río Reventado, yace discordantemente sobre la Formación Reventado. La localidad tipo está la parte superior del cañón del Río Reventado, aproximadamente 250 m abajo de la confluencia de la Quebrada Pavas Río Reventado a la Cresta Volcán Irazú Cerro Pica Piedra; también se encuentran excelentes exposiciones en el Río Retes, en las cabeceras de los ríos Sucio y Blanco al norte del Cerro Retes, en la cara norte del Cerro Cabeza de Vaca, en las cabeceras de los ríos Durazno y Cajón.

La Formación Birris, constituida principalmente por lavas andesito basálticas, aflora en forma característica en el cañón del Río Birris, de la Lechería Birris hasta una quebrada no denominada que bordea el Cerro Noche Nueva al este; buenas exposiciones se observan también en las quebradas González, Roscaván, Central y Laguna Tapada (Krushensky, 1972, p. 26). Esta formación se ha asignado al Holoceno, yace discordantemente sobre la Formación Sapper.

Otras rocas volcánicas, fueron definidas y descritas por Krushensky (1972, p. 13), como la Toba de Avalancha de Piroclastos de San Jerónimo, en el valle del Río Reventazón y la Toba de Avalancha de Piroclásticos del Río Aguacaliente, que también aflora en el Congo y el valle del Reventazón, sin embargo, son considerados por Krushensky por posición estratigráfica incierta.

Rocas Sedimentarias del Cuaternario (QT Y QA)

Estas rocas están constituidas principalmente por materiales coluvioaluvionales (Qt) y fluvio-lacustres del Pleistoceno. Los materiales coluvioaluvionales aparecen en forma de terrazas levantadas, muy claramente, tanto al norte del país, en la vertiente del Río San Juan, como al sur en correspondencia con el valle de El General; en la parte norte del país, estos materiales incluyen lahares.

En la parte norte del país del lado de la cuenca del Lago de Nicaragua y el Río San Juan los materiales coluvio aluvionales y lahares del Plio Pleistoceno han sido agrupados y denominados por Malavassi y Madrigal (1970, p. 34) con el nombre estratégico de Formación Buenavista, e incluyen materiales de gran heterogeneidad en el tamaño y naturaleza de sus clastos constitutivos, pues gradan desde piezas de toba a lava andesítica y basáltica, distribuidos en una matriz arcillosa, arenosa y fracciones intermedias.

Dentro del grupo de rocas sedimentarias del Cuaternario, en la vertiente del Pacífico, al norte de Guanacaste, está la Diatomita de Cañas Dulces (Segura, 1945; Madrigal, 1969), del Pleistoceno, que aflora en el área de Las Brisas Cañas Dulces y en la Loma Camastro (Salazar, 1977). La diatomita que es de color blanco a blanco grisáceo a amarillento y violáceo se formó en un ambiente lacustre desarrollado sobre rocas volcánicas del Cuaternario, como tobas, brechas y lavas y contiene algunas impurezas como arcillas, cuarzo, ceniza volcánica y óxidos metálicos, y hasta se presenta intercalada con capas

delgadas de origen continental lacustre y cubiertas por rocas volcánicas del Cuaternario más recientes, como sucede en la Loma Camastro, Depósitos similares de diatomita han sido reportados cerca de Tilarán (Salazar, 1977, com. personal).

En la vertiente del Pacífico, específicamente en la Península de Osa, hay rocas de la Formación Armuelles del Pleistoceno. La localidad tipo es Puerto Armuelles en Panamá y es mencionada por Hoffstetter, Dengo y Wegl (1960). Según Madrigal (1978, p. 162), ella está formada de conglomerados de una matriz arcillosa estratificada con piedra arenisca verde grisácea de grano grueso. Estas rocas no están también estratificadas como aquellas de la Formación Charco Azul y están incómodas sobre ella.

En la parte central del país, las rocas sedimentarias del Cuaternario, son principalmente aluvionales lahares y fluvio-lacustres, que se intercalan o descansan principalmente sobre rocas volcánicas del Cuaternario; y en menor proporción sobre rocas sedimentarias y volcánicas del Terciario. Dentro de este grupo se incluyen: las formaciones Esparta y Ujarrás, los sedimentos fluvio-lacustres del Valle de Cartago, los lahares del Valle Central y los aluviones y terrazas levantadas del Río Reventazón.

La Formación Esparta, del Pleistoceno, denominada así por Madrigal (1979, p. 34), llamada Terraza de Esparta por Dóndoli (1958), esta constituida por un lahar compuesto principalmente por clastos de basalto fanerítico de hasta 0.40 m de tamaño, subredondeados y subangulares, distribuidos en una matriz arcillo arenosa, amarillo rojiza, profundamente laterizada en la superficie. Esta unidad, que constituye una superficie plana característica, se observa muy bien en su localidad tipo, al sur del parque de Esparza sobre el camino que conduce al Chumical (Artieda), exactamente en la cuesta que desciende al Río Esparta; también se distingue muy bien en diversos sitios, como a lo largo de la Carretera Interamericana, entre Esparza y la entrada de Punta Morales. Esta formación sobryace discordantemente a la Formación Punta Carballo, y al este del Río Jesús María descansa, también discordantemente, sobre las formaciones Tivives y Orotina.

Sedimentos lacustres de Pleistoceno, con capas de diatomita, se presentan en las zonas de Palmares y Turrúcares, cubiertos por rocas volcánicas del Cuaternario más reciente, lo cual revela la existencia anterior de lagos en el lado oeste del Valle Central Occidental. En el antiguo Lago de Palmares (Dóndoli, 1951), se encontraron fósiles de mastodonte lo que revela que este lugar contiene restos de la fauna de aquella época temprana del Cuaternario.

La Formación Ujarrás, denominada así por Escalante (1966, p. 62), asignada al Pleistoceno, está constituida por un conglomerado muy pobremente consolidado, de color gris amarillento claro a pardusco claro, y de brecha local, irregularmente intercalado con arenisca friable pobremente escogida y arcillita. Los afloramientos que aparecen cerca del Río Chirí y Río Birrisito, cerca de Loaiza, y en los pequeños bancos cerca de Joyas, son principalmente conglomerados muy pobremente consoli-

dados y arenisca conglomerática o grava no consolidada; los fragmentos líticos son andesíticos, comúnmente porfiríticos y frescos, se asemejan a rocas de las formaciones Aguacate y Doán, pero diferentes a aquellas de las formaciones sobryacentes, Sapper, Birris y Cervantes. La posición estratigráfica de la Formación Ujarrás no ha sido claramente establecida, sin embargo, según ciertos indicios, se cree que la Formación Ujarrás está sobryacida por la Formación Reventado (Miembro Paraíso) (Escalante, 1966, p. 62; Krushensky, 1972, p. 17). La Formación Ujarrás sobryace discordantemente a la Formación Aguacate y parece sobryacer discordantemente a la toba de Aguacaliente.

Los sedimentos fluvio-lacustres del Valle de Cartago o Valle del Guarco, se desarrollaron debido a la existencia de un antiguo lago que se formó por el taponamiento del valle del Río Aguacaliente (Dóndoli y Torres, 1954), producido por algunas de las emisiones lávicas provenientes del Volcán Irazú que dieron luego origen a la Colada de Lava de Paraíso. A finales del Cuaternario, el Río Aguacaliente logró cortar el obstáculo, permitiendo de esta forma el desagüe del lago y la exposición de la planicie que caracteriza al Valle de Cartago.

Durante el Pleistoceno y el Reciente en el Valle Central, se originaron lahares o aquellos materiales coluvio-aluvional denominados "Lavina" por Dóndoli (Dóndoli y Torres, 1954) descrito junto con otras rocas volcánicas del Valle Central.

Finalmente, durante el Reciente, se ha desarrollado una serie de terrazas aluvionales en el Valle Central Oriental, principalmente a lo largo del valle del Río Reventazón en las tierras alledañas a Orosi y Cachí, entre Santiago y Tucurrique, y en el valle de Turrialba.

En el Valle de El General se presenta una unidad del Pleistoceno, constituida por materiales coluvio-aluvionales o fanglomerados derivados principalmente de la Cordillera de Talamanca, que ha desarrollado una morfología de terrazas de superficies planas, disectadas por levantamientos espirogénicos con una inclinación ligera principalmente hacia el suroeste, aunque algunos movimientos más recientes han modificado, en algunas partes, el declive original de las terrazas (Madrigal, 1977). Estos materiales son antiguos flujos de lodo con clastos, de naturaleza principalmente ígnea, de diversos tamaños, y producidos durante la última deglaciación que afectó la Cordillera de Talamanca. Sobre esta formación se han desarrollado lateritas de color pardo amarillento a rojizo que bien podrían ser mena de aluminio. Esta formación descansa discordantemente sobre rocas sedimentarias, volcánicas e intrusivas del Terciario.

Sedimentos aluviales y sedimentos marinos (Qa), ambos recientes, cubren las rocas más antiguas mencionadas anteriormente en diversas partes del país, aunque alcanzan mayor cobertura superficial en la vertiente del Caribe y en el Río San Juan, el Valle del Tempisque, el área de Puntarenas-Esparza, Parrita-Quepos, sección Limón-Sixaola, la porción sureste del país contiguo a la Cordillera Costeña, hasta la frontera con Panamá y la Península de Osa.

ESTRUCTURA TECTONICA

Los rasgos tectónicos mayores del Orógeno Sur de América Central, en Costa Rica (Dengo, 1962a), siguen una orientación arqueada noroeste-sureste, aunque son interrumpidos por una orientación tectónica aproximadamente este-oeste en correspondencia con el Valle Central y con la Península de Santa Elena. La estructura tectónica del orógeno se puede resumir en los siguientes rasgos tectónicos y estratigráficos: el Arco Externo, el Arco Interno, la Cubeta de Térraba y la Cuenca de Limón.

ARCO EXTERNO

El área está definida en el lado Pacífico del orógeno, en correspondencia con el basamento Jurásico-Cretácico, constituido por rocas volcánicas, sedimentarias e intrusivas del Complejo de Nicoya y la Peridotita de Santa Elena.

ARCO INTERNO

El arco interno es el principal arco estructural del orógeno y se extiende al noreste del arco externo, en su lado cóncavo. El límite, entre ambos arcos, está definido por una serie de fallas con orientación noroeste a sureste, probablemente de desplazamiento transcurrente (Dengo 1962a, p. 136). Dentro de este arco se reconocen varias subdivisiones estructurales: la Cordillera de Talamanca y sus estribaciones, constituidas principalmente por rocas sedimentarias (Ts), volcánicas (Tv) y plutónicas (Ti) del Terciario; el Valle Central constituido principalmente por rocas volcánicas del Terciario (Tv) y el Cuaternario (Qv), así como algunas rocas sedimentarias del Terciario (Ts); las cordilleras volcánicas del noroeste constituidas por rocas volcánicas del Terciario (Tv) y del Cuaternario (Qv).

CUBETA DE TERRABA

La Cubeta de Térraba, que se sitúa hacia el suroeste de la Cordillera de Talamanca, se extiende desde San Isidro de El General y tierras costeras al oeste hasta la provincia de Chiriquí en Panamá, está constituida principalmente por rocas sedimentarias del Terciario (Ts), diques de diabasa y rocas volcánicas del Terciario Superior (Tv) en la parte central de la cubeta. El límite, entre la cubeta y la Cordillera de Talamanca, está marcado por fallas subparalelas orientadas noroeste-sureste, con el bloque descendido del lado de la cubeta. El límite entre la cubeta y el Arco Externo es la Falla Faralla orientada noroeste-sureste.

CUENCA DE LIMON

La Cuenca de Limón es un rasgo estructural que se extiende al este y noreste del arco interno, en su lado cóncavo. Refleja una cuenca geosinclinal de rápido desarrollo, y con intensa actividad volcánica, en donde se depositaron grandes acumulaciones de sedimentos, principalmente del Terciario (Ts), con aporte de sedimentos continentales rudáceos (Formación Suretka), en correspondencia con el levantamiento final de la Cordillera de

Talamanca. El afallamiento y plegamiento contemporáneo afectó rocas hasta del Terciario Superior Tardío (Plioceno) en la propia cuenca.

HISTORIA TECTONICA

Según Dengo (1962a), la historia tectónica de Costa Rica, se puede visualizar dentro de la siguiente secuencia tectónica ígnea: una fase prototectónica, una fase orogénica y una fase postorogénica.

FASE PROTTECTONICA

La fase prototectónica empezó en el Jurásico con la formación de un arco insular volcánico, con el lado cóncavo, hacia el actual Mar Caribe, producto de la elevación de la corteza oceánica en esta parte. Este evento inicial tectónico produjo una combinación de procesos volcánicos subaéreos y marinos, de erosión de las rocas resultantes, y de sedimentación de los detritos, así como de carbonatos y materiales silíceos originados directamente en el mar, lo que dio origen a la asociación ofiolítica denominada Complejo de Nicoya. Esta asociación fue parcialmente metamorfizada por tectonismo durante el Cretácico Superior (Dengo, 1968, p. 27). El episodio intrusivo que tuvo lugar en esta fase y que caracteriza a las rocas del Complejo de Nicoya, dio origen también a la Peridotita de Santa Elena, que, según Dengo, (1962b), representa un afloramiento del manto subcortical, es decir, de las rocas que normalmente se encuentran bajo la discontinuidad de Mohorovicic, y que salió a la superficie a lo largo de una zona de afallamiento alineada con la fractura Clipperton en el Oceano Pacífico. El emplazamiento de la peridotita tuvo lugar durante los estados tempranos de deformación en esta fase, antes del depósito de las rocas sedimentarias no diferenciadas del Cretácico Superior (Dengo, 1962a).

FASE OROGENICA

Según Dengo (1968, p. 28), la separación entre las fases prototectónicas y orogénica es realmente artificial; pues el primer término se ha usado por conveniencia para describir los eventos iniciales en la historia del área y, el segundo, para definir los episodios tectónicos que es posible fijar con mayor certeza. Ambas son en realidad partes de un proceso continuo, por lo cual los límites establecidos son arbitrarios.

Dengo (1968, p. 28) considera que la fase orogénica realmente se inició con los disturbios tectónicos durante la última parte del Cretácico, alcanzando su clímax durante el Eoceno, es decir en correspondencia con la Orogénesis Laramídica. Esta fase empezó durante el Cretácico Superior con un levantamiento del eje del orógeno y con un desplazamiento hacia el este del área principal de sedimentación, formándose una cuenca en la parte cóncava del arco insular volcánico, que influenciada por intermitente actividad volcánica, fue en donde se originaron las rocas sedimentarias, tanto del Cretácico Superior como las del Terciario, desde el Paleoceno hasta el Mioceno.

Los movimientos tectónicos y el desplazamiento del eje volcánico hacia el noreste, produjeron la fragmentación del área en dos cuencas de sedimentación separadas por la emergente Cordillera de Talamanca y los volcanes del Arco Interno: la Cuenca de Limón al este y la Cubeta de Térraba al oeste. Durante este tiempo, el Mar Caribe y el Océano Pacífico permanecieron conectadas por varios canales que unían las cuencas sedimentarias menores, que quizás impidieron la conexión terrestre continua.

El clímax de la fase orogénica, en tiempos del Mioceno, fue acompañada por intrusiones (Ti), principalmente de granodiorita, gabro y granito a lo largo del eje del orógeno. En los estados tardíos de la fase orogénica, al final del Mioceno y Plioceno, se produjo una actividad volcánica caracterizada por lavas andesíticas y basálticas, aglomerados, brechas y tobas intruidas por diques de basalto (Tv).

FASE POSTOROGENICA

La fase postorogénica que se extiende desde el Plioceno Superior al Reciente (Dengo, 1962a p. 133), se refiere a los eventos que ocurrieron después de la fase orogénica de formación de montañas y comprende fenómenos diversos tales como afallamiento normal tafrogénico y vulcanismo extenso; este vulcanismo (Qv) involucra la emisión de coladas de lava, avalancha de tobas e ignímbritas y erupciones y aéreas de proclásticos. Representa esta fase, en general, deformaciones debidas más bien a tensión de la corteza terrestre que a compresión. Durante esta fase se formaron las cordilleras volcánicas de Guanacaste y Central y consigo los volcanes que conocemos en la actualidad.

La unión terrestre entre Norte y Sudamérica debe haber tenido lugar hacia fines del Mioceno o más probablemente, durante el Plioceno (Dengo, 1968, p. 30). Según Woodring (1966), la distribución en áreas pequeñas de sedimentos del Plioceno indica que la parte correspondiente a Costa Rica ya había emergido casi en su totalidad durante esa época.

- Barr, K. W., and Escalante, G. 1969. Contribución al esclarecimiento del problema del Complejo de Nicoya, Costa Rica. *Publ. Geol. ICAITI* 2:43-47.
- Berrangé, J. P. 1977. *Reconnaissance geology of the Tapantí Quadrangle, Talamanca Cordillera, Costa Rica*. Institute of Geological Sciences, Overseas Division.
- Branson, E. B. 1928. Some observations on the geography and geology of middle-eastern Costa Rica. *Univ. Missouri Stud.* 3:30-72.
- Carballo, M. A., and Fischer, R. 1978. La Formación San Miguel (Mioceno, Costa Rica). *Inf. Semest. Inst. Geograph. Nac.*, January-June.
- Castillo, R. 1969. *Geología de los mapas básicos Abra y parte de Río Grande, Costa Rica*. Informes Técnicos y Notas Geológicas no. 33. San José: Ministerio de Economía, Industria y Comercio.

- . 1981. Sinopsis sobre la geología de Costa Rica. *Rev. Univ. Costa Rica*, in press.
- Dengo, G. 1961. Notas sobre la geología de la parte central del litoral del Pacífico de Costa Rica: *Inst. Geogr. de Costa Rica. Inf. Semest., Inst. Geograph. Nac.*, July-December, pp. 43-63.
- . 1962a. Tectonic-igneous sequence in Costa Rica. *Buddington Vol., Geol. Soc. America*, pp. 133-61.
- . 1962b. *Estudio geológico de la región de Guanacaste, Costa Rica*. San José: Instituto Geográfico.
- . 1968. *Estructura geológica, historia tectónica y morfología de América Central*. San José: Centro Regional de Ayuda Técnica (AID)
- Dengo, G., et al. 1969. Mapa Metalogenético de América Central. *Publ. Geol. ICAITI*.
- Dóndoli, C. 1951. *Zona de Palmares, estudio geográfico* Technical bulletin no. 5, 16. San José: Ministerio de Agricultura e Industrias.
- . 1958. Breve reseña geológica. In *Estudio semi-detallado de los suelos de la región comprendida entre los ríos Barranca y Lagarto*. San José: Ministerio de Agricultura e Industrias.
- Dóndoli, C., and Torres, J. A. 1954. Estudio geográfico de la región oriental de la Meseta Central. Technical bulletin no. 32. San José: Ministerio de Agricultura e Industrias.
- Escalante, G. 1966. Geología de la cuenca superior del Río Reventazón, Costa Rica. *Publ. Geol. ICAITI* 1 (Guatemala):59-70.
- Fischer, R., and Franco, J. C. 1979. La Formación Coris (Mioceno; Valle Central, Costa Rica). *Inf. Semest. Inst. Geograph. Nac.*, January-June.
- Fisher, S. P., and Pessagno, E. A. 1965. Upper Cretaceous strata of northwestern Panama. *Am. Assoc. Petrol. Geol.* 49:433-44.
- Gabb, W. M. 1874. On the geology of Costa Rica: *Am. J. Sci.* 7:438-39; 8:388-90; 9:198-204.
- Galli, C. 1977. Edad de emplazamiento y período de acumulación de la ofiolita de Costa Rica. *Cienc. Tec.*, vol. 1, no. 1.
- Galli, C., and Schmidt-Effing, R. 1977. Estratigrafía de la cubierta sedimentaria supra ofiolítica cretácica de Costa Rica. *Cienc. Tec.* vol. 1, no. 1.
- Hayes, C. W. 1899. Physiography and geology of region adjacent to the Nicaragua canal route. *Geol. Soc. Am. Bull.* 10:285-348.
- Henningsen, D., and Weyl, R. 1967. Ozeanische Kruste im Nicoya-Komplex von Costa Rica (Mittelamerika). *Geol. Rdsch.* 57:33-47.
- Hill, R. T. 1898. The geological history of the isthmus of Panama and portions of Costa Rica. *Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Bull.* 28:151-285.
- Hoffstetter, R.; Dengo, G.; and Weyl, R. 1960. *Léxico estratigráfico de América Central*. San José.
- Krushensky, R. 1972. Geology of the Istarú Quadrangle, Costa Rica. *U.S. Geol. Surv. Bull.*, no. 1358.
- MacDonald, D. F. 1920. *Informe final geológico y*

- geográfico de Costa Rica*. San José: Revista Costa Rica.
- Madrigal, R. 1960. *Algunas localidades de diatomita de Costa Rica*. Informes Técnicos y Notas Geológicas, no. 5. San José: Ministerio de Agricultura e Industrias.
- . 1970. *Geología del mapa básico Barranca, Costa Rica*. Informes Técnicos y Notas Geológicas, no. 37. San José: Ministerio de Industria y Comercio.
- . 1977. Evidencias geomórficas de movimientos tectónicos recientes en el Valle de El General. *Cienc. Tec.* 1, no. 1; 97–108.
- . 1978. Terrazas marinas y tectonismo en la Península de Osa, Costa Rica. Instituto Panamericano de Geografía e Historia, *Rev. Geograf.* 161–66.
- Malavassi, E. 1966. *Geología de la hoja Caraigres*. San José: Ministerio de Industria y Comercio. Restricted report.
- . 1967. Reseña geológica de la zona de Turrialba. Informes Técnicos y Notas Geológicas no. 27. San José: Ministerio de Industria y Comercio.
- Malavassi, E., and Madrigal, R. 1970. Reconocimiento geológico de de la zona norte de Costa Rica. Informes Técnicos y Notas Geológicas no. 38. San José: Ministerio de Industria y Comercio.
- Olsson, A. A. 1922. The Miocene of northern Costa Rica. *Bull. Am. Paleontol* 9, no. 39:9–20.
- Redfield, A. H. 1923. The petroleum possibilities of Costa Rica. *Econ. Geol.* 18, no. 3:81–101.
- Riviere, F. 1973. Contribución estratigráfica sobre la geología de la Cuenca de Limón, zona de Turrialba, Costa Rica. *Publ. Geol. ICAITI* 4:144–59.
- . 1980. Geología del area norte de los Cerros de Escazú, Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Inf. Semest., Inst. Geograph. Nac.* January–June.
- Romanes, J. 1912a. Geology of a part of Costa Rica. *Geol. Soc. London Quart. J.* 68:105–23.
- . 1912b. Geological notes on the Peninsula of Nicoya, Costa Rica. *Geol. Mag.* 9:258–65.
- Salazar, A. 1977. Geología de los depósitos de diatomita de la Brisas-Cañas Dulces y la Loma Camastro, Liberia, Guanacaste y su evaluación preliminar. [Corporación Costarricense de Desarrollo] *Bol. Geol. Recurs. Mineral.* 1:296–319.
- Segura, A. 1945. Rápidos apuntes sobre los mármoles de Guanacaste y otros aspectos geológicos. *Rev. Inst. Defensa Café.* 15:337–47.
- Terry, R. A. 1956. *A geological reconnaissance of Panamá*. Occasional Paper no. 23. San Francisco: California Academy of Sciences.
- United Nations–Senas. 1975. *Investigaciones de aguas subterráneas en zonas seleccionadas*. DP/UN/COS 65-502/1.
- Webber, B. M. 1942. Manganese deposits in Costa Rica, Central America. *Am. Inst. Min. Met. Tech. Pub.* 1445:339–45.
- Weyl, R. 1957. *Contribución a la geología de la Cordillera de Talamanca de Costa Rica*. San José: Instituto Geográfico de Costa Rica.
- Williams, H. 1952. Volcanic history of the Meseta Central Occidental, Costa Rica. *Univ. California Publ. Geol. Sci.* 29, no. 4:145–80.
- Woodring, W. 1928. Miocene molluscs from Bowden, Part 2. Publication 385. Washington, D.C.: Carnegie Institution.
- . 1966. The Panamá land bridge as a sea barrier. *Am. Philos. Soc. Proc.* 110, no. 6:425–33.
- Woodring, W., and Malavassi, E. 1961. Miocene foraminifera, mollusks and a barnacle from the Valle Central, Costa Rica. *J. Paleontol* 35, no. 3:489–97.

CAPITULO 5

SUELOS

A. Vásquez Morera

En el mapa de suelos de Costa Rica (*fig. 5.1*) se puede ver la distribución de varios tipos de suelos descritos aquí. Este estudio se hizo por compilación de datos de la Unidad de Suelos del Ministerio de Agricultura y Ganadería, Dóndoli y Torres (1954), Vargas y Torres (1958), Sander *et al.* (1966), Nuhn *et al.* (1977), Centro Científico Tropical (1968), Pérez, Alvarado y Ramírez (1978) y Monge (1978).

La información fue recogida de diferentes fuentes, por lo que el nivel de generalización cartográfica del mapa no es uniforme para el total del país. En casos aislados y en áreas de difícil acceso, la cartografía es aproximada, como es el caso de algunas zonas extremas al noroeste y en la región central de la parte sureste del país.

Los suelos se separan en cuatro grandes categorías, basadas en el relieve, y estas a su vez se subdividen según el drenaje, la textura y la profundidad, entre otras características locales. Los suelos se clasificaron a nivel de suborden y en concordancia con la taxonomía de suelos del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (1975).

CLASIFICACION Y DESCRIPCION

La clasificación y descripción de las principales categorías de suelos de Costa Rica y según los símbolos del mapa, son como sigue:

1. Suelos de relieve plano

a) Suelos de origen aluvional

A-1 Bien drenados, profundos, de color oscuro, fértiles, friables, de textura media, ricos en materia orgánica, con pendientes de 0-2% (Udolls, Ustolls, Tropepts).

A-2 Moderadamente drenados, pardos, arcillosos, moderadamente fértiles, con pendientes menores de 2%, susceptibles a inundaciones ocasionales (Tropepts, Aquepts).

A-3 Mal drenados, de color claro, arcillosos, hidromórficos, con escaso desarrollo morfológico, y susceptibles a inundaciones, con pendientes menores de 1% (Aquepts).

A-4 Muy mal drenados, de color oscuro, de textura pesada, hidromórficos, sin desarrollo morfológico, y con pendientes menores de 1% (Aquepts).

A-5 Suelos pantanosos que frecuentemente se encuentran cerca de los océanos y a menudo en manglares (Aquepts).

A-6 Suelos de texturas muy livianas, formados principalmente en franjas a lo largo del litoral (Psamments).

b) Suelos de origen fluviolacustre:

A-7 Planos, de color oscuro, de textura pesadas, muy poco permeables, agrietables cuando secos, y pegajosos cuando mojados (arcillas que se encojan y se hinchan), son fértiles, pero difíciles de trabajar. El drenaje externo es de moderado a pobre y las pendientes son menores de 2% (Usterts, Uderts).

c) Suelos de origen orgánico:

A-8 Suelos formados por materiales orgánicos en un estado avanzado de descomposición, pobremente drenados, inundados (Saprist, Hemist).

2. Suelos de relieve ondulado

B-1 Suelos de origen coluvio-aluvional, sobre terrenos moderadamente ondulados, con pendientes pesadas, fértiles, parduscos (Tropepts).

B-2 Suelos formados a partir de depósitos de cenizas volcánicas sobre terrenos moderadamente ondulados, con pendientes de 3-15%, bien drenados, profundos, de color oscuro, ricos en materia orgánica, de texturas medias, friables, moderadamente fértiles (Andepts).

B-3 Suelos formados a partir de tobas volcánicas, sobre terrenos casi planos a moderadamente ondulados, con pendientes de 3-15%, de moderado a poco profundos, parduscos, de textu-

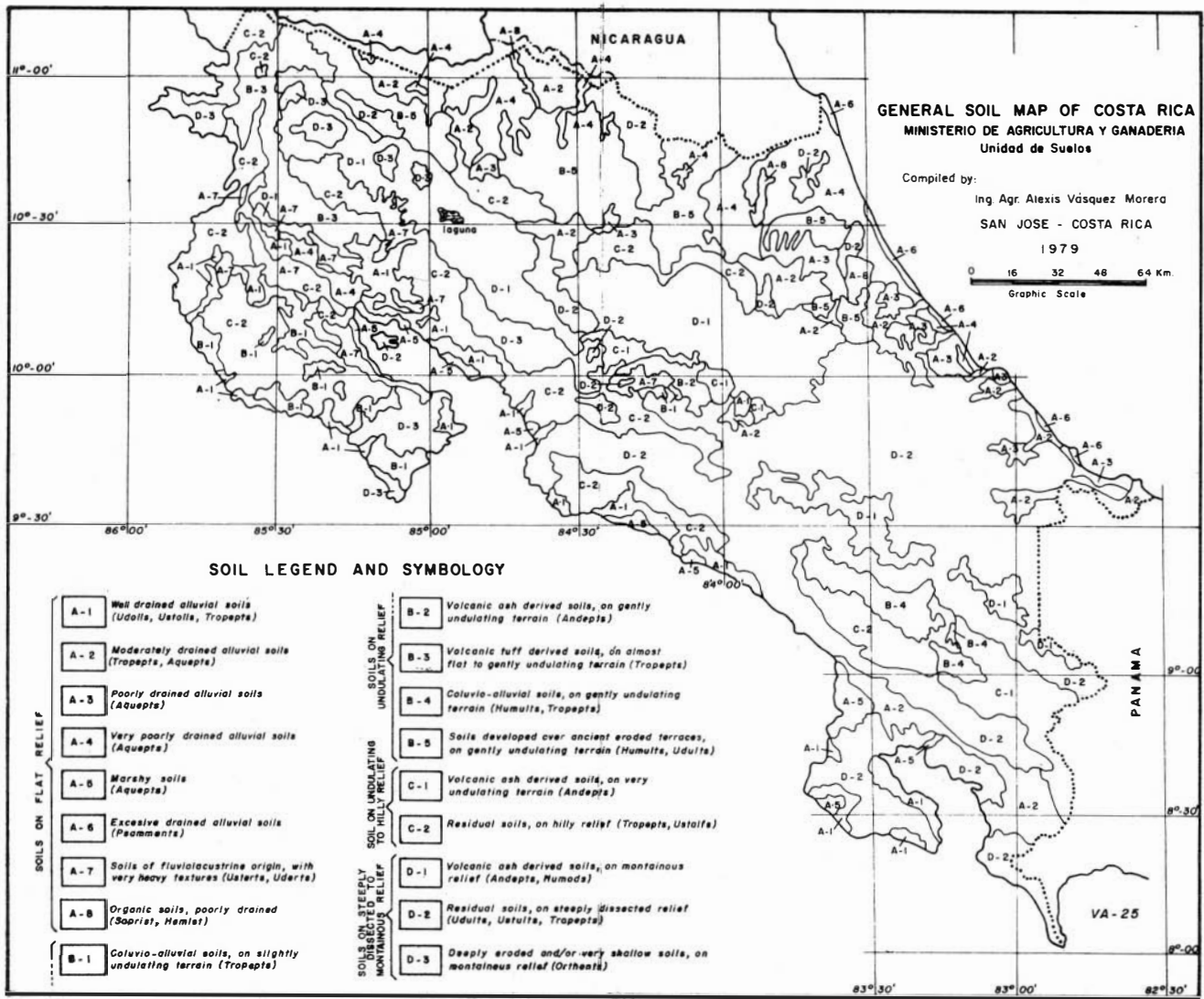


Fig. 5.1 Mapa general de suelos de Costa Rica.

ras medias a moderadamente livianas, bien a excesivamente drenados, de baja fertilidad (Tropepts).

B-4 Suelos formados a partir de materiales coluvio-aluvionales antiguos, sobre relieves moderadamente ondulados, desarrollados en áreas del piedemonte disectados longitudinalmente, con pendientes de 3-15%, muy meteorizados, bien drenados, profundos, rojizos, de textura arcillosa, y de baja fertilidad (Humults, Tropepts).

B-5 Suelos desarrollados sobre terrazas antiguas *erodadas*, y formando terrenos suavemente ondulados de lomeríos bajos, con pendientes de 3-15%. Son profundos, de drenaje ligeramente excesivo, rojizos, de textura pesada y de baja fertilidad (Humults, Udults).

3. Suelos de relieve muy ondulado o colinado
 - C-1 Suelos desarrollados a partir de depósitos de cenizas volcánicas sobre relieves muy ondulados, con pendientes de 15-30%, profundos, bien drenados, ricos en materia orgánica, de colores oscuros, de texturas medias, friables, moderadamente fértiles (Andepts).
 - C-2 Suelos residuales de relieve colinado, con pendientes de 15-40%, de moderadamente profundos a profundos, muy erodados, de color pardo rojizo, de texturas medias a pesadas, de baja fertilidad, y con drenaje externo excesivo (Tropepts, Ustalfs).
4. Suelos de relieve muy colinado a montañoso
 - D-1 Suelos formados a partir de depósitos de cenizas volcánicas, en relieve montañoso, con pendientes de 30-50%, de color oscuro, pro-

fundos, ricos en materia orgánica, de texturas medias, moderadamente fértiles, excesivamente drenados (Andepts).

- D-2 Suelos residuales de relieve muy escarpado, con pendientes de 40-80% o mayores, moderadamente profundos a profundos, con excesivo drenaje externo, rojizos, de textura pesada, de muy baja fertilidad, y fuertemente erodados (Udults, Ustults, Tropepts).
- D-3 Suelos muy erodados, o poco profundos o de ambas condiciones, donde comúnmente aflora la roca madre, con pendientes mayores de 50%, sobre terrenos montañosos (Orthents).

Centro Científico Tropical. 1968. *Investigación preliminar de la zona norte de las provincias de Alajuela y Heredia*. San José: Centro Científico Tropical.

Dóndoli B., C., y Torres, J. A. 1954. *Estudio geoagronómico de la región oriental de la Meseta Central*. San José: Ministerio de Agricultura e Industria.

Morge V., L. A. 1978. *Cartografía y clasificación de suelos del Valle de Parrita: Estudio a nivel de reconocimiento*. Tesis, Escuela de Fitotecnia, Facultad de Agronomía, Universidad de Costa Rica.

Nuhn, H.; Pérez, S.; y otros. 1977. *Estudio geográfico regional zona Atlántica Norte de Costa Rica*. San José: Instituto de Tierras y Colonización.

Pérez, S.; Alvarado, A. y Ramírez, E. 1978. *Asociación de subgrupos de suelos de Costa Rica (mapa preliminar)*. San José: OPSA/MAG Instituto Geográfico Nacional.

Sander, G.; Nuhn, H.; et al. 1966. *Estudio geográfico regional de la zona norte de Costa Rica*. San José: Instituto de Tierras y Colonización.

United States Department of Agriculture, Soil Conservation Service. 1975. *Soil taxonomy*. Agriculture Handbook no. 436. Washington, D.C.: U.S. Government Printing Office.

Vargas Vaglio, O., y Torres, J. A. 1958. *Estudio preliminar de suelos de la región occidental de la Meseta Central*. Boletín no. 22. San José: Ministerio de Agricultura e Industria.

Vásquez M, A., y Lara C., L. D. 1977. *Mapa de reconocimiento de suelos: Cuenca Baja del Río Tempisque*. San José: Sección de Suelos, Dirección de Riego y Drenaje, Ministerio de Agricultura y Ganadería.

CAPITULO 6

AGRICULTURA

INTRODUCCION

D. H. Boucher, M. Hansen, S. Risch,
y J. H. Vandermeer

Comenzaremos esta breve historia del desarrollo de los cultivos menores y subsistemas de Costa Rica, seguidos por una geografía de la agricultura, incluyendo la tierra en producción y la distribución de los cultivos mayores. Seguidamente, discutiremos los tipos mayores de ecosistema—finca pequeña, plantación, potreros y sabanas— luego presentaremos algunos principios de ecología conforme se aplican a los agro-ecosistemas y asesoraremos su uso potencial como herramientas de investigación para el ecólogo.

HISTORIA

La historia de la agricultura de Costa Rica se extiende a los tiempos pre-colombinos. Una gran cantidad de

pruebas recientes indican que el área fue un centro cultural y que contaba con una población humana bastante grande. Muchas partes de la costa Atlántica ya estaban cultivadas a la llegada de los españoles (Sauer 1966), y las pruebas arqueológicas en forma de calzadas y de objetos de jade, oro, alfarería, y otros artefactos, en sitios como el de Guayabo de Turrialba (ahora convertido en parque nacional) muestran que Costa Rica fue un centro comercial de importancia (Stone 1972). La división, entre las culturas Meso-Americanas y Sur Americanas, corría más o menos de norte a sur en la parte oeste de Costa Rica. Hacia el noroeste, en lo que hoy es la Provincia de Guanacaste vivían los Chorotegas, cuyo alimento básico vegetal era el maíz, el cual consumían de muchas maneras, por ejemplo lo molían y lo hacían en tortillas, que combinaban con chocolate, también en la bebida llamada *chicha*. Todas las demás gentes en Costa Rica —los Huetares y Talamancas de la costa Atlántica y las cordilleras centrales, los Diquis del Valle del Térraba, y otros— dependían de la yuca (*Manihot*), otros tubérculos y del pejibaye. Esta división agrícola también corresponde a las fronteras lingüísticas y



Foto. Vista hacia el suroeste desde la reserva forestal de Esquinas con el Golfo Dulce y la Península de Osa al fondo. En primer *plano* potrero de ganado vacuno el resultado final, *plano medio* habitación del finquero, la causa directa. *plano distal*: humo de la tala y quema del bosque primario, el mecanismo ¿Es esto lo que debemos hacer con los últimos restos de una evolución de 70 millones de años? (foto de D. H. Janzen)

a las de una gran variedad de costumbres étnicas. Esta división se conservó más o menos durante la conquista, siendo Guanacaste parte del territorio de Nicaragua hasta 1824.

La conquista, que comenzó en Costa Rica en los años 1560, redujo la población indígena hasta un 95% (Parsons 1975). La guerra, las enfermedades y la esclavitud fueron las causas inmediatas, y el cruce de los pocos sobrevivientes con los conquistadores, igualmente eliminó lo que quedaba de las culturas indígenas. Los bosques volvieron a invadir las áreas cultivadas y Costa Rica permaneció muy escasamente poblada hasta después de su independencia. En los asentamientos iniciales, principalmente en la Meseta Central, predominaban granjas pequeñas con cultivos de subsistencia como el maíz y el trigo (Hall 1976). El cacao fue usado muy limitadamente para el intercambio local, siendo a principios de 1700 que un gobernador colonial se quejó del poco intercambio que se vio forzado a cultivar su propia comida o a morir de hambre. Guanacaste estaba muy escasamente poblada (únicamente 500 personas hasta 1800) y desde entonces deforestado, ya que se habían establecido las grandes extensiones ganaderas con el consiguiente exterminio de las maderas valiosas (brasil, caoba, y cedro).

El cultivo de mayor exportación en Costa Rica durante los tiempos de la colonia fue el cacao, cultivado en la región de Matina, en las bajuras del Atlántico, durante el siglo XVIII, aunque las plantaciones estaban constantemente amenazadas por los piratas ingleses, éstas habían empezado a declinar en productividad al iniciarse el siglo XIX. En 1821, cuando Costa Rica recibió la noticia de su independencia (por correo desde Guatemala) ya era una nación pequeña y sin importancia en el mundo del comercio.

Todo esto cambió con la introducción del café, traído a Costa Rica como una curiosidad a finales de los 1700, llegó a convertirse en un cultivo de exportación cerca de 1830, llegando Costa Rica en pocas décadas a ser el mayor exportador de café en el mundo. La cosecha entera iba a Europa, vía el puerto de Puntarenas. Una pequeña clase gobernante, descendiente de los conquistadores, derivaban su poder del cultivo y especialmente del procesamiento y la exportación del café, la que llegó a dominar la vida política y económica costarricense (Stone 1976).

La dependencia de Gran Bretaña fue un hecho fundamental para la economía costarricense durante el siglo XIX, hasta alcanzar el siglo XX. Pero, el enlace cultural con los Estados Unidos fue ensombrecido por los contratos firmados con la familia Keith en las postrimerías de 1800, para la construcción de un ferrocarril hacia el Atlántico con la finalidad de promover la exportación del café -hecho irónico-, dada la importancia de éste para la futura industria bananera. Minor Keith, quien finalmente completó la tarea importando trabajadores jamaíquinos y chinos a la provincia de Limón, obtuvo del gobierno grandes extensiones de tierra como parte del pago. Usó esta tierra para establecer plantaciones de banano, que exportaba a Boston por Limón, llegando esta ruta a rivalizar con el café en su importancia para Costa Rica. Esto fue el comienzo de la

United Fruit Company (ahora United Brands). Con las crecientes inversiones de los Estados Unidos en Centro América, y con las intervenciones militares que ya se hacían comunes para proteger esta inversión, Costa Rica se convirtió en un ejemplo clásico de una "república bananera" neocolonial.

La depresión de los años treinta afectó severamente los precios del café así como la situación de los trabajadores costarricenses. Al organizar el creciente partido comunista una huelga de los trabajadores bananeros, así como los problemas por las enfermedades fungosas en sus plantaciones, convenció a la United Fruit Company de que había llegado la hora de abandonar las tierras bajas del Atlántico. Un convenio con el gobierno permitió trasladar sus operaciones al lado del Pacífico y reclutar una nueva fuerza laboral para rehacer sus plantaciones. Como resultado la provincia de Limón se hundió en una depresión que se alivió parcialmente por la renovación de los cultivos de banano en los años de 1950 (esta vez por la Standard Fruit Company) y también por la conversión de los bananales en cacaotales.

Desde la Segunda Guerra Mundial ha habido una gran diversificación en la economía de exportación (Araya Pochet 1976). Particularmente rápido ha sido el aumento en la producción de azúcar en los años 1960 después que los Estados Unidos reasignó las cuotas de importación de Cuba a otros países al imponer el bloqueo económico a esta isla. Sin embargo, el cambio más marcado fue sin duda la enorme expansión de los potreros para producir más carne de exportación, que tuvo un aumento de más del doble desde los principios de 1960 a 1972, aumentando el área sembrada en potreros a un 62% en los últimos diez años. Todo este aumento en la producción de carne se dedicó a la exportación, de modo que la cuota para consumo interno declinó moderadamente (Parsons 1976). La expansión de potreros dio como resultado la tala final de los bosques en las áreas ganaderas tradicionales, así como una rápida expansión hacia nuevas áreas tales como el Valle de El General y más recientemente a las bajuras del Atlántico. Entre 1961-65 y 1976, el área de potreros permanentes aumentó en 589.000 ha, en su mayoría a expensas de los bosques (FAO 1978); se ha pronosticado que para alrededor de 1990 la mayoría de bosques permanentes habrán sido destruidos (Parsons 1976). La mayoría del ganado costarricense es engordado con pastos y por lo tanto es flaco y se le califica como de baja calidad en el mercado de importación de los Estados Unidos. El resultado final es que el ganado, que ha sido la causa de la destrucción final de los bosques pluviales de Costa Rica, en su mayoría va a convertirse en carne molida, de segunda clase, y en alimento para gatos y perros.

GEOGRAFIA

El área total de Costa Rica es aproximadamente 5 millones de hectáreas, del que únicamente 3.1 millones ha sido incluido en fincas de cualquier naturaleza, según el censo en 1973. En aquella fecha 158.00 hectáreas, cerca de

TABLE 6.1 Potential Land Use

Use Type	Area (1,000 km ²)	Percentage of Total
I Intensive	11.5	22.9
IA Annual crops	7.7	15.2
IP Perennial crops and pasture	3.8	7.5
II Extensive	15.2	29.9
IIA Annual crops	2.5	4.9
IIP Perennial crops and pasture	12.7	25.0
III Forest	18.8	37.0
IV Very extensive	5.3	10.4
Total	50.8	100.0

SOURCE: Plath and van der Sluis 1968.

3% del área total del país, estaban sembradas de cultivos anuales, con 1256,000 hectáreas (2,5%) en barbecho; y cerca de 207.000 hectáreas (4% del total) en cultivos permanentes. La mayoría de las tierras agrícolas estaban dedicadas al pastoreo, con un total de 1,558,000 hectáreas o sea el 31% de la nación. De acuerdo con un estudio de la FAO, del uso potencial de las tierras costarricenses (Plath y van der Sluis 1968, cuadro 6.1), el 20% de la nación es apta para cultivos anuales—más de tres veces el total empleado para ese fin. Por otro lado, únicamente un 33% adicional sería apto para cultivos permanentes y potreros combinados, áreas que ya han sido superadas.

Virtualmente toda el área de labranza se encuentra en la Meseta Central en donde convergen las provincias de Alajuela, Heredia, San José, y Cartago; la provincia de Guanacaste; el Valle de El General en el suroeste de Costa Rica; en las llanuras de San Carlos al norte de la provincia de Alajuela; y cerca de los puertos de Puntarenas y Quepos. Esta tierra puede dividirse en cuatro regiones mayores: la

TABLE 6.2 Area, Total Production, and Mean Yields for Major Crops, 1977

Crop	Area (1,000 ha)	Production (1,000 tons)	Yields (kg/ha)
Coffee	82	79	971
Rice	63	130	2,063
Corn	43	61	1,419
Banana (including plantain)	42 ^a	1,294	30,809
Sugarcane	37	2,160	58,378
Beans	35	15	429
Coconuts	25	—	—
Cacao	20	8	400
Sorghum	20	37	1,841

SOURCE: FAO 1978.

^a 1973 data.

Meseta Central, las llanuras del Atlántico, Guanacaste, y el Pacífico suroeste.

Como puede verse en el *cuadro 6.2*, el café es la cosecha de más importancia en cuanto área ocupada, y el *cuadro 6.3* muestra la distribución de las distintas cosechas por provincias. Aunque la producción del café aparece muy bien distribuida en cuatro provincias, está muy concentrada en la Meseta Central con un área de 400 km cuadrados alrededor de las ciudades de San José, Heredia, y Alajuela, entre alturas de 900 y 1,100 m (Blutstein *et al.*, 1970). La segunda área productora de café está en el Valle de Turrialba, en la provincia de Cartago, a una elevación de 500-800 m. En Puntarenas las dos áreas principales son San Vito de Coto Brus sobre la frontera con Panamá y Ureña, del lado pacífico de la Cordillera de Talamanca. También hay dos grandes plantaciones alrededor de San Carlos en la Provincia de Heredia.

La caña de azúcar, aunque de muy poca importancia en cuanto a área, es un cultivo de exportación importante,

TABLE 6.3 Distribution by Province: Area in Major Crops (1,000 ha), Number of Livestock (1,000 head), Number of Farms (1,000s) and Area in Farm Property (1,000 ha)

	Total	San José	Alajuela	Cartago	Heredia	Geste	Punta	Limón
Crop								
Coffee	83	26	25	14	9	2	6	—
Rice	66	3	5	—	—	26	31	—
Corn	52	11	7	2	—	12	15	5
Bananas	42	1	3	1	3	—	13	22
Sugarcane	40	3	18	9	—	5	4	—
Beans	28	7	5	—	—	7	8	—
Cacao	20	—	2	—	—	—	—	17
Livestock								
Cattle	1,593	157	372	75	45	629	343	72
Pigs	215	31	41	12	6	56	55	14
Number of farms	82	19	20	8	4	12	14	5
Area in farms	3,122	322	648	148	135	909	681	245

SOURCE: Dirección General de Estadística y Censos 1973.

y su producción ha ido aumentando a una tasa constante en los últimos 10 años. En 1967-68, se produjo 1.627 millones de toneladas (Blutstein *et al.* 1970); para 1974 la producción había aumentado a 1,76 millones de toneladas (FAO 1975a); ya en 1977 los números habían saltado a 2,16 millones de toneladas, un incremento de más de 29% sobre las cifras de 1974. Como sucede con el café, la producción está concentrada en la Meseta Central con 75% de las tierras cultivadas de caña de azúcar alrededor de las ciudades de San José, Cartago, y Alajuela (Blutstein *et al.* 1970).

Al igual que la caña de azúcar, el banano constituye un importante cultivo de exportación, habiendo aumentado el área de cultivo paulatinamente en los últimos 15 años. De 1963 a 1973 el aumento en el área fue de 25.600 a 40,000 hectáreas, o sea 56%, que la producción total creció de 476.000 a 1,300.000 toneladas, o sea 173% (FAO 1975b). Gran parte de este aumento ha sido en las tierras costeras de las bajuras, de modo que hoy día, la producción está concentrada principalmente en las costas del Atlántico y del Pacífico, aunque el banano crece en todo el país, excepto en las áreas más secas de Guanacaste. Casi todo el banano se produce en las grandes plantaciones como las que se encuentran cerca de Golfito y de Puerto Quepos, ambos en la Costa suroeste, y en la región de Río Frío y Sarapiquí, y en Limón y Cahuita, en la costa sureste.

El cacao es otro cultivo importante de exportación, siendo Costa Rica el mayor productor y exportador en toda Centro América. Una gran mayoría (89%) de la producción está en la Provincia de Limón; el resto está diseminada en las Provincias de Puntarenas y Alajuela (*cuadro 6.3*).

El maíz, los frijoles, y el arroz son los tres alimentos básicos primordiales del costarricense promedio. De los tres, el área dedicada al cultivo del maíz es la más grande—43,000 hectáreas en 1977 (*cuadro 6.2*). El maíz se produce en cualquier parte del país, desde el nivel del mar hasta 8,400 pies de altura, con el 60% cultivado en el Pacífico. Puntarenas está a la cabeza (29%), seguido por Guanacaste. El 25% de la producción del maíz se encuentra en la Meseta Central, con el 19% en las colinas y las laderas de la provincia de San José. El resto se cultiva en las bajuras del Atlántico en la provincia de Limón.

Los frijoles (las dos variedades rojos y negros) se cultivan en todo el país, 99% en fincas menores de tres hectáreas (Blutstein *et al.* 1970), principalmente en la Meseta Central y en la costa del Pacífico, en las provincias de Puntarenas y Guanacaste.

Con respecto al área, el arroz ocupa la tercera posición como cultivo de importancia con 63,000 ha cultivadas en 1977. Muy poco de este arroz, sin embargo, es anegado ya que el 90% se cultiva sin irrigación. Guanacaste ha sido el área arrocera por tradición con más del 53% de la producción en 1963. En la costa del Pacífico, en la provincia de Puntarenas, se están desarrollando nuevas áreas de cultivo como resultado de las lluvias impredecibles del noroeste. Para 1968, el área nueva se había incrementado de modo que el 50% de la producción fue en la provincia de Puntarenas y el 35% de las áreas nuevas.

Ahora también se cultiva el arroz en la región de Sarapiquí, en la Provincia de Heredia, cerca de la estación experimental de La Selva.

El estudio de la FAO sobre el uso de la tierra de Costa Rica (Plath y van der Sluis 1968), aunque algo obsoleto, proporciona algunos datos sobre la productividad potencial de la agricultura costarricense. Esta clasificación tiene cuatro categorías: Uso Intensivo; Uso Extensivo; Bosques; y Uso muy Extensivo. Las tierras de Uso Intensivo (Tipo I) pueden producir rendimientos altos con tecnologías modernas de cultivo, mientras que las de Uso Extensivo (Tipo II) pueden producir rendimientos moderados por hectáreas. Las tierras del Tipo III estarían mejor ocupadas para la producción comercial de maderas, y las de Tipo IV pueden producir únicamente bajos rendimientos aun con tecnologías modernas y serían más aptas para protección de cuencas o quizás para la ganadería y madera, con muy bajos rendimientos.

La clasificación de FAO (*cuadro 6.1*) muestra que el 23% del país es de Tipo I; esto incluye casi toda la Meseta Central y las llanuras y valles aluvionales en varios lugares. Las tierras de Tipo II que se encuentran principalmente en la vertiente Atlántica, de los volcanes y en la Península de Nicoya, constituyen un 30% adicional. Las áreas restantes (Tipo III y IV) son montañas, particularmente es interesante que una gran parte del norte de Guanacaste, que ha sido una región ganadera tradicional durante cientos de años, se le considera del tipo IV.

FINCAS PEQUEÑAS

La gran mayoría de los agricultores de Costa Rica son "agricultores pequeños" propietarios o arrendantes de parcelas de menos de 5-10 hectáreas. La agricultura, como se practica por estos agricultores, contrasta vivamente con la agricultura de plantación y la producción ganadera en varias maneras importantes. Primero y más importante es que las fincas son bastante pequeñas y los productos alimenticios que se cultivan en un área señalada son muy variados. Los pequeños agricultores, con frecuencia, producen un porcentaje insignificante de los alimentos de consumo popular, de modo que en la finca pequeña se siguen las prácticas agrícolas tradicionales de hace varios siglos. Aunque así el pequeño agricultor en Costa Rica, al igual que los propietarios de grandes extensiones, forma parte importante en el mercado de consumo del país. Los agrícolas tales como los fertilizantes, los plaguicidas, los hierbicidas, y los implementos agrícolas se compran con frecuencia financiados por los bancos y por lo menos gran parte de lo producido se vende en el mercado local. Hay pocos agricultores de subsistencia en Costa Rica que son autosuficientes.

Una finca pequeña, "típica" en las bajuras del Atlántico, incluye una variedad de cultivos. Durante todo el año probablemente se puede encontrar parcelas pequeñas de yuca, tiquizque, piña y varias gallinas, que representan las bases de un gran conjunto variado. Los bananos, los plátanos, la papaya, el pejibaye y quizás

algunos árboles cítricos completan el cuadro general. En las áreas más secas el maíz y el chile se cultivan con frecuencia durante todo el año. Los frijoles y las calabazas y a veces los tomates se encuentran únicamente durante la época seca y en las áreas más secas de esta zona. Ocasionalmente también se ven árboles de fruta de pan o de manzana de agua. Una finca típica pequeña en la Meseta Central contrasta vivamente con una en las bajuras. Los elementos básicos incluyen una variedad de legumbres de la "zona templada nortea" —repollo, tomates, chiles de todas las variedades, zanahorias, brócoli, maíz, frijoles y calabazas— además de algunas gallinas. Los bananos, los plátanos, la papaya, y algunos cítricos también forman parte de la finca pequeña a estas alturas. Además, el agricultor también a veces tendrá una pequeña parcela (varias hectáreas) de café.

Para poder entender la ecología y la evolución de la agricultura practicada por los pequeños agricultores, podemos resumir algunas de las ideas de Harris (1972) y Boserup (1965) sobre el desarrollo de la agricultura en las áreas tropicales. Antes de la invención de la agricultura (alrededor de 7.000 A. C.) la gente vivía como cazadores y recolectores en "ecosistemas naturales" que se caracterizaban por un ciclo de flujo de nutrientes relativamente equilibrados. Los nutrientes se incorporaban a la tierra principalmente por la caída de hojas y ramas. La mayoría de estos nutrientes eran absorbidos cerca de la superficie del suelo por las raíces de las plantas y aquellos que se lixiviaban hacia abajo eran absorbidos por las raíces profundas de los árboles y se perdían pequeñas cantidades por la erosión y la lixiviación, pero la pérdida era relativamente equilibrada debido al aporte de nitrógeno por los microbios fijadores y por los animales que formaban parte del sistema. Con el advenimiento de la agricultura este patrón cambió radicalmente: el hombre sustrajo directamente del sistema una gran cantidad de nutrientes en la forma de alimentos, y por la simplificación de los métodos agronómicos (que a menudo significaba la eliminación de los árboles), aumentando el deterioro de la tierra debido a la erosión y a la lixiviación. Estos cambios produjeron una gran parte de la pérdida neta de nutrientes, y podemos decir de cierto modo que la meta de la evolución de la agricultura fue desarrollar técnicas para remediar este desequilibrio de nutrientes.

Los bien conocidos métodos agrícolas de roza y quema son quizá los más antiguos para tratar este problema. Los árboles grandes y arbustos se cortan y luego se les quema, liberando de este modo, una gran cantidad de nutrientes hacia el suelo. Así, pueden cultivarse estas tierras durante varios años, hasta que los niveles de nutrientes decaen. El agricultor entonces se traslada a una área nueva y repite el proceso, permitiendo que la vegetación natural invada la tierra ya abandonada. Los niveles de nutriente de estas tierras se restablecen gradualmente conforme las raíces de los árboles trasladen a las capas superiores los nutrientes lixiviados desde lo profundo del suelo, además grandes cantidades de animales son atraídos a estas tierras y los microbios fijan el nitrógeno libre. Bajo condiciones ideales los agricultores

no vuelven al área durante muchos años, sino hasta que hayan crecido árboles relativamente grandes y que los nutrientes y la vegetación en las capas superiores de la tierra hayan sido restablecidos. Pero conforme aumenta el número de agricultores por unidad de tierra, la tendencia es que el tiempo de barbecho disminuya. Vemos de este modo una lenta progresión desde los bosques a los arbustos a las sabanas, a los cultivos permanentes.

Esta gradual disminución en el tiempo de barbecho viene acompañada de los problemas, en aumento, asociados con la fertilización y las malas hierbas. Con períodos cortos de barbecho no hay suficiente tiempo para una recuperación natural de los nutrientes del suelo, y deben buscarse otros mecanismos para restablecer la fertilidad del suelo. Las malas hierbas se convierten en un problema aún más grande, pues bajo condiciones de barbecho de bosques, la deshierba es casi inexistente y muy escasa en barbecho de arbustos con períodos cortos de cultivo, ya que la quema esencialmente mata toda la vegetación vieja. Contrastando con esto, la deshierba es indispensable bajo tipos intensivos de barbecho de arbustos y barbecho de sabanas. En estos sistemas la quema no es suficiente para eliminar los pastos naturales, que se acumulan durante el barbecho, ya que las raíces de los pastos no son afectadas por el fuego, y es necesario arar la tierra. Una respuesta parcial al problema de los pastos, en el ciclo de barbecho corto en la agricultura intensiva, es practicada por algunos grupos en el nuevo mundo, usando un ciclo de barbecho de cerca de ocho años: se cultiva la tierra por ocho años consecutivos y luego se le permite quedar en barbecho durante ocho años. Durante el período de ocho años de barbecho intensivo, los pastos no tienen tiempo de establecerse entre cultivo y cultivo. Ya que el período de barbecho es relativamente largo, lo que permite una sucesión ecológica para seguir a la etapa de arbusto-árbol pequeño, vegetación que se controla fácilmente por la quema.

Harris (1972) argumenta que además de una disminución gradual en el tiempo de barbecho, la evolución de la agricultura de los trópicos se ha caracterizado por el cambio en la clase de plantas que se cultivaron. Hay esencialmente dos tipos diferentes de agricultura, los cuales comenzaron independientemente uno del otro. El cultivo de granos, tales como maíz, trigo, y arroz, aparentemente evolucionó en los subtrópicos secos (v.g., México en el Nuevo Mundo). Las áreas tropicales con estaciones secas bien definidas (v.g., América Central incluyendo Costa Rica) desarrollaron la vegecultura (cultivo de tubérculos o tallos grandes tales como la yuca, la batata, el tiquizque, y el camote). Harris señala que la ecología del cultivo de granos difiere en varios aspectos importantes de la vegecultura y que estas diferencias han afectado la dinámica de la evolución de la agricultura (1) La vegecultura tradicional se caracteriza por culturas estructurales más ricas en especies que el cultivo de granos. Típicamente, los cultivos de bejucos, arbustos pequeños y cultivos más altos (como la yuca) se hacen todos en una misma parcela y generalmente hay menos erosión e invasión de malas hierbas. (2) Hay menos desgaste de

energía en la vegecultura, ya que principalmente elimina carbohidratos en contraste con los granos que son ricos en proteínas. Además, las quemadas en las áreas de agricultura migratoria, vegecultura, son menos intensas y por lo tanto hay más material orgánico en el suelo. (3) Finalmente la vegecultura debe coexistir con la caza, la recolección de proteínas, o con ambas, lo que restringe esta agricultura a áreas que pueden ofrecer fuentes confiables de proteína animal. Harris argumenta que ya que la agricultura requiere una fuente fija de proteínas no es una agricultura de tipo migratorio. Sin embargo, el cultivo de granos puede diseminarse muy rápidamente, pues contiene un complemento casi completo de nutrimentos e históricamente parece que ha habido una tendencia a extenderse e invadir áreas, otrora dominadas por la vegecultura. Ya existen pocos lugares en los trópicos en donde la vegecultura se practica especialmente.

Aunque la vegecultura pudo en algún tiempo haber dominado la forma de agricultura de Costa Rica, la mayoría de los agricultores pequeños, practican una mezcla completa de vegecultura y de granos; frecuentemente se cultivan las dos clases simultáneamente. Además hoy se practica muy poca la agricultura de roza y quema, habiéndose reducido el ciclo de barbecho, puede haber una y a veces dos cosechas en el mismo sitio durante cada año. Mientras que aún vemos que se están cortando los bosques para luego sembrar cultivos en el área, esto generalmente sucede cuando un agricultor ha comprado tierra nueva y está convirtiéndola permanentemente en campos de cultivos o en potreros.

El hecho de que la mayoría de los agricultores pequeños frecuentemente siembren varios cultivos juntos (lo que contrasta con los agricultores en grande, que comúnmente son monocultores), tiene una gran cantidad de implicaciones ecológicas importantes. Como lo hemos mencionado esta práctica generalmente produce o resulta en una erosión de suelo menor y menores problemas con las malas hierbas porque la cobertura del suelo es más completa. Los beneficios de la policultura incluyen: (1) el uso más completo de la cantidad total de la luz en el área, especialmente en arreglo vertical en donde los cultivos tolerantes a la sombra se siembran debajo de los que soportan más sol; (2) El traspaso de nitrógeno de las leguminosas a las no leguminosas sembradas en el mismo campo; (3) mejor uso de todo el espectro de los nutrimentos de suelo; (4) disminución de los problemas con las plagas de insectos (e.g., un trabajo reciente en Costa Rica ha demostrado que hay significativamente menos plagas de escarabajos en el maíz, y frijoles, y en las cucurbitáceas en policultivo que en monocultivo (Risch 1979). Para revisiones de la literatura sobre policultivos consultar a Igbozurike 1971; Trenbath 1974; Perrin 1977; Kass 1978; y Cromartie 1981.

Recientemente hay una tendencia entre los agricultores pequeños en varias partes del país a desarrollar cooperativas de producción. La tierra permanece en manos privadas, pero algunas de las labores agrícolas y generalmente todo el mercadeo se organiza en cooperativas locales.

PLANTACIONES

A pesar de lo difundido de las pequeñas fincas familiares y sus policultivos, el valor monetario del producto de los agroecosistemas de la plantación, es mucho más importante en Costa Rica. Dos de los tres cultivos principales de exportación del país, café, banano, se producen en plantaciones. Al transitar por cualquier camino o carretera en el país nos encontramos atravesando plantaciones o cultivos secundarios derivados de las plantaciones.

El hábitat de la plantación es un ecosistema especial de monocultivo, especialmente en la región tropical. En medio de la muy cacareada diversidad tropical hay un grupo de monocultivos, internamente homogéneos (relativamente dispersos como lo están las islas en un océano de vegetación primaria y secundaria). Frecuentemente se requiere una gran cantidad de plaguicidas para mantenerlos en producción, supuestamente de acuerdo con las bien conocidas especulaciones acerca de la susceptibilidad de los monocultivos en los trópicos. Los monocultivos generalmente están ligados a factores importantes de la ecología humana; campamentos de trabajo contiguos a los bananales, los trabajadores migratorios en los cafetales, etc.

La plantación productiva es también un importante ecosistema potencial para el ecólogo, ya que muchas plantaciones constan de monocultivos que generalmente se basan en un ambiente físico común. Frecuentemente, existe el tipo de controles ambientales que no se podrían encontrar nunca en el bosque natural. Por esta razón ha habido una gran cantidad de proyectos de investigación en las plantaciones de cacao y de pejíbabe en la estación biológica de La Selva.

Pero, quizá es más importante al menos para el ecólogo, el aspecto implícito del sistema de plantación, mientras que en las zonas templadas ven con prejuicio el "Segundo crecimiento" como terreno improductivo y a la sucesión secundaria como algo muy parecido a lo descrito por Clements y Shelford, la mayoría de las zonas deshabitadas tropicales son, sustancialmente, diferentes. El crecimiento secundario frecuentemente es parte de una plantación cerrada: sotobosque. De modo que puede parecer extraño hablar de sotobosque en una plantación vieja de cacao, en función de que presenta un crecimiento secundario y de los cambios que ahí operan en la vegetación como sucesión secundaria. Pero, desde el punto de vista ecológico los ecosistemas generados por las plantaciones abandonadas son en verdad de crecimiento secundario, y los cambios en la vegetación que van ligados a ellos, aunque frecuentemente no se les entiende bien, deben llamarse sucesión.

Además, los efectos de varios tipos de plantaciones sobre el crecimiento secundario subsiguiente son tan variables como las plantaciones mismas. En un extremo está la plantación de banano que además de ser muy dañina para el suelo, deja muy pocos rastros de su estado anterior una vez que se le abandona. Al otro extremo está la plantación del cacao, en donde típicamente se desarrolla una espesa

cubierta de bejucos en el dosel de los árboles, haciendo que el sotobosque sea extremadamente oscuro, o más aún, que en un cacaotal bien cultivado. Entre estos dos extremos están las plantaciones de alta estatura con un dosel relativamente difuso, tales como son las de pejibaye, y de cocos, las plantaciones de poca estatura, como el café y las plantaciones de palma africana con muy oscuros pero disparesos sotobosques.

El animal dominante asociado con las plantaciones es *Homo sapiens* y las relaciones socioeconómicas especiales caracterizan la mayoría de su agricultura, por ejemplo las plantaciones de banano generalmente son propiedad de grandes corporaciones, en Costa Rica, United Brands en la costa del Pacífico y Standard Fruit en el Atlántico. Tales compañías están entre las más verticalmente integradas en el mundo, pues controlan todos los aspectos de la industria bananera, desde la producción, el empaque, el transporte por ferrocarril y el marítimo.

Los trabajadores de la industria bananera, en general, viven permanentemente cerca de las plantaciones o en ellas, en campos de trabajo que se asemejan a algunos de los campos de trabajadores migratorios en los Estados Unidos. En Costa Rica, los trabajadores bananeros tienen una larga historia de sindicalización (no así en algunos de los países centroamericanos) y en la actualidad son miembros de uno de los más fuertes gremios laborales en Costa Rica. El proceso completo de producción y empaque es frecuentemente observado por las clases de la OTS en las plantaciones de Río Frío (a una hora desde La Selva).

Contrastando con las plantaciones bananeras, las plantaciones del café presentan un cuadro socioeconómico substancialmente diferente. Se pueden ver en todas las carreteras de la Meseta Central cientos de fundos pequeños y medianos y también en las tierras de altura del Sur (v.g., cerca de San Vito). Los dueños de estos fundos típicamente contratan trabajadores migratorios para cosechar el café, que se vende directamente a las plantas procesadoras (beneficios). En el beneficio se pela, se seca, se empaqueta el café y luego se vende a los embarcadores, y de este modo ligamos indirectamente al agricultor con el comercio mundial del café. Aquí no existe la fuerte integración vertical tan característica en la industria bananera.

También diferente de la industria bananera es la situación del trabajador cafetalero. En su mayoría, trabajadores migratorios y estacionales, los cogedores de café carecen de representación laboral adecuada y de este modo reciben una compensación menos por su labor. Como los trabajadores estacionales en el mundo desarrollado, los cogedores de café apenas parecen sobrevivir de estación en estación.

SABANAS Y POTREROS

Las modificaciones más extensas producidas por intervención del hombre, en el ecosistema costarricense han sido a favor de la ganadería. Mientras pequeñas áreas de sabana "natural" pueden haber existido en el tiempo de

la Conquista, en las áreas rocosas o estacionalmente inundadas en Guanacaste, y tal vez sobre dos picos de las montañas más altos, la gran mayoría del país estaba cubierta por bosques. Estos han sido progresivamente sustituidos por potreros de varios tipos, primero en Guanacaste y la Meseta Central, y más recientemente en los bosques húmedos.

Las sabanas son los resultados de la tala y la quema de los bosques, dejando únicamente pocos árboles en los potreros resultantes. En todos los neotrópicos se encuentra un tipo característico de árboles en las sabana, incluyendo *Byrsonima crassifolia*, *Curatella americana*, *Crescentia alata*, y la palma *Acrocomia vinifera*. Estas especies tienen en común la resistencia al fuego y a los herbívoros y los arbustos que se defienden muy bien, tales como la *Acacia farnesiana*, la *Mimosa pigra*, y las acacias con hormigas o "cornizuelos" se hacen comunes en las áreas sobrepasadas. También aquí se encuentran otras especies arbustivas, comúnmente distribuidas en bosquetes, así como los árboles en forma de sombrilla, tales como *Enterolobium cyclocarpum*, y *Pithecellobium saman*.

Las sabanas originales de la postconquista de Costa Rica fueron dominadas por los pastos nativos, pero, en las primeras décadas de este siglo fueron repuestos por otras especies generalmente de África Occidental, como jaragua, *Hyparrhenia rufa*; guinea, *Panicum maximum*; y pará, *Panicum purpurascens*. El jaragua es extraordinariamente resistente al fuego pero tiene un alto contenido de sílica; así, el pará es de una calidad altamente nutritiva pero generalmente crece bien sólo en áreas húmedas. Recientemente han sido introducidos otros pastos y se ha hecho alguna investigación sobre la posible introducción de leguminosas forrajeras.

Las sabanas generalmente están dominadas por una sola gramínea, o por algunas pocas especies de arbustos, y generalmente se mantienen indefinidamente. Una merma en la frecuencia de incendios (o las quemadas más tempranas en la época seca, mucho menos dañina para los arbustos) permitiría un mejor crecimiento de las especies leñosas en los intervalos entre quemadas. Un punto crítico parece ser cuando los arbustos pueden crecer lo suficiente entre quemadas para que sus brotes nazcan desde las ramas y no desde las bases (Boucher, observación inédita). En este caso, su altura acumulativa y el aumento en el crecimiento de la cobertura del dosel, eventualmente aniquilaría los pastos por el exceso de sombra. Por otro lado, el fuego de cada año de las quemadas frecuentes mata todos los arbustos que están sobre la superficie del suelo, de modo que los brotes (desde la base) sirven únicamente para aumentar el número de tallos. Bajo estas condiciones, los pastos resistentes al fuego pueden mantener y aun extender su cobertura conforme las quemadas de las sabanas dañen la orilla de los bosques cada año. El equilibrio de las especies en los potreros varía según la región. En los potreros controlados de las alturas medianas y altas para el ganado de leche hay una mayor diversidad de pastos y leguminosas y los problemas con la vegetación leñosa parecen ser menos graves. En las bajuras húmedas, el mantenimiento

del potrero contra la invasión de especies tanto leñosas como herbáceas puede ser un problema de mayor importancia.

El movimiento del ganado de una a otra área, según la estación del año, data desde tiempos coloniales cuando el ganado deambulaba libremente en los bosques de las bajuras, en la época húmeda, hasta las faldas de la Cordillera de Guanacaste en la época seca. Las cercas eran poco conocidas; el manejo consistía principalmente en los rodeos de los hatos para la marcada y la venta cada año. Este sistema desapareció totalmente sólo desde la Segunda Guerra Mundial y ha sido algo repuesto por la expansión de los potreros en las áreas de bosques húmedos. A menudo la agricultura estacional ha estado involucrada en este proceso, en que a los agricultores pequeños se les permite talar el bosque y sembrar sus cultivos por unos pocos años antes de que se vean forzados a migrar conforme bajan los rendimientos, de este modo, grandes terratenientes establecen sus potreros en las tierras ya despejadas. Estas áreas de bosque húmedo sirven de potreros estacionales, especialmente cuando hay una sequía en Guanacaste, y para engorde de becerros. De este modo, el viejo patrón de rotación de potreros se ha expandido desde una escala regional a una nacional. Un tema de particular controversia en años recientes ha sido el efecto sobre la estructura del suelo del potrero continuo en las bajuras húmedas, el estado nutricional y las poblaciones de micorrizas, así como las implicaciones de todo esto sobre los rendimientos a largo plazo.

LOS AGROECOSISTEMAS COMO LUGARES DE INVESTIGACION

Sin duda, el agroecosistema se está convirtiendo rápidamente en el sistema predominante en el mundo. Por esta sola razón merece mucho más estudio intensivo de lo que comúnmente recibe. Pero, lo más importante es que, por su propia naturaleza, surte al ecólogo de una valiosa herramienta experimental. Los agro-ecosistemas son manipulables, controlables y se les puede usar para estudios científicos serios, permitiendo al ecólogo llevar a cabo experimentos controlados. Debido a la rápida expansión de este hábitat, existen varias situaciones experimentales bien encaminadas o que se pueden iniciar fácilmente. Los agroecosistemas, de esta manera, ofrecen la oportunidad para estudios detallados e interacciones ecológicas, estudios a veces difíciles de realizar en los ambientes "prístinos" comúnmente escogidos.

Aunque nuestra comprensión está muy lejos de ser completa, en comparación con los otros ecosistemas, hay un gran conocimiento acerca de cómo funcionan los agroecosistemas. Además de la aplicación estándar de la tecnología científica occidental; existe una rica colección del folclor asociado a muchas áreas de los trópicos.

Finalmente debemos tomar en cuenta que es en el estudio de los agroecosistemas en donde se le da un enfoque más claro a la ciencia de la ecología humana. En un agro-sistema exitoso, debemos incluir los factores y las re-

laciones de la producción. *Homo sapiens* entra en estas deliberaciones en una era muy temprana, y en un mundo caracterizado por una variedad de desequilibrios entre la gente y el resto del mundo natural, los ecólogos deben asumir una cierta responsabilidad. *Homo sapiens* ejerce su influencia sobre los procesos ecológicos y a su vez es influido por ellos de manera vitalmente importante. Sería ingenuo y prejuicioso iniciar investigaciones ecológicas que no tomaran en cuenta un componente tan importante del ecosistema.

- Araya Pochet, C. 1976. *Historia económica de Costa Rica, 1950-1970*. 2d ed. San José: Editorial Fernández Arce.
- Blutstein, H. I.; Anderson, L. C.; Betters, E. C.; Dombrowski, J. H.; and Townsend, C. 1970. *Area handbook for Costa Rica*. Washington, D.C.: American University.
- Boserup, E. 1965. *The conditions of agricultural growth*. Chicago: Aldine.
- Cromartie, W. J. 1981. The environmental control of insects using crop diversity. In *Pest management*, ed. D. Pimentel, 1:233-51. C.R.C. Handbook Series in Agriculture. Boca Raton, Fla.: C.R.C. Press.
- Dirección General de Estadística y Censos. 1973. *Censo Agropecuario, 1973*. San José: Dirección General de Estadística y Censos.
- Food and Agriculture Organization (FAO). 1974. *Monthly Bulletin of Agricultural Economic Statistics* 23, 1 (January):23
- . 1975a. *Monthly Bulletin of Agricultural Economic Statistics* 23, 1 (January):23.
- . 1975b. *Monthly Bulletin of Agricultural Economic Statistics* 24, 7/8 (July/August):17.
- . 1978. *Production Yearbook, 1977*. Vol. 31. Rome: FAO.
- Hall, C. 1976. El Café y el desarrollo histórico-geográfico de Costa Rica. San José: Editorial Costa Rica.
- Harris, D. R. 1972. The origins of agriculture in the tropics. *Am. Sci.* 60:181-93.
- Igbozurike, M. V. 1971. Ecological balance in tropical agriculture. *Geogr. Rev.* 61:519-27.
- Kass, D. C. L. 1978. Polyculture cropping systems: Review and analysis. *Cornell Int. Agric. Bull.* 32:1-18.
- Parsons, J. J. 1975. The changing nature of New World tropical forests since European colonization. In *The use of ecological guidelines for development in the American humid tropics*, pp. 28-38. IUCN Publications, new series no. 31. Morges, Switzerland. IUCN.
- . 1976. Forest to pasture: Development or destruction? Simposio internacional sobre la ecología de la conservación y el desarrollo en el Istmo Centroamericano. *Rev. Biol. Trop.*, vol. 24, suppl. 1.
- Perrin, R. M. 1977. Pest management in multiple cropping systems. *Agroecosystems* 3:93-118.
- Plath, C. V., and van der Sluis, A. 1968. *Uso potencial de la tierra del Istmo Centroamericano*. Rome: FAO.

- Risch, S. J. 1979. Effect of plant diversity on the population dynamics of several beetle pests in monocultures and polycultures of corn, beans, and squash in Costa Rica. Ph.D. thesis, University of Michigan, Ann Arbor.
- Sauer, C. 1966. *The early Spanish Main*. Berkeley: University of California Press.
- Stone, D. 1972. *Pre-Columbian man finds Central America: The archeological bridge*. Cambridge, Mass.: Peabody Museum Press.
- Stone, S. 1976. *La dinastía de los conquistadores*. 2d ed. San José: Editorial Universitaria Centroamericana.
- Trenbath, B. R. 1974. Biomass productivity of mixtures. *Adv. Agron.* 26:177-210.

ESPECIES CULTIVADAS

PALMA AFRICANA (PALMA DE ACEITE, AFRICAN OIL PALM)

J. Vandermeer

La palma africana, como se le conoce en Costa Rica es *Elaeis guineensis* (fig. 6.1a), se está convirtiendo rápidamente en uno de los vegetales más abundantes de Costa Rica. Su dispersión rápida se debe a un agente de dispersión muy efectivo, *Homo sapiens*, particularmente eficiente para esta actividad. La Standard Fruit Company y en especial la United Fruit Company se expanden en forma rápida, sus siembras de palma africana (fig. 6.1b), ocupando muchos de los antiguos terrenos bananeros.

Elaeis, domesticada en Africa, fue transportada al Viejo Mundo con el comercio de esclavos. El aceite de palma se desarrolló para reponer el comercio de esclavos durante la Revolución Industrial y ha sido un componente importante en el fortalecimiento del eslabón colonial entre Europa y Africa, convirtiéndose en el aceite de uso industrial principal en aquel tiempo. En América Latina se han desarrollado grandes plantaciones desde 1960.

En Costa Rica, *Elaeis* se encuentra en las áreas húmedas del Atlántico y en las bajuras del Suroeste. Siempre está asociada a los ambientes humanos; nunca se ha visto fuera de plantaciones. Existen pequeñas plantaciones entre San Miguel y Puerto Viejo rumbo a la estación de La Selva, y muy cerca de Palmar Sur la United Fruit Company tiene plantaciones muy extensas que se ven cuando uno viene de San Vito por la carretera Panamericana.

En su estado natural esta especie es, aparentemente, fluvial, asociada a menudo con *Raphia*. Puede tolerar inundaciones siempre que el agua no sea estancada, y se da muy bien en presencia de una tabla de agua fluctuante. No puede regenerar en el bosque natural. En su estado natural o primitivo, los rendimientos son mucho más bajos que en plantaciones (Purseglove 1972).

La palma africana crece adecuadamente en un amplio ámbito de suelos tropicales; las áreas húmedas no

saturadas son las mejores y pueden tolerar un amplio ámbito de pH en el suelo (4-6). Con frecuencia crece en suelos que suplen únicamente nutrientes naturales adecuados (v.g., en Ghana y el oeste de Nigeria los suelos mejores generalmente se reservan para la producción de cacao).

El sistema radical es altamente variable y depende de las condiciones locales. Las raíces primarias se extienden lateralmente a veces hasta 20 m del tronco. Las raíces secundarias ascienden a la superficie del suelo desde estas ramificaciones laterales produciendo un denso tejido en la superficie. La mayoría de la masa de raíces se encuentra en los 15 cm. superiores del suelo.

El tronco se forma después de unos tres años de establecido el crecimiento, por lo menos en condiciones abiertas; el aumento en altura ocurre a una tasa de 25 a 50 cm por año. Las bases de las hojas generalmente se adhieren al tronco, formando un tallo muy áspero, ofreciendo una superficie muy propicia para el establecimiento de plantas epifitas.

Las hojas de las plántulas son rígidas y se producen mensualmente durante los seis primeros meses aproximadamente. Luego, se forman más hojas pinnadas hasta que en la palma madura se hace evidente la hoja larga corriente. El patrón parece ser similar al de *Welfia georgii*. En el individuo maduro, las hojas se desarrollan con una tasa de aproximadamente dos por mes.

La inflorescencia emerge desde las bases del pecíolo y consiste en una esouga de esougas central formada por 100-200 espigas en espiral alrededor de ella. Se produce un primordio de la inflorescencia en la axila de cada hoja al mismo tiempo que se produce el primordio foliar. Cuando la inflorescencia alcanza de 6-12 cm frecuentemente aborta, dependiendo de las condiciones ambientales y del estado de la planta. La inflorescencia está envuelta en una vaina hasta cerca de un mes después de que emerge de la base del pecíolo (6 semanas antes de la antesis).

La inflorescencia femenina o masculina (ocasionalmente son hermafroditas), se presentan en el mismo árbol. Las inflorescencias masculinas tienen una serie de espigas pequeñas, cada una similar a un espádice aroide, "hirsuto" de 10-20 cm de largo. Cada espiga contiene de 100-1200 flores pequeñas masculinas. Las anteras brotan más allá de los pétalos y las flores están densamente empacadas dando a las espículas su apariencia lanuda. La inflorescencia femenina es alrededor de 30 cm de largo con espículas gruesas carnosas. Para cada flor femenina hay dos flores masculinas que luego abortan. Generalmente, un árbol puede contener uno u otro sexo al mismo tiempo. El sexo de una inflorescencia se determina dos años antes de la antesis. Los factores que determinan el sexo aún permanecen en misterio.

La mayoría del polen se desprende durante dos o tres días, principalmente durante la tarde. Las flores femeninas son receptivas durante 36-48 h. y todas las flores de una inflorescencia se abren dentro de las 24h. Aparentemente toda la polinización es por la acción del viento. Con frecuencia se ven abejas que visitan las flores masculinas, pero muy rara vez visitan las flores femeninas.

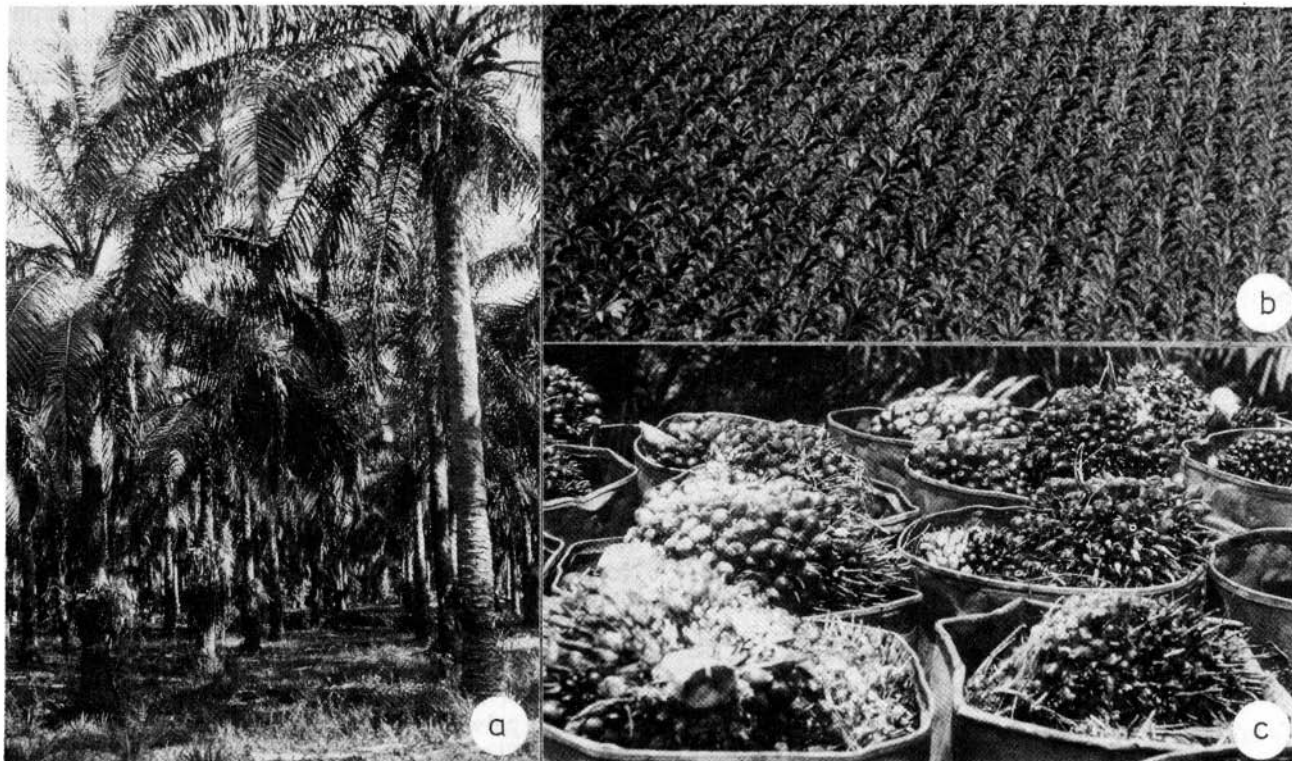


Fig. 6.1 *Elaeis guineensis*. a) plantación madura cerca de Quepos, Costa Rica. b) plantación en crecimiento cerca de Quepos Costa Rica. c) racimos recién cosechados. La Virgen, Sarapiquí, Costa Rica (fotos, D. H. Janzen).

El fruto (fig. 6.1c) llega a su madurez en 5 a 6 meses; de esférica a ovoide, de 2 a 5 cm de largo, y de 3 a 30 gramos de peso. La fruta inmadura es de color violeta oscuro a negro, y cuando madura se torna anaranjado en su mitad inferior. Cada fruta contiene una semilla única envuelta por la pulpa que es rica en aceite (35-60%). Una especie de aves come las frutas con avidez y las ratas, frecuentemente, se convierten en plagas de importancia. Las frutas que caen al suelo son rápidamente comidas (generalmente incluyendo las semillas) por mamíferos.

Las técnicas de extracción se han convertido en muy variadas y complejas. Debido a los cambios químicos que continuamente ocurren en la fruta cosechada, el método de extracción se determina en gran parte por la calidad del aceite. Por ejemplo, si se permite que las frutas se desprendan naturalmente de la infrutescencia, se liberan ácidos grasos libres que hacen que el aceite sea de menos valor. Todas las técnicas modernas de extracción se pueden resumir en 10 pasos, aunque los detalles varían considerablemente entre uno y otro, son: (1) esterilización de los racimos, (2) separación de los frutos, (3) digestión y macerado del fruto, (4) extracción del aceite del mesocarpo, (5) ramificación del aceite, (6) separación de la fibra del coquito, (7) secado del coquito, (8) clasificación y molienda del coquito, (9) separación del coquito y descarte de la cáscara, (10) secado y empaque del coquito.

Antes de la Segunda Guerra Mundial, la palma africana estaba virtualmente libre de enfermedades. Con el aumento de las siembras, el número de plagas importantes ha surgido dramáticamente. Las plagas de insectos son frecuentes y son las mismas que atacan a los cocoteros.

Purseglove, J. W. 1972. *Tropical crops: Monocotyledons*. Vol. 1. New York John Wiley.

BANANO (PLATANO)

J. Vandermeer

En junio de 1870, el capitán Lorenzo Dow Baker compró dos racimos de bananos verdes mientras estaba atracado en Port Morant, Jamaica. Once días más tarde vendió estos dos racimos en New York por un valor de 10-15 veces más de lo que había pagado por ellos. Este modesto comienzo se pierde con la historia que siguió al intercambio inicial del capitán Baker, o sea el establecimiento de la compañía United Fruit Company, conocida hoy como United Brands. A través de esta compañía y de su competidora, Standard Fruit (una subsidiaria de Castle y Cook), el banano llegó a convertirse de muchas maneras en la planta más importante de Centro América, especialmente de Costa Rica. Ya sea por la extensa red construida por Minor Keith, uno de los fundadores de la United Fruit, o de los cientos de hectáreas de crecimientos secundarios en las bajuras del Atlántico que quedaron cuando la enfermedad de Panamá arrasó las plantaciones de la United Fruit Company, adonde quiera que uno vaya en Costa Rica se ven los efectos indirectos del banano. El banano aparentemente se originó a través de una serie de complejas hibridaciones, que produjo el variado grupo de cultivares que existen hoy día. Originalmente hubo dos especies silvestres: *Musa acuminata* Colla es amplia-

mente distribuida desde la India hasta las Filipinas, mientras que *M. balbisiana* es nativa de la India Oriental y de Birmania, pero está notablemente ausente del área donde el *M. acuminata* es común.

De acuerdo con Simmonds (1962), el comienzo de la domesticación tuvo lugar en el límite oeste del ámbito de distribución de *M. acuminata* con la emergencia de una variedad partenocárpica.

Las características comestibles fueron seleccionadas de esta variedad, y se transportaron clones masculinos fértiles a todo el ámbito, dando lugar a nuevos cultivares; siguiendo el hombre una selección continua basada en sus propiedades comestibles y en la propagación vegetativa.

Durante el curso de esta selección aparecieron cepas triploides. Se ha demostrado experimentalmente que ciertos diploides casi estériles tienden a exhibir una restitución femenina, formando progenies triploides, posiblemente similares en su origen a las cepas diploides.

Los dos genomas básicos de *M. acuminata* son entonces diploides (simbolizados como AA) con $2n=22$, y los triploides (simbolizados como AAA) con $2n=33$. Cada genoma está representado por numerosas variedades alrededor del mundo, habiéndose transportado originalmente a través del trópico del sur de Asia. Tal transporte ha causado que *M. acuminata* (tanto diploides como tetraploides) tuviera contacto con la población silvestre de *M. balbisiana*. El genoma normal de *M. balbisiana* (cuyo símbolo es BB) no es comestible y no hay pruebas de que hayan existido triploides de *M. balbisiana*. La hibridación natural produce genomas AB, AAB, y ABB, de modo que hay cinco genomas básicos de todos los cultivares conocidos de banano hoy día: AA, AAA, AB, AAB, y ABB.

Mientras que ambas especies progenitoras (*M. acuminata* y *M. balbisiana*) son de origen tropical, la segunda especie es más típica de los climas de monzón y por esto es más fuerte y más resistente a las sequías que *M. acuminata*.

Durante la época precolombina no había banano en el Nuevo Mundo, los primeros clones fueron introducidos a la Isla Española, en 1516. Desde entonces ha habido muchas introducciones y durante el tiempo de la Revolución Industrial era cultivado comúnmente en toda la América Tropical, montando el escenario para su desarrollo como uno de los más importantes cultivos de exportación en el Nuevo Mundo.

Algunos de los cultivares más importantes en América Central son como siguen: "Gros Michel," cuyo genoma es AAA y fue el de mayor producción en América Latina hasta que fue exterminado por la enfermedad de Panamá. La mayoría de Gros Michel se repuso por los cultivares "Cavendish" especialmente los clones "Robusta" y "Valery" en América Central y por el clon "Cavendish enano" en América del sur. Todos los cultivares Cavendish son de genoma AAA, resistentes a la enfermedad de Panamá. El plátano tipo "silk", de genoma AB, está ampliamente distribuido pero no es muy común. El cultivar "Bluggoe" es de genoma ABB y es un clon extremadamente vigoroso y fuerte. Es muy común en los trópicos del Viejo Mundo pero rara vez se ve en el Nuevo Mundo.



Fig. 6.2 Flor femenina de *Musa sapientum* (partenocárpica) antes de engrosar para formar el banano. Palmar Sur, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

El sistema radical del banano es superficial, formado por abundantes raíces adventicias, que tienen su origen en un tallo subterráneo. Generalmente hay abundante formación de tallos o rizomas pero su crecimiento horizontal es muy limitado, lo que da origen al hábito típico de macolla.

Las hojas crecen en una espiral levo-rotatoria y el número de hojas funcionales en una planta adulta permanece relativamente constante entre 10 y 15 hojas; el número que cada tallo produce antes de florecer es de 25-50.

La inflorescencia consiste en un tallo central con flores en haces nodulares, cada haz porta una bráctea grande. Los haces son espirales, y ninguno envuelve el tallo central. Los primeros cinco a quince haces basales producen flores masculinas. En el banano cultivado las flores masculinas raramente contienen polen y hay abundante secreción de néctar en ambos sexos, haciendo que la inflorescencia sea atractiva a una variedad de animales (murciélagos, aves, hormigas, abejas, avispas, y otros insectos). Las dos especies progenitoras parecen estar adaptadas a la polinización por murciélagos.

El tiempo entre la aparición de las flores hasta la cosecha del fruto es alrededor de 90 días. La polinización es superflua en bananos cultivados, y por la partenocarpia vegetativa se produce un fruto sin semillas. Las manchas pequeñas negras en el centro de la fruta son óvulos viejos, abortados desde hace mucho tiempo. En algunos clones (v.g., Gros Michel) hay una fertilidad remanente, aunque muy baja, y si hay diploide macho fértil, se produce aproximadamente una semilla por infrutescencia.

Se puede decir que el banano doméstico es una especie ecológicamente exigente que requiere humedad abundante, temperaturas altas y un suelo con suficientes nutrimentos. Si se cultivan los bananos sin rotación en la misma tierra durante algún tiempo, es común encontrar en el suelo una deficiencia de minerales bastante pronunciada (calcio, hierro, magnesio, nitrógeno, fósforo, potasio, y cinc). Por lo general, el banano requiere mucha agua aunque la contribución del genoma de *M. balbisiana* le confiere cierto grado de resistencia a la sequía.

Hay dos enfermedades mayores que atacan al banano: la enfermedad de Panamá y la enfermedad de Sigatoka. La enfermedad de Panamá es producida por *Fusarium oxysporum* que se encuentra en el suelo y que ataca

primero las raíces, penetrando al cormo y sube por los tallos hasta las hojas. Los cormos atacados generalmente se manchan de púrpura y las hojas se tornan amarillas y luego se doblan. No hay control eficaz contra la enfermedad, y se le ha combatido únicamente sembrando cepas resistentes.

La enfermedad de Sigatoka (el manchado de hojas) también es fungosa, causada por *Mycosphaerella musicola*. Primeramente aparecen manchas amarillentas en las hojas tiernas, seguido de lesiones grandes amarillentas con los centros en descomposición, paralelas a las venas laterales. La enfermedad causa la maduración prematura del fruto y baja la productividad pero muy rara vez mata la planta.

A finales de la época húmeda vital se producen ascósporas de *M. musicola* y son dispersadas por el viento. Entran en la hoja a través de los estomas y requieren por lo menos una película fina de agua para germinar. Los conidióforos se producen durante toda la época húmeda y son dispersados por el agua. Para aquellos cultivares resistentes a la enfermedad de Panamá, la Sigatoka es la enfermedad más seria que deben afrontar. Se controla principalmente por fumigación aérea de aceite mineral.

Hay más de 200 especies de insectos que atacan el banano, siendo la más importante el gorgojo del banano, *Cosmopolites sordidus* (taladro, o taladrador del banano). Nativa del sureste de Asia, esta especie se ha distribuido en todo el mundo por el hombre. Los huevos son depositados en la base del tallo y la larva hace túneles en el tallo en donde pupa.

En Costa Rica, se cultiva el banano en dos formas: en plantaciones o aisladamente. Las plantaciones grandes están en manos de United Brands (en la costa oeste) o Standard Fruit (en la costa este). Aunque muy extensas, la plantación de banano es un hábitat ecológico que ha sido muy poco estudiado y la casi universal siembra de matas de banano en los jardines también ha recibido poca atención desde un punto de vista ecológico.

Como un elemento de amplio espectro de ecología humana uno puede apenas encontrar una planta más importante. Desde su uso como un cultivo casero de subsistencia a su papel en la política internacional (McCann 1976), el banano ha dejado su huella en la ecología humana a través de Latinoamérica. Si se estudia la ecología humana a cualquier nivel en Latino América es probable que el banano revista un papel importante.

McCann, T. P. 1976. *An American company: The tragedy of United Fruit*. New York: Crown.

Purseglove, J. W. 1972. *Tropical crops: Monocotyledons*. Vol. 1. New York: John Wiley.

Simmonds, N. W. 1962. *The evolution of the bananas*. London: Longman.

GANADERIA DE CARNE

J. J. Parsons

La ganadería ha sido siempre una de las ocupaciones más prestigiosas de América Latina y Costa Rica no es una excepción. Pero, fue únicamente con la inauguración en gran escala de la exportación de carne deshuesada y congelada en los últimos 20 años que la industria ganadera del país ha tomado sus actuales proporciones. Hoy día, la exportación de carne es sobrepasada únicamente por el café y el banano como productora de divisas. El hato nacional en 1979 se acercaba a los dos millones de cabezas, aproximadamente igual a la población humana del país y se ha duplicado en más de 20 años. La raza original criolla fue sustancialmente mejorada por el ganado Cebú (figs 6.3), Charolais, Shorthorn, Hereford, y otras razas. Costa Rica se ha convertido recientemente en exportador de sementales de cría de muy alta calidad a los otros países de la América Tropical.

La provincia de Guanacaste, con su larga estación seca, tradicionalmente ha sido el corazón de la industria ganadera costarricense y aun contiene más de una tercera parte del ganado del país. Las grandes haciendas están mejorando sus potreros con pastos africanos importados, a la vez que están adoptando las cercas, el pastoreo rotativo, la alimentación suplementaria, y programas sanitarios que han aumentado grandemente la productividad. Un proyecto de irrigación para anegar 125.000 ha en las llanuras del Río Tempisque, es representativo de una corriente hacia un uso más intensivo de la tierra en ésta, la más progresiva área en América Central.

El inicio de la exportación de carne a los mercados de los Estados Unidos, en 1957, produjo en la industria un incentivo económico de mayor escala. Los ganaderos, casi siempre provenientes de la élite adinerada, tomaron sus ojos hacia las nuevas zonas de colonización, en donde los cultivos de subsistencia y el café habían sido el principal foco del uso de la tierra. Conforme se abrieron nuevos caminos hacia el Valle de El General y Coto Brus, a Turubares, Puriscal, y Parrita, a San Carlos y a los nuevos frentes de colonización de Sarapiquí y Arenal, estas áreas se tornaron, poco a poco, en potreros. Únicamente la Vertiente Atlántica, mucho más lluviosa, se libró de la inundación de los ganaderos. En una década, entre 1963 y 1973, el área de potreros de Costa Rica aumentó en un 62%, gran parte en terrenos sumamente agrestes, de pendientes muy pronunciadas, que mejor hubieran permanecido en forma de bosques, aunque fuera solo por la protección de las cuencas. Hoy día alrededor de 70% de las tierras agrícolas del país están en potreros, y se siguen destruyendo los bosques, a una tasa de cerca de 52,000 ha por año (Departamento de Aprovechamiento Forestal). A menos que se apliquen frenos institucionales, sobre este comportamiento que está perjudicando al país, dentro de unos 20 años los bosques vírgenes de Costa Rica habrán sido destruidos totalmente.

Esta carrera hacia la ganadería se ha visto alentada por los préstamos a bajos intereses del Sistema Bancario



Fig. 6.3 Hembra adulta de *Bos indicus* (variedad Cebú) y su ternero en un potrero encharalado a la mitad de la estación seca, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto, D. H. Janzen).

Nacional y además fomentada por la Agencia para el Desarrollo Internacional (AID), el Banco Mundial, y otras instituciones internacionales de desarrollo similares. Más de la mitad del ganado que se sacrifica cada año en Costa Rica va hacia los mercados extranjeros. El país se ha convertido en el principal exportador de carne en América Latina con un 5% de todas las importaciones de carne hacia Estados Unidos, en 1977 (un porcentaje bastante mayor viene desde Australia y Nueva Zelandia). Además de las 30.000 toneladas colocadas en el mercado norteamericano bajo el sistema de cuotas establecido por el Congreso, hay otros mercados que empiezan a desarrollarse. En 1977, Venezuela, por primera vez, se convirtió en una mayor salida para la carne costarricense, con una cuarta parte del total de las ventas.

Los embarques a Israel también fueron importantes. Originalmente toda la carne se embarcaba en furgones refrigerados desde los mataderos de San José y Barranca, por la carretera Interamericana, a los puertos del Caribe en la costa de Guatemala. De ahí seguía junto a carnes de otras repúblicas centroamericanas, a Tampa o a Puerto Rico. Recientemente se han inaugurado los embarques marítimos desde Puerto Limón, conforme mejoran las facilidades portuarias y las vías de comunicación con el interior del país.

Aunque el auge de la cría de ganado para la exportación ha tenido un fuerte apoyo por parte del gobierno, sus consecuencias ecológicas y humanas han estado bajo un creciente escrutinio. Paradójicamente, a pesar del aumento del tamaño del hato ganadero de la nación, el consumo anual *per cápita* de carne en Costa Rica bajó de 27 a 19 libras entre 1962 y 1972. De estos números se pueden excluir, sin embargo, las vísceras como el hígado, los riñones, el mondongo, la lengua, y los sesos que son de bajo precio y una fuente importante de proteína animal para muchos consumidores que no pueden pagar la carne roja. El balance de pagos de Costa Rica puede haber mejorado y los ganaderos pueden haber prosperado (aunque siempre se quejan de los precios bajos de los novillos que se venden para la exportación) el hombre de la calle parece no estar beneficiándose por este cambio hacia la ganadería. Al mismo tiempo, al país se le está destruyendo mucho de su cubierta vegetal original. Ha sido por la buena fortuna de sus habitantes aborígenes, como observó Alexander Skutch que no conocieron la ganadería doméstica, de modo que no tuvieron el incentivo de convertir los bosques en potreros. Hoy día, la ganadería domina mucho de la zona rural, sobre todo en las tierras calientes de las bajuras del Pacífico Seco. No sólo es rentable sino también es una actividad prestigiosa dentro del sistema de valores

latinoamericano. Es, además, un modo de vida al cual es relativamente fácil entrar. La clase reinante cafetalera que por tanto tiempo controló el país, progresivamente ha sido suplantada por "la burguesía de los ganaderos".

El impacto ecológico de la expansión de la ganadería ha sido incalculable, promoviendo serios problemas de erosión de suelos, agotamiento de nutrientes y compactación del suelo. También vienen serios males sociales, tales como el flujo intensificado de gente, desde los campos hacia las ciudades y la disminución de la producción de los cultivos de consumo tradicionales. Nuestros pequeños agricultores tienden a ser despojados de sus terrenos, en donde la ganadería se hace dominante, puesto que se requiere menos mano de obra para el manejo del ganado. El agricultor pequeño generalmente se dedica a los cultivos de subsistencia en los primeros años después de haber limpiado una área, luego vende sus terrenos agotados a la siempre creciente industria ganadera, trasladándose a colonizar otras áreas de bosque virgen. Con la pérdida de la estructura del suelo y las raíces estabilizadoras, la erosión en las áreas de alta precipitación puede lavar más de 100 libras de suelo fértil por hectárea por año hacia el mar. Por las inundaciones destructoras que han azotado frecuentemente las bajuras de Costa Rica (v.g., octubre 197° en la zona sur; noviembre 1977 en Guápiles) generalmente se puede culpar a la creciente ganadería que está invadiendo todo el país.

Hay una aprensión constante del deterioro ecológico irreversible que la ganadería extensiva puede dejar como secuela. Las técnicas de producción más intensivas podrían, sin duda, aumentar grandemente los rendimientos y eliminar la necesidad de la destrucción continua de los bosques. La prensa de San José ha estado repleta de reportes de lo que está pasando, y los políticos, así como el público, en general, se están dando cuenta de la amenaza que existe para el país entero; los conservacionistas como Joseph Tosi y Ricardo Quesada han dicho que "la aparentemente inofensiva vaca de carne es la culpable del ciclo ecológico destructivo que está estrangulando a Costa Rica" (*Tico Times*, 3 de noviembre de 1978). Las consecuencias potenciales de esta "revolución de los pastizales" que la industria ganadera en expansión ha provocado, en Costa Rica y en otras partes de los trópicos americanos, debe ser de una mayor preocupación para todos aquellos que se identifican con los ideales y los propósitos de la Organización para los Estudios Tropicales (OTS).

Myers, N. *The sinking ark*. 1979. Oxford and New York:

Pergamon Press. (Chaps. 9 and 10 are on Costa Rica.) Nations, J. D. 1980. Tropical moist forest destruction in Middle America: Current patterns and alternatives. A report to the Tinker Foundation and the Inter-American Foundation. Mimeographed.

Parsons, J. J. The spread of African pasture grasses into the New World tropics. 1972. *J. Range Manag.* 20:13-17.

———. 1976. Forest into pasture: Development or destruction? (With commentary by Joseph A. Tosi, Jr.) *Rev. Biol. Trop.* 24, Suppl. 1:121-38.

"Sacred cow" causing ecological disaster in Costa Rica, local experts say. 1978. *Tico Times*, 3 November.

Shane, D. R. 1980. *Hoofprints on the forests: The beef cattle industry in tropical Latin America*. Washington D.C.: Department of State.

West, R. C. 1976. Recent developments in cattle raising and the beef export trade in the Middle American region. *Actes du XLII Congrès International des Americanistes* (Paris) 1:391-402.

FRIJOLES NEGROS

D. H. Boucher

Phaseolus vulgaris es una hierba anual de la subfamilia *Papilionoideae* (o *Faboideae*) de las Leguminosas. Crece bajo una variedad grande de condiciones pero se da mejor en las regiones frescas con 1.000 mm o más de lluvia anual. La planta tiene guías y trepa fácilmente; se cultivan ambas variedades, el trepador o el tipo arbustivo. Las flores son autopolinizadas, retorcidas en 360° o más su pétalo quilla, que encierra las anteras. La florescencia empieza generalmente alrededor de 35 a 40 días después de la germinación, y la maduración (para frijoles secos) se alcanza a los 80 ó 90 días. Las semillas (fig. 6.4) son ricas en proteínas y tienen una composición de aminoácidos comparable a la de la mayoría de los cereales, que son bajos en lisina. En Costa Rica se consumen tanto los frijoles negros como los rojos, siendo de mayor valor los rojos. Los frijoles negros generalmente crecen mejor que los rojos en las áreas de bajuras (Rachie y Robert 1974). Se conocen cientos de variedades de frijoles, cada una con características específicas tales como: el color de la semilla, hábito de crecimiento, tiempo de maduración, y la resistencia a enfermedades y plagas.

P. vulgaris es simbiótico con bacterias fijadoras de nitrógeno (del grupo de inoculación cruzada) *Rhizobium*

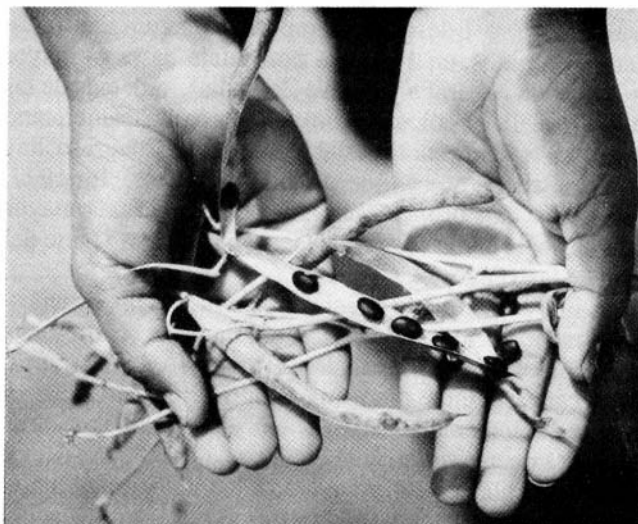


Fig. 6.4 Frutos maduros de *Phaseolus vulgaris* que, al secarse, se abre la vaina. Potrerillos, Guanacaste, Costa Rica (D. H. Janzen).

phaseoli, de rápido crecimiento que se da mejor en suelos de pH alto a moderado. El *Rhizobium*, que es aeróbico, puede vivir saprofiticamente en el suelo, pero se multiplica muy rápido cuando se siembra la especie leguminosa apropiada y entra en la planta a través de los pelos radicales. Se necesita de una a muy pocas bacterias generalmente para producir la nodulación en una mata de frijol bajo condiciones normales (Vincent 1970). Las bacterias viven dentro de las raíces, en nódulos más o menos redondos, de un color rosado, debido al pigmento de leghemoglobina que las bacterias usan en su transporte; fijan el nitrógeno atmosférico que es absorbido por la planta y a su vez reciben carbohidratos para sus requerimientos energéticos. Una mata de frijol generalmente tiene desde 100 a 1.000 nódulos, con un total de peso nodular de cerca de 5 g. Una estimación del total de nitrógeno fijado por un monocultivo de frijoles durante la estación de crecimientos es de 45 kg/ha; para el trébol* es de tres o cuatro veces más en la misma área (Russell 1973). Además, la mayoría de nitrógeno fijado por los nódulos de la mata se pierde con la cosecha del frijol seco, al contrario de lo que sucede con otras plantas, como es el caso de las leguminosas perennes, la importancia agrícola del mutualismo de la nodulación de *Rhizobium* en el frijol es la producción de semillas de alto contenido proteínico y no el enriquecimiento del suelo. La nodulación se reduce generalmente a altos niveles de nitrato en el suelo, controlando presumiblemente la planta la formación de nódulos, de acuerdo con la eficiencia relativa de diferentes maneras de obtener el nitrógeno. De modo que las respuestas a la fertilización de nitrógeno son generalmente menos importantes para los frijoles que para los granos.

En Costa Rica y en la mayoría de los países de América Latina los frijoles son un cultivo doméstico, cultivados en su mayoría en parcelas pequeñas (menores de 5 ha) y a menudo en policultivos con maíz (CIAT 1975, 1976; Moreno 1977). Se les puede cultivar en todo el país (y así se hace), pero la producción comercial está limitada en su mayoría a elevaciones medianas con una estación seca definida, tal como en la Meseta Central y los valles de Coto Brus y Arenal. La producción de subsistencia generalmente está compuesta por variedades rastreras criollas asociadas con maíz, mientras que en las fincas mayores se producen frijoles comercialmente en monocultivos de las variedades arbustivas, que pueden ser sembradas a altas densidades (250.000-400.000 plantas por ha) y son cosechadas a máquina. En los países en donde la producción mecanizada predomina (v.g., Chile, Estados Unidos) generalmente tienen rendimientos de 1.100 a 1.500 kg/ha o más, mientras que el promedio para América Latina en 1971 fue de 620 kg/ha (CIAT 1975). El rendimiento para Costa Rica durante esta fecha fue de 403 kg/ha (FAO 1978); los números para 1955 y 1963 fueron 320 y 390 kg/ha, respectivamente. En este último año, 43.811 ha fueron sembradas de frijoles en Costa Rica, comparadas con

81.200 ha por café y 53.053 por maíz (Committee for the World Atlas of Agriculture 1969). En las estaciones experimentales generalmente se tienen rendimientos de cerca de 3.000 kg/ha y más y se ha visto más de 5.000 kg/ha con frijoles de tipo rastrero cultivados en marcos de alambre, sembrados a densidades de más de 1.000.000 de plantas por hectárea (CIAT 1975). El rendimiento de los frijoles en América Latina ha aumentado menos que los cereales en los últimos 20 años.

El factor biológico más importante que limita el crecimiento y el hábito de la producción comercial parecen ser las enfermedades. Entre las mayores enfermedades en Costa Rica están el virus del mosaico común de frijol (CBMV), el virus de mosaico amarillo, la maya común (*Xanthomonas*), el tizón (*Uromyces*), las antracnosis (*Colletotrichum*), y el "mildiú polvoso" (*Erysiphe*). Aunque varias de estas enfermedades son transmitidas por la semilla, se usan muy poco las semillas certificadas libres de enfermedades (CIAT 1975). En las semillas recogidas de 77 fincas de Costa Rica para un ensayo, Sánchez y Pinchinat (1974) encontraron una germinación de únicamente un 68%. Una de las supuestas ventajas del policultivo es la reducción de las pérdidas por enfermedades, aunque este problema no es sencillo. Por ejemplo Moreno (1977) encontró una incidencia mayor de la mancha angular de la hoja (*Isariopsis griseola*) en policultivos con maíz pero reducida en policultivos con camote o yuca, en comparación con los monocultivos. Las plagas de insectos más importantes en Costa Rica son *Empoasca*, *Diabrotica*, y los gusanos cortadores (CIAT 1975). Las pérdidas causadas por gorgojos también pueden ser un problema de mayores proporciones.

En depósitos arqueológicos, que datan desde más de 6.000 años, se han encontrado frijoles con maíz; y el teozinte en México es muy similar, de modo que es muy probable que la dieta básica en el Nuevo Mundo durante 1.000 años fue de frijoles y cereales. En Costa Rica en la actualidad los frijoles y el arroz constituyen alimentos básicos de la clase trabajadora sea rural o urbana. Los frijoles se cuecen dejándolos en agua durante toda la noche y después se hierven durante varias horas. Se les puede moler o hacer fritos con arroz (gallopinto, moros y cristianos). El precio de los frijoles lo fija el Gobierno de Costa Rica, y gran parte de la cosecha la compra el Consejo Nacional de Producción que la vende en sus *expedios*. En años recientes, se ha visto la necesidad de importar grandes cantidades de frijoles, generalmente de México, Honduras, o alguno de los otros países centroamericanos, mientras que en otros años ha habido excedentes. El aumento en el precio fijado por el gobierno así como el acaparamiento y la especulación son frecuentemente temas de interés en la política costarricense. Se considera a los frijoles como uno de los granos básicos y como tal han sido el foco de programas de desarrollo, y ha habido aumentos de 40% en la producción por año en la América Latina en general (CIAT 1975). En verdad, hay una brecha enorme entre los rendimientos actuales y entre aquellos de las estaciones de experimentación y en otros países. Sin embargo, la falta de acceso al capital por los campesinos, que son los produc-

* N. del E. Trébol, *Trifolium* spp (Leguminosae). En Costa Rica se llama trébol a las especies de *Oxalis* (Oxalidáceae).

tores principales del continente, es un factor fundamental y limitante en el potencial para aumentar la producción.

- Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). 1975. *Programa de sistemas de producción de frijol*. Series FS-5 Cali, Colombia: CIAT.
- . 1976. Estabilidad de producción en el sistema de frijol/maíz asociado. *Noti-CIAT*, ser. AS-1, pp. 1-2.
- Committee for the World Atlas of Agriculture. 1969. *World atlas of Agriculture*. Vol 3. Americas. Novara, Italy: Istituto Geográfico de Agostini.
- Food and Agriculture Organization (FAO). 1978. *Production yearbook, 1977*. Vol. 31. Rome: FAO.
- Moreno, Raúl A. 1977. Efecto de diferentes sistemas de cultivo sobre la severidad de la mancha angular del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.), causada por *Isariopsis griseola* Sacc. *Agron. Costarricense* 1:39-42.
- Russell, E. W. 1973. *Soil conditions and plant growth*. 10th ed. London and New York: Longman.
- Sánchez, F. R., and Pinchinat, A. M. 1974. Bean seed quality in Costa Rica. *Turrialba* 24:72-75.
- Vincent, J. M. 1970. *A manual for the practical study of root-module bacteria*. Oxford: Blackwell Scientific.

CACAO

M. Hansen

Se cree que el árbol del cacao, *Theobroma cacao*, que hoy es un cultivo de exportación importante en todos los trópicos, tuvo su origen en el Amazonas, en las vertientes ecuatoriales orientales de los Andes, y ha sido cultivado por los indígenas desde México hasta la parte sur de Costa Rica por más de 2.000 años (León 1968). Muchas de las culturas creían que la planta venía directamente de los dioses, de ahí el nombre de *Theobroma*, que quiere decir "alimento de los dioses". Es la base para bebidas tanto calientes como frías y de una pasta, y también se usó como dinero por muchas sociedades incluyendo los Aztecas y los Mayas. Se cree que fue introducido a Costa Rica desde México por los Nahuas en el año 1350 de nuestra era*. Después de la conquista española, a mediados de los años 1500, el cacao se convirtió en el cultivo económicamente más importante del país. Y aún en los años de 1400 se usaban las semillas como cultivo importante de exportación, de modo que a finales de 1800 la producción de cacao había desaparecido casi totalmente. Sin embargo, en 1944 se sembró de nuevo el cacao en las bajuras del Atlántico y aumentó la producción hasta que en 1968 Costa Rica llegó

* N. del E. En excavaciones recientes, los arqueólogos y paleobotánicos han identificado semillas de cocos de más antigüedad.

a ser el mayor productor y exportador del cacao en América Central con un 1% de la producción mundial (Blutstein *et al.* 1970). Los mayores productores, sin embargo, son Ghana, Brasil, y Nigeria.

Ecológicamente *T. cacao* es un árbol pequeño de sotobosque de los bosques perennifolios de las bajuras tropicales con muy poca estacionalidad. Es típicamente tropical, con la mayoría de las áreas la producción entre 10° norte y 10° sur de latitud. Es extremadamente tolerante a la sombra y a la alta humedad, y generalmente crece en bosquecillos a las orillas de los ríos. Requiere humedad durante todo el año y se le debe cultivar en áreas con más de 150 cm de lluvias anuales, muy bien distribuidas, para que en ningún mes haya una precipitación menor de 10 cm. El óptimo de temperatura es de 20-24 °C, con un mínimo no menor de 15 °C y una muy baja fluctuación estacional o diurna. La mayoría del cultivo ocurre en altitudes menores de 300 m, aunque se le cultiva a 1.000 m de altura en Colombia y Venezuela. En Costa Rica, la mayoría de *T. cacao* se encuentra en las bajuras del Atlántico con 89% de la producción en la provincia de Limón, especialmente en las vecindades de las ciudades costeras de Limón y Cahuita (Blutstein *et al.* 1970).

El árbol de cacao generalmente es de 6-8 m de alto, aunque algunos cultivares de África Occidental y Ecuador alcanzan de 12 a 14 m. La forma de crecimiento es bastante característica, ya que es el árbol que tiene ramas dimórficas fuertes. Cuando se le cultiva a partir de semilla, hay un tallo con hojas que crece hasta que alcanza aproximadamente 1,5 m de altura, entonces termina el crecimiento vertical, y el mesistema apical se divide en 3-5 ejes que desarrollan sus ramas verticales creando un efecto plano en forma de abanico llamado horqueta. Las ramas laterales a menudo se ramifican en forma casi horizontal. El crecimiento hacia arriba continúa cuando una yema axilar, situada justamente debajo de la horqueta, se desarrolla en una ramificación vertical lateral llamada chupón y cuyo meristema apical a su vez se descompone en tres a cinco piezas formando otra horqueta. Puede haber de cuatro a seis estratos de ramas.

Las ramas laterales y verticales se diferencian según crecen las hojas en los tallos. Las hojas de las ramas verticales emergen en un patrón de tres a ocho (cada grupo de ochos hojas consecutivas representa tres rotaciones alrededor de la rama) mientras que aquellas en las ramas horizontales emergen en un patrón de 1 a 2. También se puede ver esta diferencia en el patrón de ramificación en los árboles propagados vegetativamente. Si uno usa ramas laterales para la propagación, el árbol tendrá un crecimiento en forma de abanico. Las ramas verticales, o chupones, producen árboles con la misma forma de crecimiento que la del árbol cultivado por semilla.

El tipo de propagación, ya sea por semilla o vegetativamente, también afecta la forma de crecimiento del sistema radical. Si un árbol se cultiva de semilla habrá una raíz principal hasta 2 m de largo, si las condiciones del suelo son buenas y la tabla de agua no es muy alta. Las raíces axilares o secundarias ocurren principalmente a los 20 cm de superficie y a menudo son altamente ramificadas

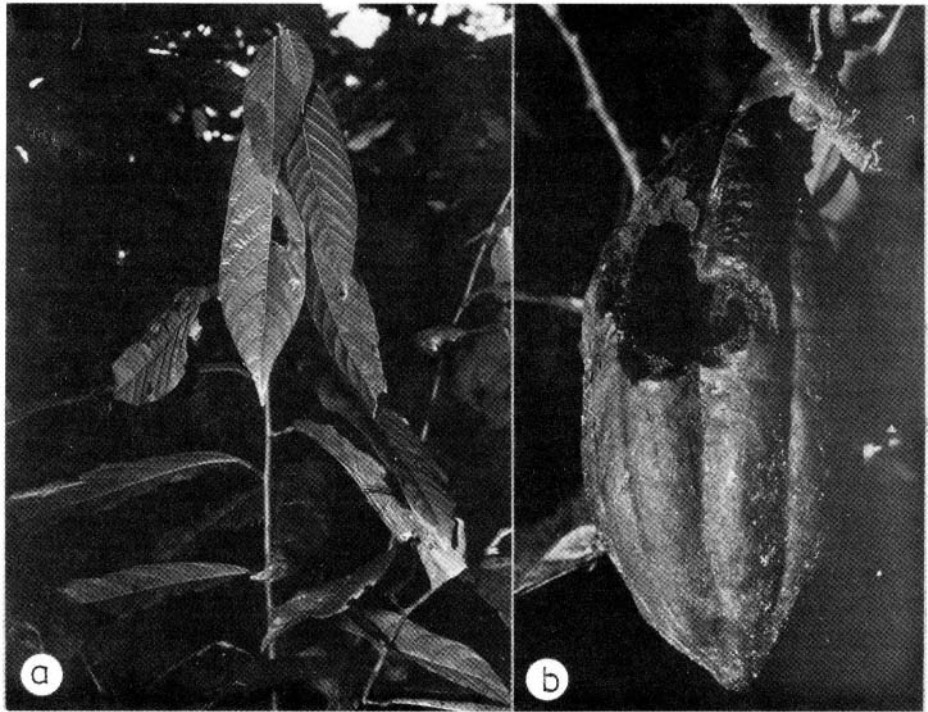


Fig. 6.5 *Theobroma cacao*. a) hojas nuevas de color rojo colgantes hacia abajo, las hojas mayores de color verde en posición horizontal. b) frutos maduro (cápsula) con un hueco roído por una ardilla en busca de la pulpa o de las semillas. Finca La Selva, Sarapiquí, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

y hasta de 5 a 6 m de largo, formando una trama densa de raíces superficiales. Cuando los árboles se propagan vegetativamente les falta la raíz principal; el sistema radical es principalmente superficial y ramificado de manera profusa.

T. cacao es caducifolio y las hojas nuevas brotan de dos a cuatro veces al año, en manojos, sobre las ramas laterales; las hojas generalmente se caen después de dos brotes. Las hojas maduras son simples, glabras, de color verde intenso y básicamente oblongas, con un tamaño promedio de 10 a 20 cm de largo y de 5 a 12 cm de ancho; las hojas que crecen a la sombra, en la parte interior del árbol son más grandes que las que crecen al sol en el dosel. Los pecíolos varían de 1 a 5 cm, siendo más largos para las hojas de los chupones que para aquellos en las ramas laterales. Las hojas nuevas son generalmente rojizas, debido a grandes cantidades del pigmento antocianina, cuelgan al iniciar su crecimiento (fig. 6.5a). Se cree que ambos atributos son adaptaciones para minimizar el daño causado a las hojas jóvenes por la luz solar excesiva.

Las hojas adultas, así como las nuevas, pueden elevarse y bajarse desde una posición casi horizontal a una casi vertical de acuerdo con la cantidad de luz solar. Conforme aumenta la luz solar, las hojas generalmente empiezan a mayarse según la intensidad. En cada extremo del pecíolo, ya sea distal o terminal, hay un pulvínulo, o área de células esponjosas especializadas que pueden cambiar el grado de turgencia, y que son las responsables del movimiento de la hoja. En general, los pulvínulos son mucho más escasos en las plantas de zonas templadas que

en las tropicales y muy comunes en familias tales como las leguminosas.

La inflorescencia parece salir directamente desde el tronco principal y de las ramas laterales, una condición que se conoce como "cauliflora". Las inflorescencias siempre están en las partes mayores del árbol y nunca en los crecimientos nuevos. Se les considera cimas reducidas y pueden contener de 40-60 flores hermafroditas pequeñas, sin olor, de 6-8 mm de largo con un pedicelo de 1-1.5 cm de largo. Cada uno de los pétalos contiene dos guías moradas, en forma de copa, en la base. Las anteras se encuentran en estas bolsas y los estigmas están rodeadas por los tubos estaminales o estaminoides, haciendo que la polinización sea difícil. Los ceratopogónidos se alimentan de estos estaminoides y de sus guías y se cree que son los polinizadores, aunque hay otros insectos que también pueden ser los polinizadores. La polinización ocurre temprano en la mañana, las flores se caen en 24 horas si no hay polinización y hay una gran producción de flores, pero la polinización exitosa es muy baja, de 2 a 3% a principio de la florescencia que se aumenta durante el resto de esa estación. Muy pocas de las flores polinizadas producirán fruto.

Los frutos (fig 6.5b) son de 10 a 30 cm de largo y se desarrollan de 4 a 5 meses después de la fertilización y, una vez alcanzado su máximo crecimiento se llevan otro mes para madurar. Aunque el cacao se produce durante todo el año, la principal cosecha es cerca del final de la época seca, y dura de noviembre a febrero en Costa Rica. Los frutos son muy variables en forma, textura superficial y color, según el tipo de cultivar, la forma es de esférica a oblonga,

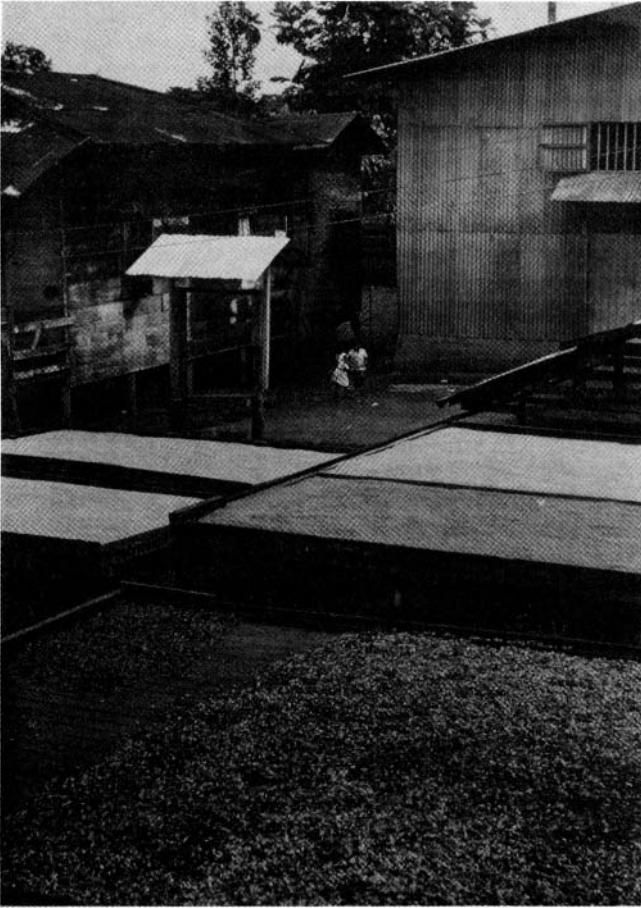


Fig. 6.6 Semillas y pulpa de *Theobroma cacao* secándose y fermentándose en una bandeja grande (primer plano), montada en rieles que se meten bajo techo cuando llueve. La Lola, provincia de Limón, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

con los extremos puntiagudos o romos y la superficie de lisa a rugosa. Algunos cultivares tienen cinco estrías longitudinales y en otros diez. Los frutos inmaduros son blancos, verdes, o rojos que se tornan verdes, amarillos, rojos, o morados conforme van madurando, de nuevo dependiendo de la variedad. En Costa Rica la variedad predominante es llamada criolla y es oblonga con las extremidades puntiagudas, que se tornan de verde a amarillo o rojo conforme madura. En el centro de la mazorca hay de 20 a 60 semillas ovaladas. En el fruto maduro, las semillas están envueltas en una sustancia mucilaginosa (fig 6.6) que debe eliminarse por fermentación antes que se tuesten y beneficien las semillas para convertirlas en cacao o chocolate. La dispersión se lleva a cabo por mamíferos pequeños y por monos, que perforan la mazorca y se comen la pulpa azucarada, dejando atrás las semillas.

En el cacao hay muchas plagas y enfermedades que atacan todas las partes de la planta. Hill (1975) reconoce unas 22 plagas de insectos mayores y menores, además de los muchos insectos que se sabe atacan a *T. cacao* pero que no causan grandes daños y ni afectan mayormente la producción. Además hay once virus, bacterias, y hongos que pueden causar problemas mayores (Frohlich *et al.*

1970). En Costa Rica, las principales plagas son la enfermedad negra de la mazorca, la podredumbre negra de la raíz, la enfermedad de "la escoba de la bruja" y los taladradores del cacao ("thrips"). La enfermedad de la mazorca negra es causada por un hongo (ficomicete), *Phytophthora palmivora*. Primero aparece una mancha pardo oscura, en cualquier parte de la mazorca, que se extiende gradualmente hasta que toda la mazorca se torna color pardo. Tanto los tejidos internos como la semilla muestran despigmentaciones parduscas y conforme progresa la enfermedad, las mazorcas se tornan negras, se arrugan y caen del árbol. Si el hongo pasa a través del pecíolo produce manchas pardas esponjosas, o "chancros", en la cáscara del fruto. La podredumbre negra de la raíz, causada por el hongo *Rosellinia pepo*, es un problema grave en América Central; se inicia en forma de una capa de micelio gris en las raíces. La enfermedad de la escoba de la bruja, causada por el hongo *Marasmius perniciosus* ataca las flores, los frutos, y en las ramitas, produce un engrosamiento característico que les da un aspecto de escoba. También causa un engrosamiento de los pedicelos florales con la consiguiente deformación de los frutos. Estas tres enfermedades fungales no matan al árbol aunque sí pueden malograr toda la cosecha. Los taladradores del cacao, *Selenothrips rubrocinctus*; insectos de apenas 1 mm de largo, sí pueden matar el árbol. Estos insectos se alimentan en la parte inferior de las hojas causando que se marchiten levemente y se tornen de color herrumbre. También pueden tener muchas manchas negras causadas por las excretas de este insecto. Ya que los insectos son partenogénéticos y producen cerca de diez generaciones por año, así los estadios motiles (larvas y adultos) raramente se dispersan, empeorando las infestaciones con el tiempo. Las poblaciones aumentan, y eventualmente las hojas caen del árbol desde los extremos distales, quedando las ramas desnudas en su totalidad y el árbol finalmente muere. Los *thrips* también causan que los frutos se tornen pardo-amarillentos, haciendo dificultoso determinar su estado de madurez, lo que a su vez causa problemas durante la cosecha.

Blutstein, H. I.; Anderson, L. C.; Betters, E. C.; Dombrowski, J. H.; and Townsend, C. 1970. *Area handbook for Costa Rica*. Washington, D.C.: American University.

Hardy, F. 1960. *Cacao manual*. Turrialba: IICA

Hill, D. 1975. *Agricultural insect pests of the tropics and their control*. New York: Cambridge University Press.

Frohlich, G.; Rodewald, W.; et al. 1970. *Pests and diseases of tropical crops and their control*. Oxford: Pergamon Press.

León, J. 1968. *Fundamentos botánicos de los cultivos tropicales*. San José: Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA.

Purseglove, J. W. 1968. *Tropical crops: Dicotyledons*. Vol. 1. New York: John Wiley.

FRUTAS CITRICAS (LIMA, LIMON, TORONJA, MANDARINA, NARANJA)

C. R. Carroll

La domesticación de las frutas cítricas probablemente comenzó en las laderas meridionales de los Himalayas en el noreste de India y de Birmania. Los progenitores de las naranjas y mandarinas modernas se dispersaron al norte, hacia la China, mientras que los de los limones y cítrones se dispersaron al sur, hacia la región de Malasia (Ziegler y Wolfe 1975). Desde estos dos centros de distribución, varias frutas cítricas irradiaron a través del mundo tropical y subtropical. El nombre español *naranja* viene del sánscrito *nagarunga* y del persa *naranj*. Las naranjas y los limones fueron traídos a la América Latina por los primeros viajeros españoles y portugueses. Los limones son especialmente productivos en la América Latina siendo México el mayor productor del mundo.

En Costa Rica no se exportan los cítricos y es raro ver plantaciones de más de unas pocas docenas de árboles. Solamente en la Meseta Central se ven siembras de varios cientos de árboles. Mucho más común es ver los árboles cítricos, o generalmente limones y ocasionalmente naranjas, formando parte de las huertas caseras pues un árbol normalmente tiene suficiente fruta para una familia. Las frutas cítricas contienen, por supuesto, grandes cantidades de vitaminas C y A. En muchas de las dietas del Tercer Mundo hay una deficiencia de esta última vitamina, cuya consecuencia es la ceguera o por lo menos la vista defec-tuosa. La vitamina C es bien conocida como un preventivo para el escorbuto, y también se cree es muy útil para mejorar la resistencia a las enfermedades. Los frutos cítricos maduros pueden permanecer en el árbol durante muchas semanas sin perder su valor nutritivo, lo que es muy importante para las familias campesinas y para quienes el almacenamiento de los alimentos es dificultoso (en los casos extraordinarios en que existan excedentes).

Los árboles cítricos empiezan a cosechar de uno a dos años después de sembrados y toleran una amplia gama de suelos. En los suelos mal drenados, sin embargo, son susceptibles a varias clases de podredumbre en las raíces, ya sea de tipo bacterial o fungosas. Para aumentar la resistencia a estas patógenas se han injertado naranjas dulces y toronjas sobre patrones resistentes de limón. Los árboles cítricos son atacados por una gran cantidad de plagas. Kranz, Schmitterer, y Koch (1977) enumeran más de 50 plagas tropicales de importancia. Varias de las más dañinas en Costa Rica son la mosca mexicana de la fruta (*Anastrepha ludens*, Tephritidae), la mosca negra de los cítricos (*Tylenchulus semipenetrans*, Tylenchulidae), los gusanos de los cítricos (*Planococcus citri*, Pseudococcidae), y las hormigas cortadoras o zompopas (*Acromyrmex* y *Atta* spp., Formicidae).

Las larvas de la mosca de los cítricos causan manchas podridas en la fruta y su caída prematura. La mosca negra de los cítricos y el gusano de los cítricos, a través de su copiosa producción de secreciones azucaradas, pro-

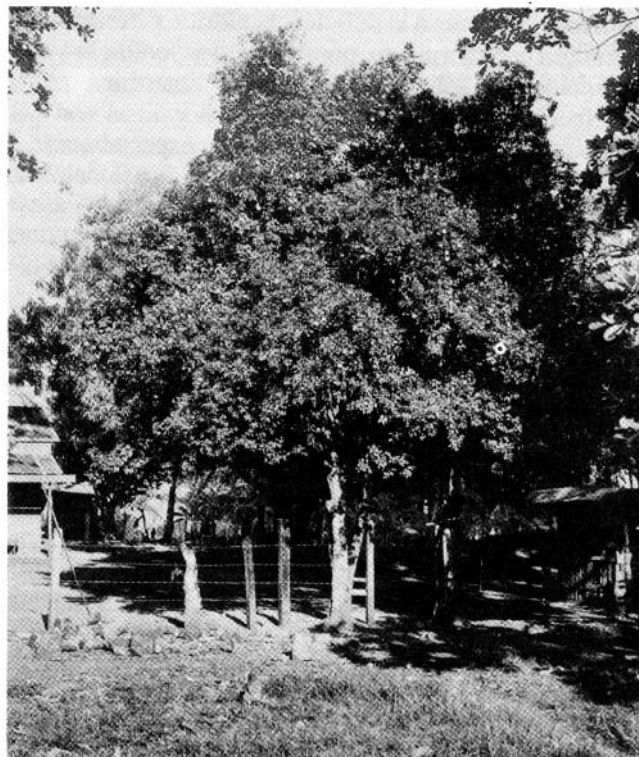


Fig. 6.7 Arbol maduro de *Citrus sinensis* (naranja dulce) en el patio de una casa de Guanacaste, las naranjas maduras se pueden ver en la corona densa (foto, D. H. Janzen).

ducen manchas negras extensas como hollín que interfieren en la fisiología de la hoja y en una merma general de la productividad. Estos dos insectos pueden ser los factores principales que limitan la producción en las tierras húmedas costarricenses de bajura. Ambos son altamente parasitados al menos por cinco especies de avispas, y en otras repúblicas latinoamericanas (Panamá y México), se les controla por medio de estos parásitos. Una variante curiosa de *P. citri* en alguno de los países tropicales del Viejo Mundo ataca las raíces del café y de los cítricos. En el café, un hongo de la raíz a menudo mata el arbusto. En Costa Rica, como en otros países, las hormigas frecuentemente visitan ninfas de las moscas blancas y de los gusanos para recoger sus secreciones azucaradas. En donde las hormigas son particularmente abundantes, sus números pueden evitar la acumulación de estas secreciones sobre la superficie de la hoja y así reducen el daño causado por estas plagas. Sin embargo, muchas especies de hormigas cuidan de estas ninfas por medio de sus agresivas obreras que alejan a los depredadores y a los parásitos de las ninfas y se deshacen de las ninfas parasitadas. De este modo, estas hormigas tienden a aumentar las poblaciones de la mosca negra y de los gusanos. Se debe explorar esta interacción, especialmente en vista del éxito obvio que han tenido las hormigas en el control de otras plagas, en otros árboles tropicales.

El efecto de las dos plagas restantes está muy localizado. Los nemátodos son altamente influenciados por las condiciones del suelo y, en una alta abundancia, producen

síntomas similares a la deficiencia hídrica y mineral. Las hormigas cortadoras son, por supuesto esporádicas ya que su incidencia sobre los cítricos se determina por la distribución de las colonias. Estas hormigas son particularmente atraídas a las cáscaras, especialmente la cáscara interna blanca. Las hormigas ocasionalmente separan la cáscara de la pulpa y dejan la fruta sin cáscara colgando del árbol. Generalmente no atacan a los limones. Mucho más serio es la defoliación que hacen de los árboles jóvenes.

En las grandes siembras comerciales de cítricos, como en California y Florida, se han hecho esfuerzos para controlar las plagas en su gran mayoría a través de plaguicidas químicos. Ya que los plaguicidas eliminan gran parte de los agentes de control biológico y se escogen por su resistencia; los esfuerzos para controlar las plagas en los cítricos se toman cada vez más difíciles y costosos. Esto es particularmente irónico, ya que desde el siglo X, los chinos usaron hormigas sastres (*Oecophylla* sp.) exitosamente, para controlar las plagas de insectos. Recientemente se ha introducido métodos más integrados en el control de plagas en las regiones comerciales de cítricos. Ya que las compañías fabricantes de plaguicidas tienen un historial de promoción irresponsable de sus productos, especialmente en los países del Tercer Mundo, los productores de cítricos de Costa Rica pueden ser particularmente vulnerables a heredar el legado de los problemas de plagas de California y de Florida. El control biológico de plagas debe ser una parte integral de un programa del Ministerio de Agricultura de Costa Rica. En particular, la producción de cítricos, en pequeña escala, se presta para el control biológico, ya que se presenta en una matriz de vegetación diversificada.

Kranz, J.; Schmutterer, H.; and Koch, W. 1977. *Diseases, pests and weeds in tropical crops*. Verlag Paul Parey.

Ziegler, L., and Wolfe, H. 1975. *Citrus growing in Florida*. Gainesville: University Presses of Florida.

COCOS

J. Vandermeer

En donde quiera que uno vaya en los trópicos, se encuentra con un cocotero (*Cocos nucifera*). Aunque es más común verlos cerca de las playas tropicales y por supuesto en mayor cantidad; el cocotero vive en casi cualquier clima tropical. Aunque el ámbito original de la especie es aún asunto de debate, ya en el año de 1492 se encontraba tanto en los trópicos del Viejo Mundo como en los del Nuevo. Sin embargo, a la llegada de Colón se le conocía únicamente del oeste de Panamá en Las Américas y ha alcanzado su distribución pan-tropical dentro de los

tiempos históricos. En Costa Rica, los cocos se encuentran en todos los hábitats de bajuras, pero las grandes plantaciones están situadas únicamente cerca de los océanos. Su existencia es casi siempre el resultado de las siembras por el hombre, aunque se pueden establecer individuos silvestres a lo largo de las costas.

Aunque la especie generalmente se encuentra cerca del mar, de ninguna manera necesita la sal para establecerse satisfactoriamente. Al contrario, parece que la especie es un competidor pobre que vive principalmente en donde las condiciones no son apropiadas para otras especies. Sin embargo, se ha sugerido que ciertas estructuras son particularmente adaptadas a la vida en la playa (Purseglove 1972, p. 452). Las raíces requieren suelos aerados con una fuente continua de agua fresca. Una fuente abundante de agua en el suelo con un alto contenido nutritivo, generalmente cerca de las playas, resulta ser un hábitat excelente. La especie requiere una gran cantidad de sol y no puede tolerar la sombra de otras especies. El cocotero puede crecer en cualquier tipo de suelo siempre que sea bien drenado y bien aerado.

Los cocos tienen un único tronco que es evidente después de unos pocos años de establecido su crecimiento. Es de color pardo grisáceo de 20-40 cm de diámetro y generalmente se inclina hacia la fuente de luz o a favor de los vientos prevalecientes. Los entrenudos son cortos, y hay raíces adventicias en los nódulos más bajos. La altura del tronco aumenta rápidamente hasta que el individuo alcanza la madurez, después de lo cual el crecimiento continúa lentamente hasta que ocurre la senilidad. Cualquier daño al coco se registra como una "cicatriz" permanente y obvia (ya que no tiene cambio), y una reducción de nutrimentos se refleja permanentemente en el encogimiento del diámetro del tronco, de modo que se puede ver mucho de la historia de un individuo por la forma del tronco.

Las hojas son grandes (4 a 5 m de largo) y pesadas, con pecíolos envolventes que canalizan el agua hacia la corona. Las primordios de las hojas se diferencian aproximadamente 30 meses antes de su emergencia y el despliegue total tarda de 4 a 6 meses. Una hoja individual permanece en el árbol de 2.5 a 3 años dependiendo de las condiciones. Como promedio, el árbol adulto tiene de 28 a 36 hojas, y una plántula de uno año de edad tiene de 8 a 10.

La posición de las hojas es espiralada, y cuando uno ve la copa desde abajo, el espiral tiene el sentido de las manecillas del reloj (en cuyo caso las inflorescencias están a la derecha de las bases peciolares) o en el sentido contrario a las manecillas del reloj, (en cuyo caso las inflorescencias están a la izquierda de las bases peciolares). Ya sea que las espirales estén en el sentido de las manecillas del reloj o al contrario, no es un carácter determinado genéticamente. El ángulo entre hojas sucesivas es de alrededor de 140°.

La floración comienza a la edad de 6 a 10 años y sigue con una floración aproximadamente cada mes. La inflorescencia es monoica, con predominio de las flores masculinas. Cada inflorescencia consiste de 40 ramas laterales,

cada una de las cuales contiene de doscientas a trescientas flores masculinas en la porción proximal y una o muy pocas flores femeninas en el extremo distal.

Las flores masculinas se abren antes que las femeninas y su período de floración es de 16 a 22 días. Las flores masculinas depositan el polen sobre el brote y se dispersan cuando éste se abre. La dehiscencia del polen y la apertura de los brotes se llevan a cabo en un día. Las flores femeninas son receptivas durante 24 h pero generalmente no se abren sino hasta que el período de floración de las masculinas en la misma inflorescencia haya terminado, de modo que la polinización cruzada es la regla general.

Aproximadamente, de 50 a 60% de las flores femeninas caen antes de convertirse en fruta. Otra fracción de los frutos cae en forma de nueces inmaduras, llegando a la madurez únicamente de 3-6 frutas por inflorescencia. Seis meses después de la fertilización la fruta alcanza su desarrollo total. De los tres primordios ovulares únicamente uno permanece funcional, los otros dos degeneran. El saco embrional del óvulo funcional se expande y su cavidad central se llena de líquido, (la leche del coco). El endosperma alcanza su madurez total después de 10 meses, y la fruta generalmente madura después de 12 meses.

La dispersión natural de la fruta ha sido un asunto de discusión durante mucho tiempo. Se ha demostrado repetidamente que los cocos pueden atravesar distancias cortas (hasta de 5.000 km), sin perder su capacidad germinativa, es difícil imaginarse distancias excesivamente largas. Por ejemplo, los cocos sobre la cubierta de la balsa de Thor Heyerdahl, la *Kon Tiki*, permanecieron viables después de 101 días pero aquellos bajo cubierta con la acción constante de las olas fueron arruinados por el agua del mar. Los nativos de Polinesia y Malasia llevan cocos como alimento y bebida, como rutina, en sus largos viajes. Frecuentemente siembran los excedentes en cualquier costa que visiten.

La dispersión moderna, por supuesto, se lleva a cabo casi totalmente por la intervención del hombre. La propagación para las plantaciones siempre es por semilla que se siembra en viveros completamente expuestos a la luz del sol. Estos luego se resiembran en plantaciones cuando tienen de 6 a 12 meses. En las plantaciones jóvenes se practica rutinariamente el policultivo con yuca, camotes, maíz. Aunque no es común en Costa Rica, en otras regiones tropicales los cocoteros se siembran con otros cultivos, tanto de árboles (cacao, caucho, mango, marañón, fruta de pan, cítricos) y otros (maíz, banano, caña de azúcar). A veces se establecen potreros en el interior de las plantaciones.

El producto principal del coco es la copra, o sea el endosperma seco de la semilla. El método general de producción consiste en quitar la cáscara (el exocarpo) inmediatamente después de la cosecha. Las nueces peladas (mesocarpo, endocarpo, y la semilla) se pueden almacenar. Luego se abre la nuez y se saca la leche, y las dos mitades se ponen de modo que el endosperma esté expuesto al sol. Generalmente se lleva de 60 a 80 horas de sol para secar el

endosperma. A veces la copra se seca sobre fogatas abiertas o en hornos. La copra contiene de 60 a 68% de aceite y con las técnicas corrientes de extracción es posible un rendimiento del 64%. Al aceite se le clasifica como un aceite comestible e industrial. A temperaturas menores de 24 °C es una grasa sólida de color blanco o amarillento, y a temperaturas más elevadas se derrite formando un aceite incoloro o de color amarillo pardusco.

La extracción del aceite de la copra es una de las industrias más antiguas en el mundo. En el mundo Occidental su uso principal fue la manufactura de jabón (se concedió una patente en 1841). Corrientemente se le usa para hacer margarina, también como una grasa en la industria de la confitería, como un sustituto de la manteca de cacao, y para la manufactura de velas. También se usa en la manufactura de detergentes, resinas, cosméticos, y aceites para el cabello.

Lepesme (1947) encontró 750 especies de insectos en el coco y aunque desde hace mucho tiempo se conoce mundialmente una gran cantidad de enfermedades, la mayoría de ellas permanecen aún casi desconocidas.

En la mayoría de los países, incluyendo a Costa Rica, la mayor parte de la cosecha pertenece a pequeños y medianos terratenientes, solamente hay un pequeño comercio internacional en cocos frescos, pero el mercado internacional de la copra ha aumentado a mayores proporciones, desde 1850. Hoy día, el área sembrada de cocos mundialmente se estima en cerca de 1 a 1.2 millones de hectáreas, con más de 500 millones de árboles en producción. Como anotó Purseglove (1972), los cocos producían el mayor tonelaje en aceite, equivalente a todas las grasas y aceites que entran en el intercambio mundial hasta 1962, cuando fueron sobrepasados por los frijoles soya.

Child, R. 1964. *Coconuts*. London: Longmans.

Lepesme, P. 1947. *Les insectes des palmiers*. Paris: Lechevalier.

Lever, R. J. A. W. 1969. *Pests of coconuts*. Rome: FAO.

Purseglove, J. W. 1972. *Tropical crops: Monocotyledons*. Vol. 2. New York: John Wiley.

CAFE

D. H. Boucher

El café es un cultivo que "ha contribuido tanto al desarrollo, como al subdesarrollo de Costa Rica" (Hall 1976), y es hoy el primer producto de exportación y el único de alguna importancia en el siglo XIX. Aunque ha habido cierta diversificación en la economía desde entonces, las exportaciones de café según su valor en dólares, constituyen el 20% de la producción agrícola costarricense (Araya Pochet 1976), y las fluctuaciones, en el precio mundial, han tenido fuertes repercusiones en la economía del país.

El corazón de la región productora de café es la parte central de la Meseta Central, un área más o menos de Alajuela hasta Tres Ríos. Aquí el café es el cultivo dominante. Al este del Valle, Turrialba y al oeste de San Ramón, comparten su importancia con otros cultivos, principalmente la caña de azúcar y años recientes se le ha sembrado en áreas nuevas, tales como los Valles de Coto Brus y de El General, en San Carlos en la Vertiente Atlántica y en la Península de Nicoya en Guanacaste. Sin embargo, el 75% del área sembrada de café está en la Meseta Central, con un 85% del total de la producción (Araya Pochet 1976).

Las fincas del café tienden a ser más pequeñas que aquellas en donde se cultivan otros productos de exportación, y la estructura económica está entre las enormes plantaciones de banano, de palma africana, o de cacao perteneciente a compañías grandes, y a aquellas fincas pequeñas de campesinos, en donde se produce la mayoría de los granos básicos de América Latina. Sin embargo, hay una tendencia hacia el dominio de la producción del café por un número relativamente pequeño de fincas grandes. En 1955, los 324 mayores productores produjeron más café que todos los otros 21.656 juntos, y el 13,5% de las fincas mayores controlaron el 67% del área sembrada. La concentración del factor económico es aún sustancialmente mayor de lo demostrado por estos números por dos razones: Primero, los dueños individuales de las fincas de café, según los censos, son en verdad miembros de unas pocas familias importantes (Stone 1976). Además, estas familias controlan la mayoría de los beneficios (plantas procesadoras) así como la infraestructura de los transportes, de las finanzas, y de la exportación. En realidad, las verdaderas bases de poder económico asociado con el café, no están en su totalidad en la producción, sino en las fases de postproducción. Esto continúa siendo la fuente del poder político que ostentan las clases cafetaleras reinantes (que ahora se está diversificando en la cría de ganado, la manufactura, y otras empresas), como ha sucedido durante 150 años (Hall 1976; Cerdas 1972; Stone 1976).

El café crece bien en climas tanto subtropicales como tropicales (Brasil es el principal productor mundial) pero los mejores granos de las regiones tropicales vienen de elevaciones medianas, entre 800 y 1.500 m que tienen una estación seca definida. La importancia de la estación seca para la producción del café, muestra la interacción de los factores biológicos y económicos en la agricultura. La sequía sirve para sincronizar la floración al principio de la estación lluviosa (en Costa Rica de mayo a junio). Esto significa que la maduración del fruto ocurriría después de unos pocos meses, en la estación seca siguiente. Aunque los avisos comerciales televisados del Instituto Colombiano del Café muestran a Juan Valdez* subiéndolo a las montañas todos los días para recoger los pocos granos de café que han madurado durante la noche, es una gran

desventaja para los productores de café que la cosecha se alargue durante mucho tiempo. Un período de cosecha corto significa que se puede emplear un gran número de trabajadores ocasionales, al mismo tiempo cuando la competencia para el trabajo mantiene los salarios bajos, sin tener que pagar muchos trabajadores durante el resto del año. No es coincidencia que las vacaciones escolares de Costa Rica empiezan al principio de la época seca y muchos de aquellos que encuentran trabajo temporal "cogiendo café" son mujeres y niños, de modo que en la época seca, además de reducirse los costos de la cosecha del café y del procesamiento, se asegura un trabajo estacional y sin compromisos para muchos costarricenses.

El café se puede cultivar en una gran variedad de climas; he visto a familias pequeñas con unas pocas matas produciendo café únicamente para el consumo local en el Valle Corcovado en la península de Osa. Sin embargo, no hay duda que la Meseta Central de Costa Rica es uno de los mejores lugares del mundo para la producción comercial, y los granos producidos aquí se comparan favorablemente con los mejores ("Strictly hard bean") del café colombiano, reconocido como entre los mejores. Además de la estacionalidad propia, como ya se discutió, esta área tiene más o menos la cantidad apropiada de precipitación pluvial (entre 1.500 y 2.500 mm por año es óptimo para el café) y suelos fértiles derivados de los volcanes circundantes, con bastante materia orgánica y buen drenaje (Hall 1976).

Coffea arabica es un alopoliploide $2n=44$, mientras que todas las otras especies del género tienen $2n=22$ (León 1968). La especie tuvo su origen en las tierras altas de Etiopía y aparentemente fue domesticada únicamente durante el último milenio. La introducción del café a Europa y América fue relativamente reciente, en el siglo XVII pero la bebida pronto llegó a ser muy popular (la locura fue satirizada por Juan Sebastián Bach en su Cantata del Café*. Las plantaciones en el Nuevo Mundo probablemente proceden de unas pocas plantas de lo que es hoy la variedad *typica*, de manera que el café ha sufrido muy pocos cambios evolutivos desde su introducción a las Américas.

El café es un arbusto que puede alcanzar una altura de 5 m si se le deja sin podar. Tiene un eje principal y ramas laterales casi horizontales, de las que salen brotes pequeños que portan muchas flores blancas (fig. 6.8), que se abren temprano en la mañana y duran únicamente de uno a dos días. La mayoría de las flores son autopolinizadas con un porcentaje de polinización cruzada (principalmente por acción del viento) menor de un 6% (León 1968). El fruto de 19 a 20 mm de largo, es una drupa elipsoide que contiene dos semillas y es originalmente de color verde, se torna anaranjado y luego rojo al madurar. La pulpa debe ser quitada y los granos secados en el beneficio antes que se pueda exportar o tostar. Este proceso se hacía generalmente a mano, usando el calor del sol para el secado, pero

* N. del E. se trata de un anuncio, popular en los E.E.U.U. durante 1983 y 1984.

* N del E. La 211, Kafe Cantata.



Fig. 6.8 *Coffea arabica* en plena floración, cerca de Alajuela, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

el despulpado, el secamiento, y la pulida se llevan a cabo mecánicamente en los beneficios más grandes. Sin embargo, la industria aún emplea mucha mano de obra, ya que el sembrado de la semilla, el cultivo, la cosecha, y el escogimiento aún son manuales (Griffith 1974).

Las hojas brillantes opuestas, de color verde oscuro tienen estípulas prominentes como todas aquellas de los muchos miembros de las Rubiaceae. Las raíces llegan a una profundidad de 50-60 cm y tienen un radio de cerca de 2,5 m. Una planta de café empieza a cosechar a los tres años de edad y se mantiene en producción durante 6 ó 10 años. Aunque es posible alargar algo de la productividad por medio de la poda, las plantas mayores a veces se reemplazan simplemente para introducir variedades nuevas. En años recientes, entre el crecimiento y la cosecha, combinado con las fluctuaciones en la demanda mundial, ha habido frecuentes crisis de sobreproducción que han hecho que los precios sean muy variables. Aunque la Organización Internacional del Café, con sede en Londres y compuesta por los más grandes productores, no ha sido lo suficientemente fuerte para evitar las grandes oscilaciones en el mercado, producidas, por ejemplo, por los rumores de una helada en el Brasil.

A menudo, la caída en los precios del café es más considerable que la de otros productos cuando hay una recesión económica mundial. Una explicación de la vulnerabilidad de Costa Rica a las recesiones, que Rodrigo Carazo, en ese entonces presidente de Costa Rica, llamó el

“modelo del postre” se basa en el hecho de que aquí los principales cultivos de exportación—café, banano, azúcar, chocolate—son productos que se consumen al final de una comida y no como componentes principales de la dieta. Es lógico suponer que las gentes de las naciones industrializadas coman menos chocolates y más papas cuando se ven obligados a reducir sus gastos de alimentos debido a la disminución de sus ingresos reales. De modo que los países exportadores de postres serán particularmente vulnerables al colapso de los precios inducidos por las recesiones. Queda por averiguar si los consumidores se comportan de esta manera o si esto explica los precios mundiales de café, así como los alcances que puedan tener los nuevos cultivos de diversificación como son los de las siembras de macadamia.

Las enfermedades fungosas constituyen un serio problema en el cultivo del café. El “ojo de gallo” (*Mycena citricolor* Ber. & Cur. ex. Sacc.) es una constante amenaza que generalmente se mantiene dentro de sus límites razonables por medio de las aplicaciones fuertes de plaguicidas tales como el arsenato de plomo. La roya del café (*Hemileia vastatrix*), otra enfermedad fungosa que ha causado grandes daños en el Viejo Mundo y apareció en Brasil y Nicaragua a mediados de los años 1970. Se le considera como una amenaza grave a la producción de café en otras naciones de Centro América, y existen medidas de cuarentena y de rociado para tratar de evitar una mayor difusión. En Africa se ha usado, aunque con resultados

poco positivos, el control biológico contra varias plagas de insectos, como son los chinches, escamillas y minadores (Hill 1975).

La plantación de café es a menudo un pseudobosque de dos estratos, con uno de "árboles de sombra" sobre una casi continua capa de arbustos de café. Los árboles de sombra sin duda afectan las plagas y enfermedades, así como a las plantas de café directamente a través de los efectos sobre el microclima. Este es un problema bastante complicado; a los árboles de sombra se les ha considerado en algunas partes como absolutamente necesarias y en otras partes como decididamente dañinos. Tan importante es su sombra debido a las bacterias mutualistas fijadoras de nitrógeno en sus raíces que estos árboles generalmente son de leguminosas. Por ejemplo el género de *Erythrina*, (tanto las especies nativas de flores rojas como las introducidas de flores moradas) tienen grandes nódulos en sus raíces que pueden suplir cantidades grandes de nitrógeno, se usa muy extensamente como árbol de sombra.

- Araya Pochet, Carlos. 1976. *Historia económica de Costa Rica, 1950-70*. 2d ed. San José: Editorial Fernández Arce.
- Cerdas, Rodolfo. 1972. *La crisis de la democracia liberal en Costa Rica*. San José: Editorial Universitaria Centroamericana.
- Griffith, William J. 1974. Coffee industry (Central America). In *Encyclopedia of Latin America*, ed. Helen Delpar, pp. 145-46. New York: McGraw-Hill.
- Hall, Carolyn. 1976. *El Café y el desarrollo histórico-geográfico de Costa Rica*. San José: Editorial Costa Rica.
- Hill, Dennis. 1975. *Agricultural insect pests of the tropics and their control*. Cambridge: Cambridge University Press.
- León, Jorge. 1968. *Fundamentos botánicos de los cultivos tropicales*. Turrialba: IICA.
- Stone, Samuel. 1976. *La dinastía de los conquistadores*. 2d ed. San José: Editorial Universitaria Centroamericana.

MAIZ

S. Risch

El maíz (*Zea mays*) es una gramínea robusta, anual, de 1 a 4 m de alto (fig. 6.9). El tallo de maíz moderno es sólido, con bien definidos nudos e internudos (un promedio de 14). Las hojas, de 8 a 21 son alternas en cada lado del tallo en los nudos. El maíz tiene raíces adventicias bien desarrolladas que brotan de los nudos más bajos del tallo cerca de 2,5 cm debajo de la superficie del suelo. Algunas raíces crecen horizontalmente de 50 cm a un 1 m y luego se doblan hacia abajo; otras crecen casi verticalmente hasta una profundidad de 2,5 y se ramifican profusamente. Durante el tiempo de más rápido crecimiento del tallo, los



Fig. 6.9 *Zea mays* sembrado en el segundo año después de haber sido quemado el monte; las malezas que se ven tienen 3 meses de haber brotado después de haber sido cortadas a ras del suelo. Tierras bajas de Veracruz, México. (foto D. H. Janzen).

dos o tres nudos inmediatos sobre tierra producen espirales de raíces "fúlcreas" que penetran en la tierra y se comportan como raíces ordinarias (Putdrhlobr 1972).

El maíz es monoecio, con flores masculinas y femeninas en inflorescencias separadas en la misma planta. La inflorescencia masculina llamada penacho, es una panícula terminal de hasta 40 cm de largo, cuyo eje central es una continuación del eje principal, y que tiene un número bastante grande de ramas laterales. Las espiguillas, en pares, cada una con dos glumas se encuentran en varias filas del eje principal y sobre las ramas laterales. Cada gluma contiene dos flores estaminadas. En las variedades que comúnmente se cultivan en Costa Rica, las flores estaminadas en cualquier penacho, típicamente empiezan a abrirse cerca de 65 días después de la siembra y completan su dehiscencia cerca de 8 días más tarde.

La inflorescencia femenina, o mazorca, es un tipo modificado de espiga, producto de una rama lateral en la axila de una de las hojas más grandes, aproximadamente en la mitad del tallo. Algunas veces hay dos y tres yemas capaces de convertirse en mazorcas, generalmente desde arriba hacia abajo. La rama tiene entrenudos cortos en la base, cada uno con ocho o trece hojas modificadas en los

nudos más bajos, formando panículas traslapadas que encierran y protegen la inflorescencia. El eje central o mazorca es un tallo modificado, grueso, que porta espiguillas pareadas en filas longitudinales. Los pares de espigas son idénticos, con dos glumas que encierran dos flósculos, el superior es estéril. El fértil es pistilado, con un ovario basal y un hilo largo parecido a un estilo pero que crece hasta 45 cm de largo y emerge por la parte superior de la tusa. Este (llamado "pelo") puede ser verde, amarillo, rojo, pardo o morado y es receptivo.

El polen del maíz se desprende antes que el pelo esté receptivo, y ya que hay algún traslape, hay hasta un 5% de autopolinización. El penacho se abre, totalmente, antes de empezar la antesis. Una antera generalmente empieza a desprender su polen alrededor de la salida del sol y termina en muy pocas horas. Un penacho continúa desprendiendo polen de 5 a 8 días con un máximo cerca del tercer día. Una sola antera produce cerca de 2.500 gramos de polen y un penacho cerca de 2 a 5 millones de modo que hay de 20.000 a 30.000 de granos de polen en cada pelo. El polen permanece viable por 24 h. Bajo condiciones favorables todo el pelo emerge durante un período de 3-5 días, y es receptivo cuando emerge y puede permanecer así durante 14 días. Los granos de polen son atrapados por los pelos estigmáticos húmedos y pegajosos y germinan rápidamente. El cabello se seca durante la germinación. Cuando no hay viento la mayoría de la polinización se lleva a cabo a través de plantas vecinas, pero los vientos fuertes, pueden llevar el polen hasta 500 m de distancia.

El fruto, conocido como el grano, madura cerca de 50 días después de la fertilización. Los granos están adheridos en números de filas pares de 4 a 30 a todo lo largo del elote, y son derivados de una sola flor fértil de cada par de espículas. La mazorca madura generalmente es de 8 a 42 cm de largo y tiene de 300 a 1.000 granos. El grano se seca antes de almacenarlo (con menos de 20% de humedad en mazorca y menos de 13% de humedad para el maíz desgranado). La composición del maíz con base en peso seco es 77% de almidón, 2% de azúcar, 9% de proteína, 5% de grasa, y 2% de cenizas.

Hay una inmensa cantidad de cultivares de maíz, incluyendo el bien conocido maíz "popcorn", el maíz dulce (en el que se evita la conversión de alguno de los azúcares en almidones), y gran cantidad de otras variedades ("dent, flint, pod, wax", etc., clasificados de acuerdo con la estructura del grano).

Nunca se ha visto al maíz crecer en forma silvestre, pero se han encontrado los que aparentemente son los verdaderos ancestros silvestres del maíz moderno, en cuevas en el sur de México, que datan desde hace cerca de 6.000 años antes de Cristo.

El maíz es el cereal más importante en Costa Rica después del arroz y se le usa como alimento humano básico, como materia prima para muchos productos industriales y hasta cierto grado como alimento para ganado y aves de corral (en Costa Rica se siembran cerca de dos terceras partes más de maíz que de arroz). En Costa Rica, el maíz se prepara y se consume en una multitud de maneras. El grano entero se hierve a veces o se tuesta,

también se fermenta. Frecuentemente el grano se muele y la masa se come como un atol (papín); se hace una pasta y se come en forma de tortillas y tamales, o como elotes. Del maíz se obtienen un gran número de productos industriales de importancia, incluyendo dextrinas, sirope, azúcares, almidones (para consumo humano, uso industrial y para plásticos de uretano), aceite (para consumo humano, para jabones o glicerinas), existen varios productos fermentados (alcoholes y ácidos), y fibras sintéticas de gran resistencia, y como sustituto para el barniz. Sin embargo, solamente pocos de estos productos se producen en Costa Rica.

Los muchos cultivares del maíz tienen diferentes períodos de maduración y se adaptan a muy variadas condiciones ecológicas, de modo que se puede cultivar en una gran variedad de condiciones ambientales. Se cultiva en casi todas las partes de Costa Rica desde el nivel del mar hasta cerca de 2.000 m de altura. Las lluvias durante la época de crecimiento no deben ser menores de 200 mm y de 450-600 mm es óptimo, pero se da bien, aun con un metro o más de lluvia; crece adecuadamente en una variedad de suelos pero se da mejor en suelos bien aireados, bien drenados, profundos, cálidos y sedimentarios que contienen suficiente materia orgánica. Los altos rendimientos del maíz agotan los nutrimentos del suelo por lo que requiere altos valores de nitrógeno. Generalmente crece tanto durante la estación lluviosa como en la seca; se siembra en mayo y en noviembre. Durante los últimos años se han producido aproximadamente 900.000 toneladas métricas anuales en cerca de 60.000 ha de tierra (casi 25% de las tierras dedicadas a cultivos permanentes en Costa Rica) (FAO 1978).

La mayoría del maíz se cultiva en fincas de tamaño mediano a pequeño (figura 6.10). La mayoría de estas fincas son en áreas relativamente planas, en suelos muy fértiles y mecanizadas hasta cierto nivel. En una finca pequeña típica o parcela de subsistencia el maíz se siembra usando espeque, que hace un hueco en la tierra de 3 a 6 cm de hondo (fig. 6.10) y generalmente se siembran de 2 a 3 semillas en cada hueco. La distancia entre surcos en monocultivos es generalmente de 1 m y 0,25-0,5 m entre planta y planta. Cuando el pelo del maíz empieza a tornarse negro y las mazorcas están a lleno completo, las plantas se doblan y se seca el maíz en el campo cerca de 4 a 6 semanas.

En las fincas pequeñas, el maíz se siembra en conjunto con otros cultivos que frecuentemente son frijoles (durante la época seca o ayotes, o ambos) en cuyo caso el espacio entre las plantas del maíz se aumenta en forma considerable. A menudo se siembran los ayotes y los frijoles al mismo tiempo que el maíz, el ayote suple una cobertura al suelo, lo que controla hasta cierto punto el crecimiento de las malezas. En este caso, también se siembra el frijol trepador o el arbustivo (*Phaseolus* o *Vigna*) y hay ciertos indicios que aumentan el nitrógeno del suelo. A menudo los frijoles trepadores no se siembran sino cuando se dobla el maíz para secarse.

En experimentos, en el CATIE en Turrialba, se ha demostrado que el maíz y frijoles sembrados juntos producen un total de biomasa mayor que cuando se les siembra

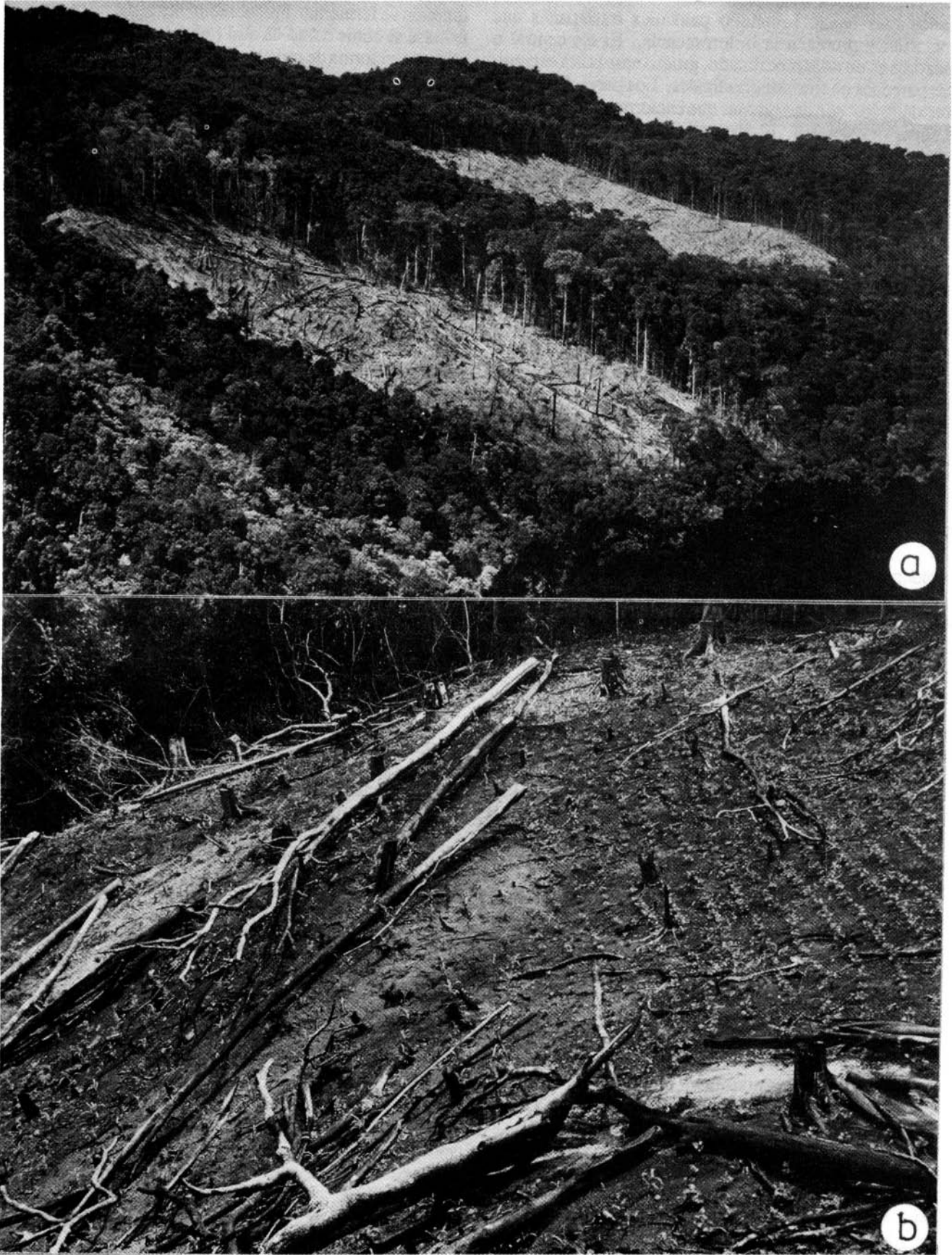


Fig. 6.10 Zea mays. a) dos parcelas listas para sembrar en donde se ha rozado y quemado el bosque primitivo. b) lado izquierdo maíz sembrado con espeque ("Dibble-stick") de arriba hacia abajo y (lado derecho) maíz sembrado en una parcela de bosque recién rozado y quemado. Cordillera Central, Costa Rica, (fotos D.H. Janzen).

separadamente (Soria *et al.* 1975). Aún queda por explorar el porqué de las ventajas de estos mecanismos, pero Risch (1980) ha demostrado que hay significativamente menos escarabajos cortadores de hojas (Chrysomelidae) en policultivos de frijoles, ayotes, y maíz, que cuando se les siembra en monocultivo. La diferencia, en apariencia, no es solamente por las diferencias en las tasas de parasitismo o de depredadores de escarabajos, ni de las diferencias de las tasas de nacimiento de los escarabajos, sino principalmente por las diferencias en los patrones generales de migración de los adultos (Risch 1981). En forma experimental se ha demostrado que los escarabajos evitan alimentarse de las plantas hospederas a la sombra y que los tallos del maíz, en sí, de alguna manera interfieren con el vuelo de los insectos.

El policultivo con maíz también aumentó tanto la abundancia, como la diversidad de parasitoides en las parcelas experimentales en el CATIE. Risch (1979) demostró que había una mayor cantidad y diversidad de parasitoides en cultivos de maíz y camote que en cada uno por aparte en monocultivo, y Hansen (1979) demostró una mayor abundancia de parasitoides en cultivos de maíz, frijoles, y ayotes, que en los dicultivos respectivos y en monocultivos sin el maíz. He observado grandes números de parasitoides pequeños (Chalcidos y Bracónidos) en las inflorescencias masculinas del maíz.

Aunque hay una gran cantidad de enfermedades en el maíz en Costa Rica (rayas de las hojas, hollines, mancha, etc.), generalmente no se les considera como problemas serios, debido a la utilización que se hace de variedades resistentes.

Es probable que las plagas de insectos más serias durante la estación lluviosa sean las larvas de los escarabidos (*Phyllophaga sp.*). Estos escarabajos son especies univoltinas; los adultos emergen al principio de la estación lluviosa, de mayo a junio, y ponen sus huevecillos en el suelo cerca del maíz. Las larvas se alimentan de las raíces del maíz durante la estación lluviosa, hasta cerca de setiembre, y luego entran en estado latente hasta el inicio de la próxima estación lluviosa cuando emergen como adultos. Si no se aplican insecticidas en el suelo pueden perderse grandes siembras. Las avispas grandes (escólidas) son parásitos externos comunes de estas larvas. A menudo se ven volando muy bajo sobre la tierra en las milpas, y deteniéndose cuando sienten la presencia de las larvas enterradas, y escarbando hasta más de 5 cm para localizar y poner sus huevos entre sus hospederos.

Diabrotica balteata y *Diabrotica viridula* también se alimentan de las raíces del maíz en su estado larval y son plagas comunes durante todo el año. *D. viridula* es más común en el lado del Atlántico del país, pero *D. balteata* se encuentra en todo el territorio costarricense. Ambas especies se alimentan de las hojas más tiernas del maíz; como adultos y en grandes cantidades pueden dañar severamente las cosechas. Las hormigas (*Solenopsis sp.* y *Pheidole sp.*) son depredadores importantes de los huevecillos de *Diabrotica* en Turrialba y pueden ser depredadores importantes de los huevos del gusano de la raíz en toda Costa Rica (Risch 1981). Una mosca taciónida también parasita los

escarabajos adultos pero, aparentemente, no es muy común.

Otras plagas importantes del maíz en Costa Rica son las larvas de *Heliothis zea*, que se alimentan sobre los granos terminales en la mazorca en desarrollo y las larvas de *Diatrea lineolata*, que son taladradoras de los tallos. *Heliothis* por sus huevos en el cabello y la larva taladra la mazorca en desarrollo, canibalizando a sus conoespecíficos hasta que solamente queda uno pastoreando en la mazorca. La proporción de mazorcas afectadas por *H. zea* es alta en Turrialba, pero únicamente en el maíz que madura en febrero y marzo; y aunque la proporción de granos destruidos fue baja (10-15%) se encontró *D. lineolata* en 40-60% de los tallos. Tanto las larvas de *Diatrea* como de *Heliothis* son parasitadas por taquínidos.

Las plantas jóvenes del maíz (hasta cerca de diez días después de su emergencia) pueden ser severamente dañadas por las larvas cortadoras de noctuidos (*Agrotis y Spodoptera*), y a veces siembras enteras de maíz son destruidas por las aves, las que también se comen el maíz apenas empieza a madurar.

Coen, Elliot. 1968. *Zonas potenciales del cultivo del maíz y épocas de siembra en Costa Rica*. Publicaciones de la Universidad de Costa Rica. Serie Agronomía no. 9. San José: Universidad de Costa Rica.

Food and Agriculture Organization (FAO). 1978. *Production yearbook, 1977*. Vol. 31. Rome: FAO.

Hansen, M. K. 1979. Abundance of insect predators and parasitoids in monocultures and polycultures of corn, beans, and squash in Costa Rica. In preparation.

Purseglove, J. W. 1972. *Tropical crops: Monocotyledons*. New York: Vol. 2. Longman.

Risch, S. J. 1979. A comparison, by sweep sampling, of the insect fauna from corn and sweet potato monocultures and polycultures. *Oecologia* 42:195-211.

———. 1980. The population dynamics of several herbivorous beetles in a tropical agroecosystem: The effect of intercropping corn, beans and squash in Costa Rica. *J. Appl. Ecol.* 17:5a3-612.

———. 1981. Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: An experimental test of two hypotheses. *Ecology* 62:1325-40.

ALGODON

Evaristo Morales M.

El algodón pertenece al orden Malvales, a la familia Malvaceae, y al género *Gossypium*, nombre tomado del árabe por Plinio.

Linnaeus dividió el género *Gossypium* en tres especies: *G. herbaceum* (el algodón de las planicies americanas y el algodón peruano); *G. barbadense* (el



Fig. 6.11 a) plantación madura de *Gossypium*. b) fruto de *Gossypium* abierto (parte inferior) y frutos en proceso de maduración (parte superior). Liberia, Guanacaste, Costa Rica (fotos de D. H. Janzen).

algodón de Sea Island) y *G. arboreum* (el algodón arbóreo de Asia). Pero la clasificación más comúnmente usada es aquella de United States Bureau of Plant Industry, que divide el género en *G. hirsutum* (el algodón de las planicies

americanas), *G. barbadense* (o algodón de Sea Island) y *G. peruvianum* (o algodón peruano).

La planta del algodón tiene un tallo erecto con un número variable de ramas laterales (fig. 6.11) y varía desde

1 m hasta 3 m de alto, dependiendo de la fertilidad de suelo, el contenido de agua y de la variedad. Las hojas son de tamaño mediano, pecioladas, palmeadas, en espirales sobre las ramas. El tamaño de las hojas varía de acuerdo con la variedad, la posición de la hoja en el eje, el vigor de la planta, y la edad de la hoja. Una hoja madura puede medir de 7 cm de largo y 4 de ancho hasta 16 cm de largo y 11 de ancho. Hay hojas que tienen 3, 5, ó 7 lóbulos, y 3, 5, ó 7 venas. Cerca de la base de la vena central, en la parte inferior de la hoja se puede encontrar una glándula pequeña de color verde oscuro. Estas glándulas pueden o no estar presentes en las otras venas. Algunas variedades carecen de estas glándulas.

El color de la hoja varía desde rojo pardusco hasta verde claro, dependiendo del vigor de la planta y de la variedad.

Las flores de algodón son largas y están adheridas a las ramas por pedúnculos cortos en los nudos accesorios de los pecíolos. Las primeras flores aparecen en las primeras 7 a 10 semanas después de la siembra. Los brotes florales se pueden distinguir de 3 a 4 semanas antes de que las flores se abran. El número de estigmas varía desde tres hasta cinco y crecen juntos y así determinan su número en la mota. El número de flores por planta depende del tamaño, del vigor de la planta, y de la variedad.

Las flores se abren un poco antes o a la salida del sol, se cierran en la noche y no se vuelven a abrir; siempre se tornan oscuras con la edad, aun las blancas se tornan de púrpura a rojizo al segundo o tercer día después de abiertas. El fruto (mota) se asemeja a un huevo de gallina pequeño y varía de 2 a 5 cm de largo y de 2 a 5 cm de ancho. La fibra es una estructura blanca tubular, unicelular, de gran resistencia que sale de la epidermis de la testa. Cuando las valvas de las motas se abren por primera vez la fibra aparece como una masa compacta húmeda, blanca, o en algunos casos pardusca, pero al contacto con el aire pierde la humedad. El largo de la fibra depende de la variedad y de la especie, pero por lo general es de 2 a 5 cm en la mayoría de las variedades.

Adpresa a la semilla hay una cubierta de fibras muy cortas que se llama pelusa, que componen cerca del 10% del total del peso de la fibra y varía desde blanca y a gris verdoso. Las semillas están pegadas a la mota por el ángulo interior de cada compartimento y se dividen en tres partes: la capa exterior o cáscara, llamada testa; la nucela y el embrión.

La mayor parte del algodón en Costa Rica se cultiva en la provincia de Guanacaste, con pequeñas cantidades en Puntarenas y Alajuela en alturas desde 0 a 150 m sobre el nivel del mar (en casos extremos se le puede sembrar a 900 m). Varios factores son los que determinan el cultivo del algodón, tales como la ecología, la humedad y la preparación del suelo, el drenaje, la topografía, los caminos de penetración, la mano de obra, el equipo para el combate de plagas, las enfermedades y malezas.

El algodón prefiere suelos profundos, 1, 2, 3 m, friables, bien drenados, evitando las tierras con agua superficial estancadas, a la vez que debe haber suficiente humedad para que la planta pueda resistir períodos largos de

sequía. La capacidad de almacenamiento puede aumentar por medio de una preparación adecuada y oportuna del suelo (subsuelo, etc.), y aunque el algodón requiere suelos con suficiente materia orgánica, el exceso puede hacer que la planta crezca demasiado. Son preferibles los suelos limo-arcillo-arenosos con pH entre 5,3 y 8. La tierra debe ser plana o casi plana para que permita el uso de maquinaria en la preparación del suelo, la siembra, la fertilización, el combate de plagas, enfermedades, malezas, y finalmente para la cosecha y el transporte.

Las condiciones climáticas para el cultivo del algodón deben incluir temperaturas que van de 24 a 28 °C (amplitud entre 25 y 30 °C). La temperatura óptima para la germinación es de aproximadamente 30 °C y para las plántulas de 25 a 30 °C. La planta adulta vive muy bien a 25 y las temperaturas superiores a 30°C durante dos o más horas pueden producir toxinas que interfieren con el metabolismo normal. La lluvia tiene que ser bien distribuida durante el período activo de la planta, pues los requisitos de agua son altos durante el crecimiento y la floración, pero el exceso de agua durante estas épocas puede interferir con la polinización normal y causar la caída de los frutos inmaduros. El tiempo debe ser seco al abrirse las motas, de modo que maduren normalmente y se seque bien la fibra. Cuando las motas están abiertas, el polvo y la lluvia pueden dañar la fibra, haciendo que pierda su brillo y color. Las lluvias óptimas para el cultivo del algodón deben ser entre 900 y 1.300 mm por año, durante el período de crecimiento y por lo menos 50-60% de luz solar. En las áreas, en donde se cultiva el algodón en Costa Rica, generalmente llueve durante las tardes, siendo las mañanas asoleadas con una atmósfera caliente y húmeda.

La siembra se lleva a cabo del 20 de junio al 20 agosto, con pequeñas variaciones de acuerdo con la humedad del suelo y las lluvias. La cosecha empieza entre noviembre y diciembre.

En ciertas áreas de Guanacaste, tales como en Cañas y Bagaces, las plantaciones de algodón pueden sufrir por los fuertes vientos a finales de año (después de noviembre), con la consecuente caída de las motas abiertas y de la fibra. El viento aumenta la evaporación de las hojas y hace que se cierren los estomas, que se abren de nuevo cuando la humedad vuelve a lo normal. El cierre de los estomas detiene el metabolismo de la planta, de modo que se producen menos frutos y se reduce la cosecha. La cosecha debe empezar tan pronto maduren las motas en la planta.

Varias especies de malezas dañan el algodón después de nacido, especialmente cuando el número de plantas por área es bajo debido a la baja germinación o cuando las plantas son poco vigorosas. En estos casos, los espacios abiertos en los campos son invadidos por las malezas.

Los insectos son los principales enemigos de la planta del algodón ya que pueden causar daño en cualquier época después de la germinación. Después de que las plantas nuevas salen son atacadas por gusanos cortadores, gusanos blancos, nemátodos, y áfidos. Una vez que la planta ha crecido, las plagas del follaje se convierten en problemas, tales como los áfidos, el salta hojas del

algodón, los gusanos de la hoja, los gusanos rallados amarillos, las orugas, los manchadores del algodón, las moscas blancas, los ácaros, y los taladradores ("thrips").

Las enfermedades del algodón son de menor importancia en Costa Rica, siendo una de las más notables la causada por *Rhizoctonia* sp. que ataca el tallo de las plantas jóvenes. A veces la podredumbre de la mota, producida por varios hongos, tales como *Aspergillus* sp., *Colletotrichum* sp., *Fusarium* sp., y *Phytophthora* sp. puede ser un problema; también las siembras son atacadas por varias enfermedades transmitidas por la mosca blanca.

ABEJAS DOMESTICAS

M. Winston

La abeja doméstica, *Apis mellifera* (Apidae), es una de las abejas más comunes en Costa Rica, aunque no es nativa del Nuevo Mundo ni se le encuentra en situaciones naturales. Estas abejas son descendientes de razas importadas de Europa (principalmente las abejas amarillas italianas y las alemanas que son más oscuras), y no se dan muy bien en el lado tropical húmedo de Costa Rica. Hay aproximadamente 20.000 colmenas en todo el país, concentradas en Guanacaste, Puntarenas, y la Meseta Central, alrededor de San José.

En Costa Rica se practican dos clases de apicultura, el método moderno de marcos móviles (85% de toda la apicultura; Drescher 1976; Kent 1973) y el método menos técnico de marcos fijos (15% Kent 1979). La apicultura de marcos móviles es similar a la que se practica en Estados Unidos, aunque menos desarrollada. Las abejas se mantienen en cajas estándar ("supers"), cada una contiene 10 marcos pegados a varillas de madera que se pueden quitar para la inspección o para la extracción de la miel. Una colonia de abejas (que consiste de una reina y de 20.000 a 80.000 obreras, algunos machos o zánganos, durante parte del año) generalmente mantiene sus crías en la parte inferior de los marcos y almacena la miel en las partes superiores. Cuando los marcos están llenos, los apicultores extraen la miel con centrifugas. La miel entonces se embotella para consumo local o se exporta a Europa en tambores de 55 galones.

El método de panales fijos es más primitivo ya que las abejas se mantienen bajo condiciones seminaturales, en troncos huecos, cajas, o en vasijas de arcilla y las abejas construyen sus panales en las partes superiores. El manejo consiste únicamente en cortar el panal una o dos veces al año y consumir el panal como dulce o exprimir la miel y desecar el panal (una práctica poco económica ya que en la producción del panal se expende gran cantidad de energía). Esta miel no se exporta (Kent 1979).

Guanacaste es la mejor región para la apicultura en Costa Rica, pues las colonias utilizan las flores de los árboles durante la época seca para producir grandes cantidades de miel. Sin embargo, ha habido una gran cantidad de problemas en Guanacaste, especialmente durante 1963 y 1968 cuando las erupciones volcánicas destruyeron entre

seis y ocho mil colonias (Drescher 1976). También las aplicaciones masivas de plaguicidas para combatir las plagas en el algodón han matado las colonias cercanas, y este problema va en aumento. La apicultura también es popular en Puntarenas y la Meseta Central; en esta última región las flores del café producen gran parte de la miel.

El apicultor promedio en Costa Rica tiene entre diez y cien colonias, produciendo aproximadamente 600 libras de miel por colonia anualmente. Hay muy pocos apicultores comerciales en gran escala, y únicamente uno con más de mil colonias. La miel se vende corrientemente a cerca de 35 céntimos la libra al por mayor, lo que significa una entrada bruta de aproximadamente \$2,000 por año para el apicultor con 100 colmenas. Esto es considerablemente menos que el ingreso potencial en la apicultura, ya que una colonia bien manejada debe producir de 75 a 100 lbs de miel en la Meseta Central o de 130 a 150 lbs en Guanacaste. La razón por esta disparidad entre el potencial y la producción real es la falta de manejo apropiado. La mayoría de los apicultores no detienen los enjambres (la reproducción de una colonia que disminuye la producción de la miel), no renuevan las reinas en las colonias (las reinas viejas no producen tantas obreras como las jóvenes), y no alimentan las abejas para aumentar el tamaño de la población de una colonia antes de la producción de la miel.

La apicultura en Costa Rica cambiará considerablemente en cuatro o cinco años con la llegada de las abejas africanizadas, que se están esparciendo hacia el norte desde Sur América (Winston 1979). Estas abejas son agresivas, forman enjambres fácilmente, y a menudo abandonan la colonia totalmente, y pueden causar serios problemas para los apicultores. A menos que haya alguna ayuda oficial es posible que muchos apicultores de Costa Rica abandonen sus colonias. Aunque es posible mantener las abejas africanizadas con algunos cambios en las técnicas de manejo (Taylor y Levin 1978), cualquiera que contemple el inicio de las labores apícolas en Costa Rica debe estar en autos de los problemas que pueden causar estas abejas.

Drescher, W. 1976. The use of movable frame hives in development programs (Africa and Latin America). In *Apiculture in tropical climates*, ed. Eva Crane, pp. 23-30. London: International Bee Research Association.

Kent, R. B. 1973. Beekeeping with honey bees in a tropical environment—the case of Costa Rica. Master's thesis, Department of Geography, University of California at Davis.

———. 1979. Technical and financial aspects of fixed comb and movable frame beekeeping in Costa Rica. *Am. Bee J.* 119:36-38, 43, 127-28, 135.

Taylor, O. R., and Levin, M. D. 1978. Observations on Africanized honey bees reported to South and Central American government agencies. *Bull. Ent. Soc. Am.* 24:412-14.

Winston, M. L. 1979. The potential impact of the Africanized honey bee on apiculture in Mexico and Central America. *Am. Bee J.* 119:584-86, 642-45.

MANGO

M. Hansen

El árbol de mango, *Mangifera indica*, miembro de las Anacardiáceas, es un árbol perennifolio moderadamente grande con un ciclo de vida de hasta 100 años que se cultiva por sus frutos en todos los trópicos, desde el nivel del mar hasta elevaciones de 1500 m. Aunque se da mejor en una gran variedad de hábitats, las mejores áreas están por debajo de 2.000 pies., con una estación seca definida y un pH de suelo de 5,5 a 7,5. Crece en todo el territorio de Costa Rica, pero es más común en la costa del Pacífico en las provincias de Guanacaste y Puntarenas. En la actualidad se cree que tuvo su origen en India o en Birmania, ya que crece en toda la India, pero específicamente en las áreas montañosas del noreste (Singh 1960). Se cree que llegó al Nuevo Mundo por dos vías: desde las Filipinas fue traído por los españoles hasta México y desde Africa Occidental a Brasil por los portugueses (León 1968, pp. 256-59).

Crece en dos formas, dependiendo de si se le siembra en semilla o por injerto. Cuando se siembra por semilla el árbol es de 10-40 m alto con un tronco recto, muchas ramas, y un dosel en forma de cúpula muy compacto. Los árboles por injerto son más pequeños, con ramas menos tupidas y dosel más abierto. La corteza es pardo amarillenta y con hondas estrías y muchas glándulas resinosas. Tiene una raíz pivotante grande (6-8 m) que permite que la planta absorba el agua durante la época seca, y un extenso sistema de raíces superficiales de hasta 20 m de diámetro que sirven para recoger agua y nutrimentos durante la estación húmeda.

Las hojas verdes brillantes y coriáceas, crecen en espirales y se producen hacia los finales de las ramas y ramitas. El tamaño de las hojas es muy variable; pueden ser elípticas, angostas o lanceoladas con una vena central prominente, y su tamaño es de 8-40 cm por 2-10 cm. La producción de hojas aparentemente consume mucha energía y por lo tanto están muy bien protegidas, ya que tienen un ciclo de vida de más de un año y están llenas de componentes secundarios. Las hojas nuevas son a menudo rosadas o rojas y se van poniendo verdes conforme aumenta en edad, fenómeno muy conocido en las plantas tropicales y que se cree es una protección adaptativa contra la intensa luz solar, ya que la luz ultravioleta es más dañina en el inicio del crecimiento.

La inflorescencia (fig. 6.12) consiste generalmente en panículas terminales ramificadas de 10 a 60 cm de largo que contienen aproximadamente mil o cinco mil pequeñas flores amarillentas o rosadas en cimas, en los extremos de las ramas, son de olor agradable y se producen en dos formas: estaminadas y hermafroditas ambos tipos son de 5 a 8 mm de diámetro y tienen un pedúnculo extremadamente corto. Generalmente hay 5 sépalos y 5 pétalos de 3 a 6 mm de largo y de 1 a 2 mm de ancho, de color crema y de 3 a 5 estrías amarillas en la parte interior, tornándose rosados al madurar. El centro de las flores contiene un disco carnosos de 5 lóbulos, entre la corola y el androceo.

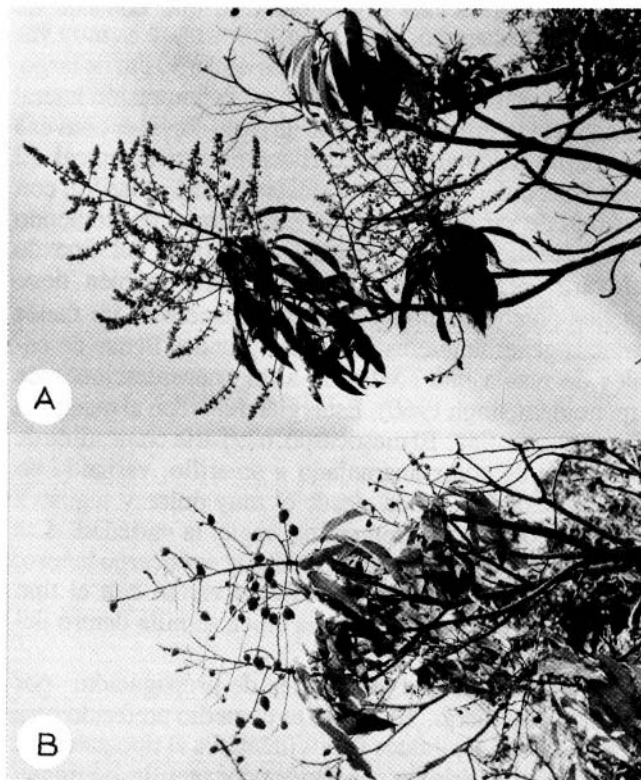


Fig. 6.12 a) Inflorescencia de *Mangifera indica*, b) infructescencia de *M. indica* con frutos de unas pocas semanas de edad. Liberia, Guanacaste, Costa Rica (fotos de D. H. Janzen).

Las flores hermafroditas contienen un único pistilo y generalmente cinco estambres. El pistilo, curvo y situado en el centro del disco, contiene un estilo lateral y un estigma sencillo. Generalmente sólo uno o dos estambres, de los cinco que rodean el disco, son fértiles, más largos que los estériles, los que contienen anteras rosadas que se tornan moradas en la antesis. Se necesitan condiciones calientes y soleadas para la antesis; la lluvia reduce la polinización y la cantidad de frutas, lo que explica el porqué las cosechas son tan pobres en las bajuras del Caribe. En Costa Rica, la floración se concentra en julio y agosto, durante el *veranillo* o época seca.

La flor se abre al atardecer o muy temprano en la mañana, con antesis rosadas entre las 8 a.m. y el medio día. La polinización es entomófila; aparentemente los dípteros son los principales polinizadores (Purseglove, 1968, pp. 24 a 32).

La fruta se lleva de 2 a 5 meses para desarrollarse, según la temperatura y el cultivar. La floración y el inicio de la producción de fruta implica un desgaste muy grande en energía y se lleva a cabo únicamente cada 2 a 4 años. A pesar de que se necesita una relación muy alta entre el carbono y el nitrógeno (C:N) muy pocas flores llegan a producir frutos, aun estando fertilizadas; la mayoría aborta antes de llegar a esta etapa y únicamente 0.25 - 0.1% llegan a la madurez. Además, aunque el crecimiento de hojas nuevas es sincrónico puede ocurrir en los "años malos", entre una floración y otra, lo que también requiere una alta relación de C:N.

La fruta es una drupa carnosa, que consiste de exocarpo, mesocarpo, endocarpo, y semilla y es muy variable en tamaño, forma, y color. Es de 5 a 30 cm de largo, redonda u oblonga, a menudo con una compresión lateral pronunciada y un perfil desigual, la parte dorsal es convexa y la ventral con una concavidad hacia el extremo apical. El color básico del exocarpo es generalmente amarillo, con manchas de varios tamaños de verde a rojo, dependiendo de las condiciones ambientales, así como del tipo de cultivar. El exocarpo, que es grueso, también tiene muchos parches claros y cuya abundancia es un factor varietal; generalmente son células grandes llenas de canales de resina que contienen altas concentraciones de terpenoides (Singh 1960). Estas glándulas dan al mango su sabor a trementina. El mesocarpo, o la parte comestible de la fruta es de color anaranjado a amarillo, variando en espesor, textura y sabor, desde el muy dulce y jugoso a fibroso y con sabor a trementina, según la variedad. Las fibras del mesocarpo están adheridas al endocarpo leñoso; la cantidad y tamaño de estas fibras varían con el tipo varietal. Generalmente hay una única semilla dentro del endocarpo.

Hay dos medios principales de propagación: por semilla y por injerto. El injerto es el medio preferido para el cultivo, ya que produce frutos idénticos al tipo parental, mientras que los árboles producidos por semilla, no rinden frutos idénticos al progenitor, y sus frutos son generalmente de menor calidad. La vida económica de un árbol es extremadamente variable, dependiendo del clon. Generalmente un árbol en su cuarto o quinto año producirá de 15 a 20 frutos, si el árbol es producido por injerto o en el sétimo u octavo año si proviene de semilla. El rendimiento aumenta paulatinamente hasta que a la edad de 10 años un árbol produce de 400 a 600 frutas, en un año bueno. Los rendimientos aumentan hasta los 20 años cuando se estabilizan hasta llegar a 40 años cuando la producción disminuye gradualmente (Singh 1960).

Aunque gran cantidad de plagas y enfermedades atacan a *M. indica*, únicamente unas pocas son serias, la peor de ellas son las especies de hongos *Gloeosporium mangifera* y *Erysiphe cichoracearum* (Frohlich y Rodewald 1970). *G. mangifera*, un deuteromicete es particularmente dañino donde la humedad es muy alta; siendo un problema muy serio en las bajuras tropicales húmedas. Primeramente aparece como una mancha pardo oscura en las hojas y manchas negras en las ramas distales y en las flores. Conforme progresa la enfermedad las flores se tornan negras, y se marchitan al igual que las ramas, nuevas y los frutos. Las manchas negras se extienden a las frutas abortando las más jóvenes; esto causa que los frutos jóvenes aborten. Las frutas mayores permanecen en el árbol. El "mildiú" polvoso, *E. cichoracearum*, un ascomicete, es también un problema serio en muchas áreas, pues causa pérdidas de 5 a 20% de las cosechas. Aparece como manchas blancas polvosas y ataca las flores nuevas y los frutos. Los extremos pilosos de las flores sin abrir son los que se infeccionan primeramente, luego el hongo viaja, en forma lenta, del eje floral hacia el pedúnculo, alimentándose de los pétalos de las flores y los frutos muy

inmaduros. Las moscas de las frutas de los géneros *Ceratitis* en el Mediterráneo y *Anastrepha* en Sur América, México y las Indias Occidentales se reproducen en los frutos, tornándolos incomedibles. Con destruir los frutos infectados caídos se reduce en algo el problema. Los saltadores del mango, del género *Indiocerus*, son plagas serias de las flores y los gorgojos del género *Cryptorhynchus*, de las semillas.

Frölich, G.; Rodewald, W.; et al. 1970. *Pests and diseases of tropical crops and their control*. Oxford: Pergamon Press.

León, J. 1968. *Fundamentos botánicos de los cultivos tropicales*. San José: Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA.

Purseglove, J. W. 1968. *Tropical crops: Dicotyledons*. Vol. 1. New York: John Wiley.

Singh, L. B. 1960. *The mango*. London: Leonard Hill.

PAPAYA

S. Risch

La papaya es un árbol de vida corta, de crecimiento rápido y de madera suave, de 2-10 m de altura y generalmente no tiene ramas. *Carica papaya* nunca se ha encontrado en su estado natural, aunque Purseglove (1968) dice que probablemente tuvo su origen en el sur de México y Costa Rica. El tallo es recto y cilíndrico, con cicatrices prominente de hojas (fig. 6.13). Las hojas son hondamente lobuladas y palmeadas y se encuentran muy hacinadas cerca del ápice del tronco en forma espiral; se le encuentra en alturas de mediana a bajas en todo el territorio de Costa Rica, en suelos fértiles bien drenados. En el Pacífico Seco a menudo necesita irrigación para una producción adecuada. El árbol crece muy bien únicamente a pleno sol; cuando se le encuentra como una especie escapada en crecimiento secundario natural, esta no produce si hay alguna sombra.

La papaya generalmente es dioica, pero hay también formas hermafroditas. Las flores pequeñas, blancas o amarillas, son muy fragantes y se producen en gran abundancia cerca del ápice del tronco. Las flores masculinas se encuentran en gran número en tallos florales decumbentes, y las femeninas en tallos cortos rameados en las axilas de las hojas. Es interesante que tanto los árboles masculinos como los hermafroditas (pero nunca los femeninos) pueden sufrir una reversión sexual; el tipo de flores que produce un árbol depende de la edad, la estación, y probablemente de otras variables. En los árboles hermafroditas el clima cálido favorece la esterilidad femenina, y tales árboles pueden convertirse en femeninos fértiles durante los meses fríos. No se puede saber si un árbol es masculino, femenino o hermafrodita, sino hasta que empiece la floración.

No se conoce con certeza el método de la polinización natural. Aunque a menudo se dice que la papaya se poliniza por efecto del viento; que insectos pequeños como los saltadores pueden ayudar, además las flores nocturnas de olor dulce se polinizan por medio de los escintidos. Árboles femeninos aislados han producido frutas aun cuando estuvieran a unos 700 metros del árbol masculino más cercano (Purseglove 1968).

La planta produce frutos grandes y carnosos de 7 a 30 cm de largo y con un peso hasta de 9 kg (las frutas de las flores pistiladas son oblongas a casi esféricas; aquellas de las flores hermafroditas son en forma de pera o cilíndrica). Las pieles lisas sin arrugas y verdes se tornan amarillentas o anaranjadas cuando se maduran. La carne comestible es amarilla, anaranjado o rojizo, de una consistencia de mantequilla con un sabor ligero y agradable.

Los frutos frescos se comen en todo el territorio de Costa Rica. Los usan para hacer frescos, jaleas, y helados, y las frutas cristalizadas se conservan en sirope. La parte comestible del fruto fresco contiene aproximadamente 88% de agua, 10% de azúcares, 0.5% de proteínas, 0.1% de grasas, 0.6% de cenizas, 0.7% de fibra. Es alto en vitaminas A y C. Las hojas nuevas del árbol se pueden comer como espinacas.

La papaína que se prepara del látex seco de los frutos inmaduros es una enzima proteolítica usada como

suavizador de carnes, como goma de mascar, y en cosméticos, como una droga para las afecciones digestivas, y en la industria de la curtiembre para bañar los cueros, para eliminar la goma de la soda natural, y para darle resistencia al encogimiento a la lana natural. Aún no está establecida la industria de producción de papaína en Costa Rica.

La gran cantidad de semillas que contiene el fruto son parietales y están adheridas en cinco filas en la pared interior del ovario, son esféricas, de aproximadamente 5 mm de diámetro, y envueltas en una masa gelatinosa formada por el integumento exterior. Cerca de 20 semillas secas pesan un gramo.

Entre las enfermedades más comunes de la papaya tenemos varias: virus mosaico y mildius; ambas tienen una gran variedad de insectos vectores, incluyendo los áfidos, y probablemente otros insectos. La plaga de insectos más seria en Costa Rica es la mosca *Toxotrypana curvicauda* (Gerstaecker) (Tephritidae). La hembra mantiene por algún tiempo el ovipositor en la fruta, el látex de la planta se solidifica al contacto con el aire y aparentemente se le pega al ovipositor y a menudo el insecto no se puede despegar de la fruta (Poncianó 1966). El desarrollo desde el huevo a la mosca adulta requiere de 45 a 60 días. Las hembras adultas son activas únicamente una hora antes y una hora después del amanecer y a la puesta del sol. Mientras que los machos generalmente son activos durante todo el día. Las hembras vuelan únicamente distancias cortas, al parecer muchos animales y pájaros, al llevarse los frutos en descomposición con las larvas de las moscas en desarrollo, son agentes de dispersión importantes. Los ácaros y pseudocóccidos (frecuentemente cuidados por hormigas) son otras plagas de importantes artrópodos de la papaya, y las aves ocasionalmente atacan los frutos sanos.

En la Costa Rica rural, la papaya es uno de los muchos cultivos de subsistencia en las fincas pequeñas y su consumo local es grande. Es común ver varios árboles que crecen cerca de la casa del agricultor. La papaya comercial se produce en fincas de tamaño mediano a grande, en combinación con aguacates y mangos. Costa Rica produjo un promedio de 3,000 toneladas métricas de papaya por año en los últimos 10 años (FAO 1978).

La papaya generalmente se propaga por semillas que se pueden sembrar en cajas de madera, y luego se transplantan a vasijas individuales después de unas tres semanas, luego de otras 3-4 semanas están listas para sembrar en el huerto. Generalmente se siembra una planta masculina por cada 25 a 100 femeninas. Los rendimientos por árbol varían entre 30 y 150 frutos por año (hasta 15 toneladas de fruta comercial por acre). A menudo se practica el policultivo, que parece ser especialmente ventajoso durante el período de crecimiento inicial de los árboles, al igual que la aplicación de abonos orgánicos (humus).

Para la producción de papaína, el sangrado comienza cuando el fruto inmaduro alcanza 10 cm o más de diámetro. Esto se lleva a cabo cuando se hace de 3 a 4 cortes verticales cerca de 0,25 cm de hondo y el látex se recoge en vasijas cubiertas de manta, montadas en marcos de madera

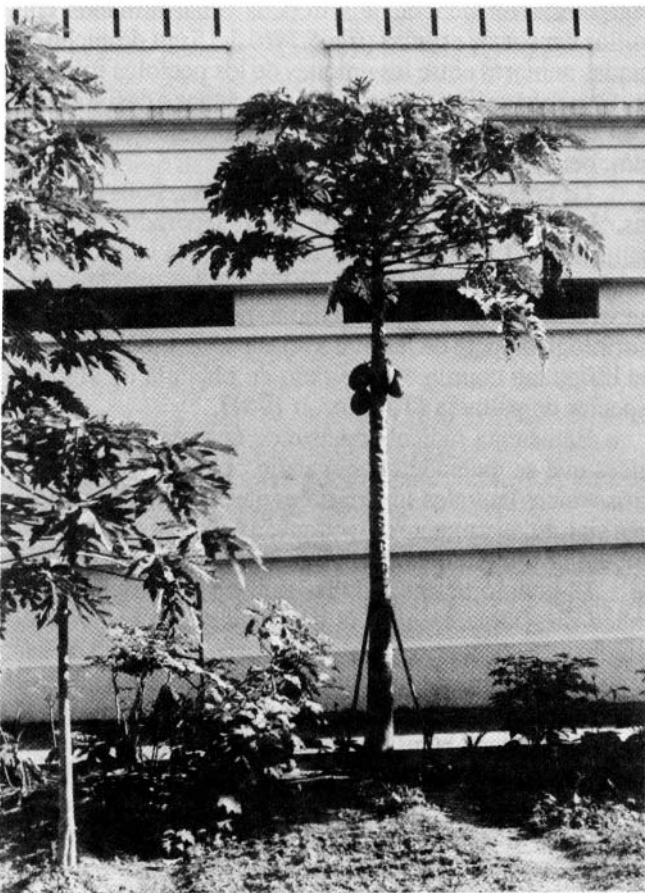


Fig. 6.13 Árbol femenino de *Carica papaya* con frutos caulifloros casi maduros. Liberia, Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

pegados al tronco. Los frutos en desarrollo se sangran de nuevo, entre los cortes previos, una vez por semana. Los frutos maduros contienen poco látex, y los frutos sangrados aún son comestibles cuando maduran. Un árbol produce el 50% de su producción total de papaína en el primer año de cosecha, 30% en el segundo año, y 20% en el tercer año, después de lo cual se resiembra. El rendimiento de papaína seca es de 50 a 80 kg por hectáreas.

Food and Agriculture Organization (FAO). 1978. *Production yearbook, 1977*. Vol. 31. Rome: FAO.

León, J. 1968. *Fundamentos botánicos de los cultivos tropicales*. San José: Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA.

Ponciano, P. A. M. A. 1966. Mosco o avispa de la papaya. *Rev. Agric.* 38(2):78-80.

Purseglove, J. W. 1968. *Tropical crops: Dicotyledons*. Vol. 1. London: Longman.

PEJIBAYE

J. Vandermeer

Durante la estación seca en Costa Rica es común ver frutos pequeños de una palmera, de color rojizo o amarillo, de venta en el mercado y en las calles de San José. Esta deliciosa fruta popular, de la palmera de pejibaye, es uno de los alimentos casi completamente costarricense. Aunque la especie (*Bactris gasipaes*) se extiende desde Nicaragua a Bolivia (Seibert 1950), únicamente en Costa Rica—y en menor grado en Panamá—es que se ha convertido en un artículo de alimento popular (Popenoe y Jiménez 1921; Kitzke y Johnson 1975). Aunque varias tribus aborígenes de América (Venezuela, Colombia, Ecuador), lo consideran como un artículo básico de alimento (Popenoe y Jiménez 1921), como el caso de los indígenas costarricense en los sectores occidentalizados de la sociedad donde no se le acepta con mucho entusiasmo. En algunas áreas la gente considera el pejibaye un alimento para cerdos (Johannessen 1966a).

La especie se distribuye desde el nivel del mar hasta 1.000 m de altura aunque pueden producirse algunos árboles* enanas en alturas superiores a 700 m (Johannessen 1966a). Los árboles se dan mejor en las bajuras de alta precipitación pluvial. Desde Sur América hasta Panamá se pueden encontrar árboles individuales en su estado natural en los bosques, pero en Costa Rica se han observado únicamente asociados al hombre. Algunos de los mejores sitios son las terrazas inferiores de los ríos más

grandes, tales como el Reventazón, el San Carlos, y El General. El crecimiento y el rendimiento son quizá influenciados fuertemente por el tipo suelo, siendo aparentemente los suelos jóvenes, de limos provenientes de los aluviones pluviales los mejores (Johannessen 1966a).

En el camino de San José a Puerto Viejo de Sarapiquí, después de descender la vertiente este de las montañas, se nota que esta especie (fig 6.14a) es uno de los árboles más comunes a la orilla de la carretera. La mayoría de los individuos están asociados a la habitación humana; casi todas las familias entre San Miguel y Puerto Viejo tienen por lo menos un árbol de pejibaye en su parcela. Este método de cultivo—de individuos aislados asociados con pequeñas parcelas,— es sin duda el hábito más común de la especie en Costa Rica, pero también se le encuentra en grandes plantaciones (Johannessen 1966a) que abastecen gran parte de la producción comercial. Así, desde un punto de vista ecológico, la especie existe en dos modalidades; como individuos aislados altamente dispersos en toda la campiña y en grandes monocultivos. Ambas modalidades existen en la estación de campo de La Selva.

El tronco de la especie crece de 10-15 m de alto y casi siempre en tallos múltiples, o sea que generalmente se desarrollan vástagos (mamones) en la base del tronco, que eventualmente forman individuos de hasta de seis tallos en la misma base. Varios horticultores han intentado desarrollar técnicas de propagación vegetativa, con los mamones, pero hasta el momento sus resultados han sido negativos. En general, los troncos están armados con anillos densos de espinas (fig. 6.14b) 5-15 cm de ancho en bandas anulares entre las uniones de los pecíolos foliares. Por lo menos existe una variedad sin espinas o casi sin ellas y en la actualidad se está propagando (G.S. Hartshorn, com. pers.).

La hoja es grande, pinnaticompuesta, llena de espinas. Las pinnas, en grupos de 2 a 7, separados por una franja de 1 a 1,5 cm de ancho, salen desde la vena central, como es común en el género; también se produce una hoja nueva cada 2 a 4 semanas. Las hojas nuevas se diferencian morfológicamente de las más viejas por su típica apariencia bifida tan común en el estado de plántula de muchas especies de palmera (Tomlinson 1961).

El sistema radical consiste de una masa central de raíces que se extienden hacia abajo por varios metros, y varias raíces laterales superficiales que pueden ocupar una área significativamente mayor que la que ocupa la proyección de la sombra del dosel (Vandermeer 1977).

El racimo portador de las flores se desarrolla en el tronco directamente encima de la inserción central del pecíolo. Las flores son en su mayoría estaminadas, excepto en la terminal de cada raquila. Únicamente hay flores pistiladas en el extremo de cada raquila, mientras que en el resto de la inflorescencia hay flores masculinas y femeninas intercaladas, más o menos, al azar. Las flores masculinas caen del racimo en 24 hrs., tan sincronizadamente, que producen una "lluvia de flores" debajo del árbol (J. Beech, com. pers.). Aunque grandes cantidades de insectos visitan las flores, en la actualidad no existen publicaciones detalladas del mecanismo de polinización.

* N. del E. Esta, como todas las palmas de gran porte, es técnicamente una hierba como el plátano y banano. Árbol es usado aquí en el sentido de tamaño.

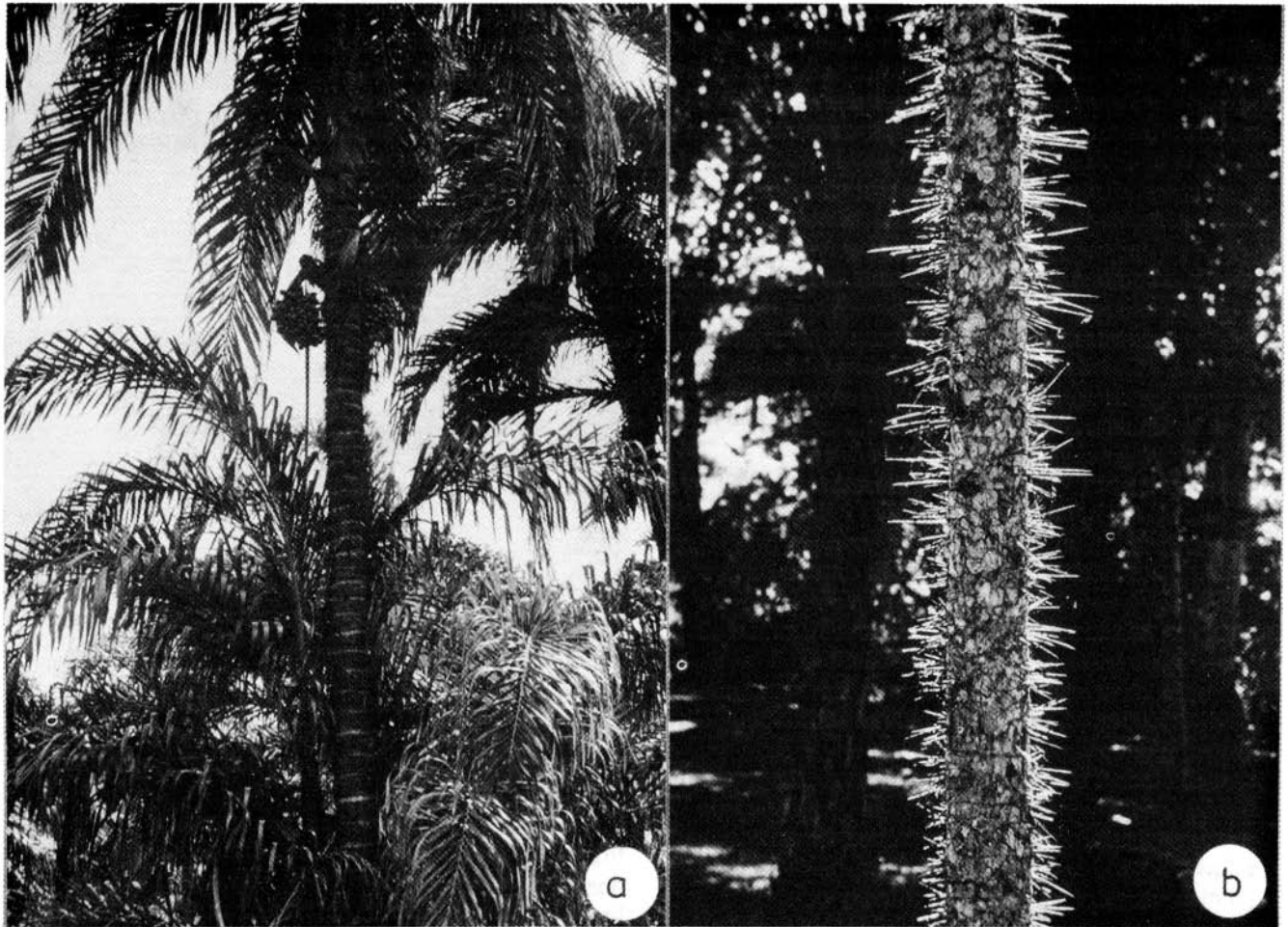


Fig. 6.14 Palmera de peyibaye. a) árbol adulto con dos racimos cerca de un m debajo de las hojas inferiores. b) tronco de árbol joven mostrando las espinas que aparentemente desaniman a los roedores trepadores. Finca La Selva, Sarapiquí, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

El fruto contiene una única semilla rodeada de un material fibroso comestible que puede ser de 2 a 6 cm de diámetro y de largo y puede ser redondo, alargado, cilíndrico, o piramidal. El color del fruto tiende a ser constante para cada individual, pero puede variar desde amarillo a verde, anaranjado a rojo en árboles diferentes. A veces un fruto contiene dos semillas unidas o carece totalmente de ellas.

Una gran cantidad de animales consumen sus frutos y he visto a loras y oropéndolas picoteándolos en el árbol. Aunque es común ver tucanes y lapas en los árboles de peyibaye, nunca las he visto comiendo los frutos. Aparentemente las espinas en el tronco y las hojas desaniman a los mamíferos arbóreos, pero los frutos que caen al suelo constituyen un alimento muy apetecido para los mamíferos terrestres. Los ratones (*Heteromys desmarestianus*), (*Hoplomys gurnurus*), y los agutíes (*Dasyprocta punctata*) comen los frutos del peyibaye ávidamente, lo mismo que el ganado vacuno. Las áreas sembradas de peyibayes en la estación experimental de La Selva, son los mejores lugares para observar los agutíes en su estado natural.

Hay dos partes del árbol que tienen un valor potencial muy grande, son el fruto y el corazón o sea el palmito. También se hace una bebida fermentada de la savia cuando

se corta el tronco, las flores tiernas se comen cocinadas con huevo, y las capas exteriores del tronco dan una madera dura y flexible. Los indígenas antiguamente hacían sus lanzas, sus flechas y sus arcos de esta madera.

El valor nutritivo de la fruta es muy variable (Johannessen 1967). En una muestra de 18 árboles, este autor obtuvo los siguientes datos para fruta fresca: agua, 56%; grasa, 6%; fibra cruda, 1%; proteína, 2%; cenizas, 0,7%; más significativo que estos valores fue la variabilidad. Hay un ámbito de 5 veces en contenido de grasa, de 8 veces en el ámbito de caroteno, y de 23 veces en vitamina C. El contenido proteínico es relativamente alto (0,31-2, 85%) para un alimento que es considerado como una fuente de almidón.

Además de la fruta, el corazón (palmito) o tejido que rodea el meristema, es muy apetecido y recientemente he encontrado un nicho en la producción comercial; es tierno y delicioso, y se le come hervido o crudo.

El rendimiento de las plantaciones de peyibaye rivaliza con aquel de las milpas comerciales (Hunter 1969); un informe reciente de National Academy of Sciences (1975) incluye la especie entre los cultivos tropicales de gran valor potencial relativamente desconocidos. Desde un punto de vista estrictamente ecológico, la especie es ahora muy

importante debido a la gran distribución de árboles aislados y también por el hábitat que produce cuando se siembra en plantaciones. Si, como es de esperar, su abundancia y distribución aumentan en los próximos años, debiéramos tener mayores conocimientos acerca de su autoecología y sobre la ecología del hábitat que crea.

- Hunter, J. R. 1969. The lack of acceptance of the peji-baye palm and a relative comparison of its productivity to that of maize. *Econ. Bot.* 23:237-44.
- Johannessen, C. L. 1966a. Pejibayes in commercial production. *Turrialba* 16(2):181-87.
- . 1966b. Pejibaye palm: Yields, prices, and labor costs. *Econ. Bot.* 20(3):302-15.
- . 1967. Pejibaye palm: Physical and chemical analysis of the fruit. *Econ. Bot.* 21:371-78.
- Kitzke, E. D., and Johnson, D. 1975. Commercial palm products other than oils. *Principes* 19:3-24.
- National Academy of Sciences. 1975. *Underexploited tropical crops with promising economic value*. Washington, D.C.: NAS.
- Popenoe, W., and Jimenez, O. 1921. The peji-baye, a neglected food-plant of tropical America. *J. Hered.* 12(4):151-66.
- Seibert, R. J. 1950. The importance of palms to Latin America: Pejibaye a notable example. *Ceiba* 1(2):65-74.
- Tomlinson, P. B. 1961. Essays on the morphology of palms. III. Seedling leaves and juvenile foliage. *Principes* 5:8-12.
- Vandermeer, J. H. 1977. Observations on the root system of the peji-baye palm (*Bactris gasipaes* in H.B.K.) in Costa Rica. *Turrialba* 27:239-42.

CERDOS

R. Rice

El cerdo (fig. 6.15) es un biungulado del orden Artiodactyla. La familia es Suidae, de los cerdos del Viejo Mundo, en donde se han encontrado todos los restos fósiles conocidos, (Mount 1968). Se sabe que los cerdos fueron domesticados en el Cercano Oriente por ahí del año 7000 A.C. (unos 1.500 años después de la oveja). Las pruebas más antiguas de esta domesticación fueron encontradas en lo que es hoy Turquía.

Hafez (1962) cuenta que el cerdo doméstico (*Sus domesticus*) del Hemisferio Occidental moderno es descendiente de los cerdos salvajes europeos (*Sus scrofa*) y del cerdo del lejano Oriente (*Sus vittatus*). Parece que hay algunas pruebas que los indios de Costa Rica "tenían en su poder" el cerdo salvaje a la llegada de los españoles (Maroto 1970), aunque aún no está claro si realmente fue domesticado.

En Costa Rica hay muy pocas porquerizas comerciales, ya que se ha considerado la cría de cerdos como un

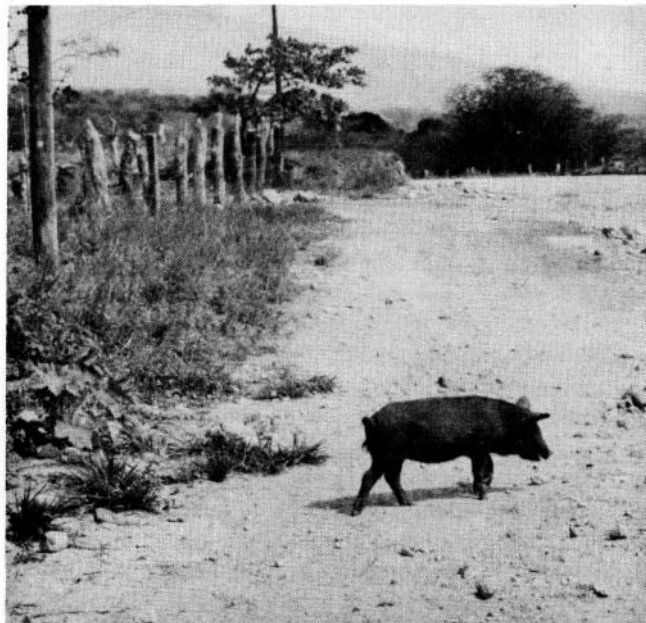


Fig. 6.15 *Sus scrofa*, adulto pequeño que muestra comportamiento de escape Potrerillos, Guanacaste, Costa Rica (Foto D. H. Janzen).

negocio complementario. El mercado principal colinda con una planta empacadora cerca de Alajuela. Los cerdos de los pequeños agricultores se encuentran deambulando libremente a lo largo de los caminos, en los potreros o bosques y aún en las playas, en donde, según las gentes locales, los cerdos buscan y consumen cangrejos.

Los cerdos generalmente reciben poca atención en la Costa Rica rural y en muy raras veces es alimentado con granos, ya sea por ser alimentos básicos humanos (maíz) o que su valor es muy elevado para alimentar un animal que puede subsistir de otra manera. El alimento suplementario del cerdo consiste, en bananos y plátanos con resultados bastante buenos. Los cerdos también se crían relativamente bien con tubérculos y crecen bien y muy rápidamente en las bajuras húmedas. Sin embargo, la proteína de estos alimentos es poco balanceada, de modo que el crecimiento es lento y la productividad reducida. Ya que es difícil encontrar una fuente de proteína confiable, el productor de cerdos individual debe adaptar las raciones alimenticias a lo que puede conseguir. El frijol de soya —una fuente de excelente proteína— no crece muy bien en Costa Rica, y aunque se consigue el millo, el porcicultor tiene que competir con los criadores de pollos por este grano. La harina de hueso y de pescado, a menudo se consiguen, pero la calidad no es uniforme, de modo que uno de los problemas mayores que tiene que enfrentar el porcicultor es encontrar una fuente adecuada de proteína y el problema es que se necesita más de un año para que un puerco alcance 150 lb. (R. Baker, Comm. Pers.).

El clima de Costa Rica es muy favorable para la porcicultura, ya que nunca hay extremos grandes, pero aún así la matanza anual es alrededor de 80.000 cerdos con un rendimiento de únicamente 4.000 toneladas métricas de carne. El número promedio de cerdos por hectárea en

Costa Rica es de doce, comparado con 87 vacas y 9 caballos por hectárea (Maroto 1970). Se importan grandes cantidades de cerdos, principalmente de Nicaragua, no hay cólera porcina, aunque sí otras enfermedades y parásitos, pero aparentemente no presentan una amenaza mayor que aquella en los Estados Unidos.

Hafez, E. S. E., ed. 1962. *The behavior of domestic animals*. Baltimore: Williams and Wilkins.

Maroto, A. S. 1970. *Historia agrícola de Costa Rica*. Ciudad Universitaria: "Rodrigo Facio."

Mount, L. E. 1968. *The climatic physiology of the pig*. Baltimore: Williams and Wilkins.

PIÑA

D.H. Boucher

La piña pertenece a la familia Bromeliaceae, de las monocotiledóneas, que consisten principalmente de especies de plantas epifíticas a menudo llamadas "plantas de aire" o piñuelas (Padilla 1973). El género *Ananas* es originario de América del Sur y se conoce una gran variedad de especies silvestres de frutos pequeños. La piña domesticada, *A. comosus*, no se encuentra en su estado natural, aunque probablemente tuvo su origen en las Cuenca del Amazonas o del Paraná. Se le cultivaba en toda la

América a la llegada de Cristóbal Colón, quien la transportó al Viejo Mundo en su segundo viaje. Hoy se le cultiva en todos los trópicos, encontrándose Hawaii y Malasia entre los mayores productores.

Costa Rica no es un productor importante en el mercado mundial, aunque sí exporta pequeñas cantidades de la fruta, ya sea fresca o enlatada, o su jugo. Se estima que la producción de 1977 fue de 9.000 toneladas métricas, un aumento de 4.000 toneladas sobre las cifras de 1969-71 (FAO 1978). La mayoría de las plantaciones comerciales están en la Meseta Central al oeste de Alajuela y en el Valle del Río Grande en Tárcoles, y en las áreas colindantes con la provincia de Puntarenas.

La piña es una planta en roseta (fig. 6.16) con hojas grandes, entrenudos cortos, y raíces poco profundas. Produce una única inflorescencia de 100 a 2000 flores desde el centro de la roseta, generalmente unas pocas cada día durante un mes o más. Aunque producen abundante néctar y son visitadas por insectos polinizadores, raramente producen semillas viables, de modo que la propagación es totalmente vegetativa. La fruta es múltiple, formada por la fusión de todas las flores incluidas en las brácteas que las subtienden. La piña madura es generalmente amarilla, aunque a veces se encuentran frutos rojos.

La mayoría de las variedades tuvo su origen de mutaciones somáticas y la propagación es difícil debido a la falta de híbridos. En la variedad "cayenne", la más común, se conocen los tipos tanto de hojas espinosas como las de hojas lisas, pero únicamente las lisas fueron se-



Fig. 6.16 Plantación de *Ananas comosus* en Puerto Rico (Foto D. H. Janzen).

leccionadas y hoy no existen plantaciones del tipo espinoso (León 1968).

El nombre específico *comosus* significa pelo largo por los tricomas en la parte inferior de las hojas que son blanquecinos y se les puede quitar fácilmente, aún no se ha establecido claramente su función. La parte superior de la hoja tiene una cutícula gruesa que al reducir la evaporación puede almacenar cantidades grandes de agua dentro de sus hojas. De las fibras blancas del interior de las hojas se puede hacer cordelería y aún telas, aunque no se le explota comercialmente como a las fibras del agave.

Las raíces son relativamente poco profundas y a menudo se puede volcar la planta totalmente y aunque la fruta pueda seguir creciendo, la parte superior puede quemarse por el sol. Es aconsejable sembrar las plantas muy densamente de modo que puedan sostenerse unas a otras. Las raíces adventicias que crecen cerca de la base pueden penetrar el suelo y funcionar como raíces comunes, mientras que aquellas que se originan más arriba del tallo a veces se enrollan en él.

Hay varias maneras de propagar la planta, por ejemplo los tallos ("mamones") que brotan del tallo se pueden enraizar para producir plantas nuevas a la par de las viejas. También se puede separar los "mamones" de la planta principal y sembrarlos, en cuyo caso se puede llevar de 1,5 a 2 años antes de la primera cosecha.

La piña crece en una gran variedad de climas y de suelos y se le cultiva para el consumo local en muchos sitios de Costa Rica. La planta no tolera el congelamiento ni largos períodos de sequía pero puede crecer muy bien a la sombra parcial. La fertilización aumenta los rendimientos pero es a menudo innecesario fertilizar en suelos volcánicos. La planta puede también absorber nutrientes del agua de lluvia que se recoge en las axilas de las hojas y en el centro de la roseta.

Las plagas mayores son los nemátodos, que pueden causar grandes daños y los gusanos, los áfidos, y los ácaros también pueden reducir los rendimientos. Varias enfermedades fungosas causan la podredumbre de las hojas de la base y de las frutas (Hayes 1960).

La fruta tiene un alto contenido de agua y de azúcares (8-15%). La madurez se puede ver por el color externo y los compradores experimentados también pueden detectar piñas aguadas o demasiado maduras con solo golpearlas con la mano abierta y escuchar el sonido.

Food and Agriculture Organization (FAO). 1978. *Production yearbook, 1977*. Rome: FAO.

Hayes, W. B. 1960. *Fruit growing in India*. 3d ed. Allahabad: Kitabistan.

León, J. 1968. *Fundamentos botánicos de los cultivos tropicales*. San José: Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA.

Padilla, V. 1973. *Bromeliads*. New York: Crown.

PAPAS

M. T. Jackson

La papa (*Solanum tuberosum*) es miembro de la familia Solanaceae, como son los tomates, los chiles, la berenjena, y el tabaco. Al contrario de lo que ocurre con otros solanáceas las papas se reproducen tanto sexual como asexualmente, aunque en la actualidad de producción comercial es por propagación vegetativa por medio de tubérculos. La vida de la planta individual comienza con un tubérculo o estolón de la planta madre. El tubérculo es un tallo subterráneo muy agrandado y modificado que funciona como un órgano de almacenaje de alimentos, con hojas escamosas diminutas y yemas u "ojos". Los estolones son tallos subterráneos que pueden convertirse en aéreos si llegan a la superficie del suelo. Los tubérculos se producen como abultamientos entre la yema terminal y el penúltimo internudo en expansión del estolón. Las hojas de la papa son compuestas imparipinadas y la inflorescencia típica es una cima terminal que brota en un pedúnculo cuyo largo depende de la variedad.

En Costa Rica se cultivan comúnmente dos variedades, atzimba y rosita, aunque el primero representa cerca del 85% de la producción. Las hojas de atzimba son grandes, de color verde claro, la planta es de altura mediana, y de crecimiento erecto. Las flores son blancas (fig. 6.17a), los tubérculos oblongos, de piel blanca, lisa, de carne amarillenta y los ojos de mediana profundidad. El follaje de rosita es un verde más oscuro y su hábito de crecimiento es también erecto. Las flores son de color lila, los tubérculos oblongos, la piel es rosada y lisa; los ojos son más profundos que los de atzimba. La inflorescencia en ambas variedades es abundante, no así en las variedades norteamericanas y europeas.

En Costa Rica, como en el resto de los países centroamericanos, se cultivan las papas en menos del 1% del total de las tierras de labranza. Sin embargo, en la provincia de Cartago, el cultivo de la papa es uno de las más importantes actividades agrícolas y da trabajo e ingresos a un sector considerable de la población rural.

En 1976, se estimó que el área cultivada de papas era de 3.000 hectáreas con una producción total de aproximadamente 50.000 toneladas métricas, de las cuales el 98% se produjo en la provincia de Cartago. La mayoría de las papas se cultivan en las faldas del volcán Irazú (fig. 6.17b), entre 1.400 y 3.000 m, donde el clima es fresco y húmedo con únicamente una estación seca breve (de 2-4 meses). También se cultiva la papa en la provincia de Heredia, en Zarcero, y en las faldas del Volcán Turrialba. El cultivo de la papa se concentra en un área relativamente pequeña del Valle Central debido, principalmente, a los factores climáticos y de suelos, así como a la tradición y a la proximidad de los mercados en el área metropolitana de San José.

Las estaciones de cultivo dependen no sólo del clima sino también de la altura. Las faldas del Irazú, con exposición hacia el este en las vecindades de Pacayas, y del Volcán Turrialba, son influenciadas por el Atlántico,



Fig. 6.17 *Solanum tuberosum* a) flores y hojas. b) papal en plena flor. Parte alta de Cartago, Costa Rica (Fotos D. H. Janzen).

siendo, en general, más húmedas; las expuestas al sur y hacia el oeste del Volcán Irazú (Llano Grande, Tierra Blanca, Cot, Potrero Cerrado) y otras áreas en el Valle Central son influenciadas por el régimen climático del Pacífico y tienen una época seca desde enero hasta abril.

Entre 1.400 y 2.000 m (Cartago a Potrero Cerrado), la siembra es en mayo y la cosecha madura aproximadamente 3,5 meses después. De Potrero Cerrado a San Juan de Chicué (2.000 m a 2.800 m) la siembra principal es de abril a octubre y se cosecha después de 4 meses. Más arriba de 2.800 m, el ciclo de crecimiento es aproximadamente de 5 a 6 meses, debido a las temperaturas más bajas y a la menor intensidad de luz, causada por la continua cubierta de nubes. Sin embargo, la presencia de nubes y su consecuente humedad, permite adelantar la siembra hasta febrero o marzo.

Gran parte del cultivo se lleva a cabo en laderas con grandes pendientes, ocupándose maquinaria únicamente para la preparación del suelo antes de la siembra. La siembra se hace con mano de obra y bueyes. Las distancias entre surcos son de 70-80 cm aproximadamente pero las distancias entre planta y planta varían, dependiendo de si la cosecha es para la producción de "semilla" o para el consumo, generalmente una distancia de 30 cm es para la producción de papas de consumo. Aproximadamente se

necesitan dos toneladas métricas de "semilla" papa (para 40-60 gramos c/u) para sembrar una hectárea. Las papas para "semilla" se producen en las elevaciones mayores del Volcán Irazú porque ahí los insectos vectores de las enfermedades virales, así como las bacterianas son menos comunes.

La papa se cultiva en lomillos para tapar bien a los tubérculos nuevos y darles suficiente campo. Esta cubierta de tierra evita la formación de tubérculos verdes y las infecciones por varios patógenos. La profundidad de siembra varía de acuerdo con el área, la variedad y época de crecimiento. Los fertilizantes, los insecticidas y fungicidas del suelo se aplican en el fondo del surco a la hora de la siembra, los tubérculos se ponen en el surco y se tapan para formar un lomillo pequeño. Cuando las plantas tienen de 20 a 40 cm de alto se hace la aporca, aumentando la altura del lomillo con tierra suelta, lo que también sirve para controlar las malezas. Estas labores se hacen a mano o por medio de un arado especial tirado por bueyes.

En Costa Rica las papas son atacadas por varias plagas de insectos, y sin un uso adecuado de fungicidas e insecticidas, es imposible cultivarlas exitosamente. La principal enfermedad fungosa, el tizón tardío, es causada por *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary. La variedad atzimba se cultivó originalmente en México por su resis-

tencia al tizón tardío. En Costa Rica, dos factores —el cultivo masivo de esta única variedad y las condiciones locales climáticas— han contribuido a la selección de razas fisiológicas del patógeno que anulan la resistencia genética de la variedad. Las condiciones de muchas áreas del Volcán Irazú son ideales para la esporulación del hongo, y se hace necesario aplicar fungicidas, en forma semanal. El tizón tempranero, causado por *Alternaria solani* (Ell. y G. Martín) Sor., es de menor importancia y se controla con los mismos fungicidas para combatir el tizón tardío. El “chancro” del tallo, causado por *Rhizoctonia solani* Kuhn, está presente en muchos cultivos debido a que se disemina muy fácilmente por medio de los tubérculos, causa daños considerables a los tallos cuando el suelo está frío y húmedo.

También hay aquí dos infecciones bacterianas importantes, la maya bacterial, causada por *Pseudomonas solanacearum* E. F. Smith, y la pierna negra, causada por *Erwinia carotovora* var. *atroseptica* (Van Hall). La primera se encuentra por debajo de 2.220 m y puede persistir en el suelo durante muchos años. Únicamente la rotación de cultivos, incluyendo con pastos, y el uso de semillas sanas, puede reducir la severidad del ataque. La pierna negra es un problema serio en alturas superiores a 2.500 m y se le encuentra en la superficie del tubérculo de semilla, causando un amarillamiento general y maya de la planta por la podredumbre de los tallos, que eventualmente pasa a los tubérculos.

Hay muchas enfermedades virales de la papa, de los cuales PLRV (Potato leafroll virus), PVX, PVY, Y PVS son los más importantes. Los virus son especialmente importantes en la producción de semilla ya que causan una degeneración de las variedades de papa, o sea una reducción en el vigor, en el tamaño de la cosecha y en la resistencia a las enfermedades a largo plazo si se usan los tubérculos de una cosecha infestada como semilla para la próxima. El PLRV es prevalente en Costa Rica y se estima que el 95% de las papas están infestadas con este virus, transmitido por áfidos, principalmente por el áfido verde del melocotón, *Myzus persicae* Sulzer, y por lo tanto los tubérculos para semilla se producen en áreas aisladas, en las alturas mayores, en donde se desconocen los insectos vectores. El PLRV puede causar una reducción en los rendimientos hasta de 90%. El PVY y el PVX combinados también causan reducciones severas en el rendimiento.

Hay también una gran cantidad de plagas de insectos en todas las áreas productoras de papas. Las más importantes son dos especies de polilla del tubérculo, *Phthorimaea operculella* Zeller y *Scrobipalopsis solanivora* Povolni. Estos insectos atacan tanto el follaje como los tubérculos en desarrollo. Las larvas de *Phthorimaea* a menudo taladran los tallos de los tubérculos pero es más común que la hembra ponga sus huevos en los tubérculos expuestos como en el caso de *Scrobipalopsis*. El daño causado por ambas polillas es considerable ya que los tubérculos afectados no tienen valor comercial.

El arroz y los frijoles constituyen el alimento básico en Costa Rica y consecuentemente la papa se utiliza como una legumbre. Debido a los altos costos de producción su

precio es elevado y no es un artículo básico en la dieta de la gente rural de pocos recursos, a pesar de su alto valor nutritivo. La mayoría de las papas se venden frescas a la hora de la cosecha, ya que en el país no hay facilidades para el almacenamiento. Únicamente una pequeña porción de la cosecha se beneficia, principalmente, como papas tostadas y papas listas para cocer y congeladas.

Las investigaciones actuales en Costa Rica están concentradas en el desarrollo de variedades resistentes al tizón tardío y a las variedades resistentes a los virus para la producción de semillas sanas; también a la adaptación de la planta a los climas calientes y húmedos. Con el desarrollo de variedades con resistencia genética a varias plagas y enfermedades, la papa es un potencial para convertirse en un componente más importante en la dieta de un sector más grande de la población de Costa Rica.

ARROZ

J. Stout

El arroz (fig 6.18), la segunda cosecha en importancia en relación con el área sembrada; es una gramínea. Al germinar se forma una raíz seminal después de lo cual empieza el desarrollo de raíces secundarias en los nudos del tallo (raíces adventicias), cuando la planta tiene de cuatro a cinco hojas. El número de estas raíces aumenta de acuerdo con el desarrollo de las hojas en el tallo principal; el número máximo producido coincide con la antesis de la planta. Estas raíces adventicias se hacen independientes del tallo madre una vez que hayan desarrollado tres hojas y cuatro o cinco raíces propias, formando macoyas. Con suficiente sol y agua, y a la temperatura apropiada, la capacidad de formar macoyas depende de las concentraciones de nitrógeno y fósforo en el suelo. Esta etapa, importante para el rendimiento de la cosecha, requiere suelos con más de 3,5% de nitrógeno y de 0,25% de fósforo.

En la antesis se forma una flor en cada espiga, lateralmente, desde la panícula principal. La temperatura óptima para la polinización y la fertilización es de 31 a 32 °C. Si hay suficiente humedad, el porcentaje de polinización es alto y la sequía o las temperaturas bajas durante este período, pueden reducir en mucho las cosechas.

El tamaño del grano de arroz varía muy poco, ya que las glumas interiores y exteriores que contiene el grano, en desarrollo, no se expanden más allá del tamaño de la gluma y adquieren su máximo desarrollo aproximadamente cinco días después de la antesis, al contrario de lo que sucede con los granos de trigo y cebada. De modo que los rendimientos dependen más del número de macoyas, panículas, y de espigas que del tamaño individual de cada grano.

El origen del arroz, alimento básico del sureste de Asia, es más desconocido que el de otros granos, a pesar de su importancia agrícola. Definitivamente existió desde 5000 ó 5300 años antes de la Era Cristiana en Tailandia,



Fig. 6. 18 Plantación de *Oryza sativa* cerca de Bagaces, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (Foto D. H. Janzen)

pero su origen puede remontarse mucho más atrás. Desde China, el arroz fue introducido a Japón y a Europa durante el segundo siglo a. C., y fue traído al Nuevo Mundo después de la Conquista Española.

Oryza sativa, la especie primaria que se usa en la producción mundial de arroz se cultiva, principalmente, en las provincias de Guanacaste y Puntarenas en el lado Pacífico de Costa Rica. En la década de 1950, la provincia de Guanacaste produjo más del 50% del arroz del país, aunque hubo años de sequía severa en esa provincia. Durante este tiempo, se hizo necesaria la importación de arroz, causando aumentos en el precio al consumidor. En la década de 1960, la producción se extendió hacia el sur a lo largo de la Costa del Pacífico, en lugares en donde las condiciones permitían la producción de arroz de secano*. (Únicamente el 10% del arroz de Costa Rica se cultiva por el método de inundación). Ya para 1968 la provincia de Puntarenas, al sur de la provincia de Guanacaste, produjo el 50% del arroz de Costa Rica. Aunque en Costa Rica el arroz ocupa un segundo lugar después del café en cuanto a área cultivada (63.000 ha versus 82.000 ha), es un producto de consumo doméstico y no de exportación, a

menudo ha habido necesidad de importarlo para compensar las malas cosechas.

La mayoría de los costarricenses consumen arroz y frijoles en todas las comidas, ya sea separadamente o combinado en un plato típico llamado *gallo pinto*; almuerzo y cena de frijoles y arroz servido separadamente, con plátanos fritos y posiblemente con un pedazo de carne o una legumbre. Cuando el precio del arroz sube, se puede usar sustitutos, tales como yuca, banano, o plátanos, pero cuando las circunstancias económicas son normales estos sustitutos no son aceptables.

El arroz se cultiva en fincas grandes en la provincia de Guanacaste, pero, es común ver parcelas pequeñas en donde se produce el arroz para el consumo personal, y en tiempos de buenos rendimientos para la venta. El cultivo y la cosecha del arroz, en las parcelas pequeñas, requiere mucha mano de obra. La cosecha se lleva a cabo generalmente en la época húmeda de intenso calor; el blandir de los machetes, el doblegamiento de las espaldas, y el sudor que se mezclan con una humedad del 99%, infunde respeto de más de un miembro norteamericano de la OTS, hacia el agricultor de arroz en pequeño, al verlo durante varias horas en esta ardua labor.

Muchas plagas atacan a *O. sativa*. Los pentatómidos (*Solubea poecila*), chupadores de hojas y tallos pueden retardar el crecimiento de las panículas y dañar el grano.

* N. del E. arroz de secano, el cultivado sin anegación permanente.

Las larvas de los noctuidos atacan las hojas, causando serios problemas, especialmente después de lluvias fuertes seguidas de una gran sequía. Una de las peores enfermedades del arroz es causada por una enfermedad viral llamada "hoja blanca" que puede causar pérdidas hasta de un 75% en la cosecha. Al igual que con el problema del banano en Centro América, el mejor método para evitar las enfermedades virales en el arroz es sembrar variedades resistentes al virus.

En fincas grandes, principalmente en la Provincia de Guanacaste (fig. 6.12), se hace uso extensivo de los fertilizantes e insecticidas, que pueden aumentar la producción del arroz por un tiempo, pero estos métodos costosos también reducen la ganancia neta. El gobierno de Costa Rica está haciendo esfuerzos para desarrollar variedades resistentes a las enfermedades.

CAÑA DE AZUCAR

E. D. McCoy

La caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.) (fig. 6.19) es una gramínea perenne (Gramineae: Andropogoneae) originada en el Viejo Mundo, probablemente en Nueva Guinea. El género *Saccharum* incluye seis especies; cuatro de las cuales son cultígenos, o sea que son incapaces de vivir por períodos largos en el estado silvestre (*S. officinarum*, *S. barberi* Jeswiet, *S. sinense* Roxb., y *S. edule* Hassk.). *S. spontaneum* L. está distribuido ampliamente en Africa, Asia, y el Pacífico; *S. robustum* Brandes y Jeswiet está confinado a Nueva Guinea y las islas vecinas. Casi todos los cultivares comerciales hoy día son híbridos interespecíficos.

La mayoría de los cultivares son altos (2,5-6 m), todos con un culmo segmentado sólido cuya forma y color varía según el cultivar y los factores ambientales. La caña de azúcar se cultiva en una gran variedad de climas, y suelos especialmente entre 35° N y 35° S, aunque los rendimientos más altos se obtienen en suelos pesados pero bien drenados, altamente fértiles, en áreas con temperaturas altas, de abundante luz solar, y alta precipitación (la planta requiere por lo menos 1.525 mm de lluvia por año a no ser que se le cultive con irrigación).

Las regiones principales del cultivo de la caña de azúcar son Australia y al sur de Asia, las Indias Occidentales, América del Sur, y el sur de Norte América (México y los Estados Unidos). Centro América nunca ha sido una región productora de caña de azúcar, y en la actualidad, el área total bajo cultivo aquí es menos de la mitad de lo que es en México.

Costa Rica y los demás países centroamericanos han aumentado sustancialmente la producción de caña de azúcar, especialmente en los últimos 10 años. En Costa Rica ha adquirido una importancia relativa en la economía nacional y la producción de azúcar aumentó paulatinamente durante el principio de la década de 1950, y luego hubo una merma que se detuvo a finales de la década y

desde entonces la producción se ha visto acelerada. Por ejemplo la producción en 1962-63 fue cerca de 96.000 toneladas métricas y en 1970-71 aproximadamente de 168.000 toneladas métricas.

La relativa baja producción de caña de azúcar, en Costa Rica, en el pasado se puede atribuir a varios factores (McPherson 1960), por ejemplo a las altas elevaciones de gran parte de la región cañera, que retarda la madurez de 15 a 18 meses; a la topografía irregular de la región, que no permite un cultivo eficiente; a las grandes distancias transporte, y a la falta de capital. La baja en la producción, a principio de los años 1950, fue el resultado de que en muchas fincas pequeñas el cultivo de la caña se cambió por el del café en la Meseta Central. La reciente tendencia de aumento, en la producción de caña de azúcar en Costa Rica, se debe a un incremento en la producción en las provincias del Pacífico, la principal área productora de caña y a una proliferación en la producción de las provincias del Atlántico, principalmente en San José, Heredia, y Alajuela.

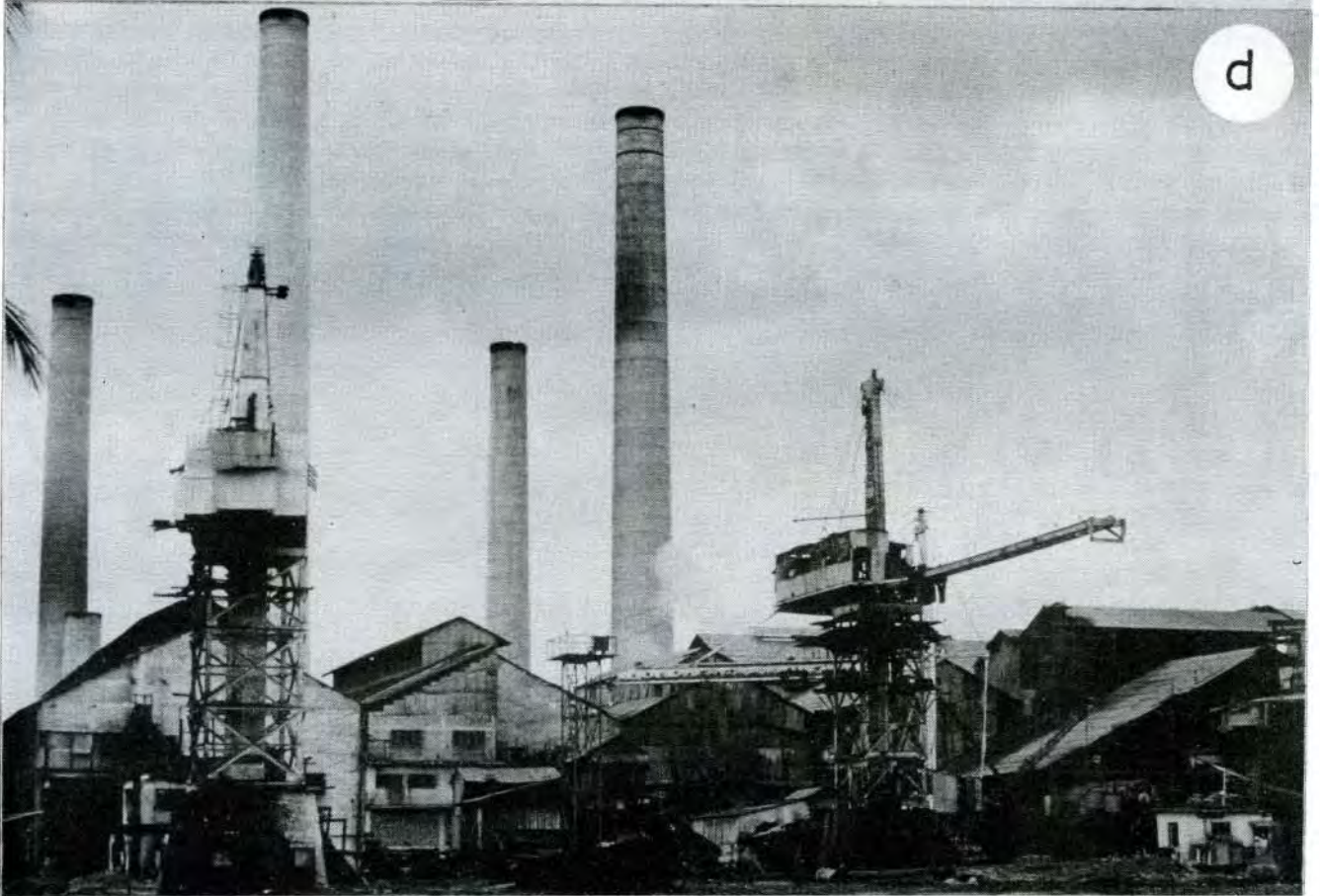
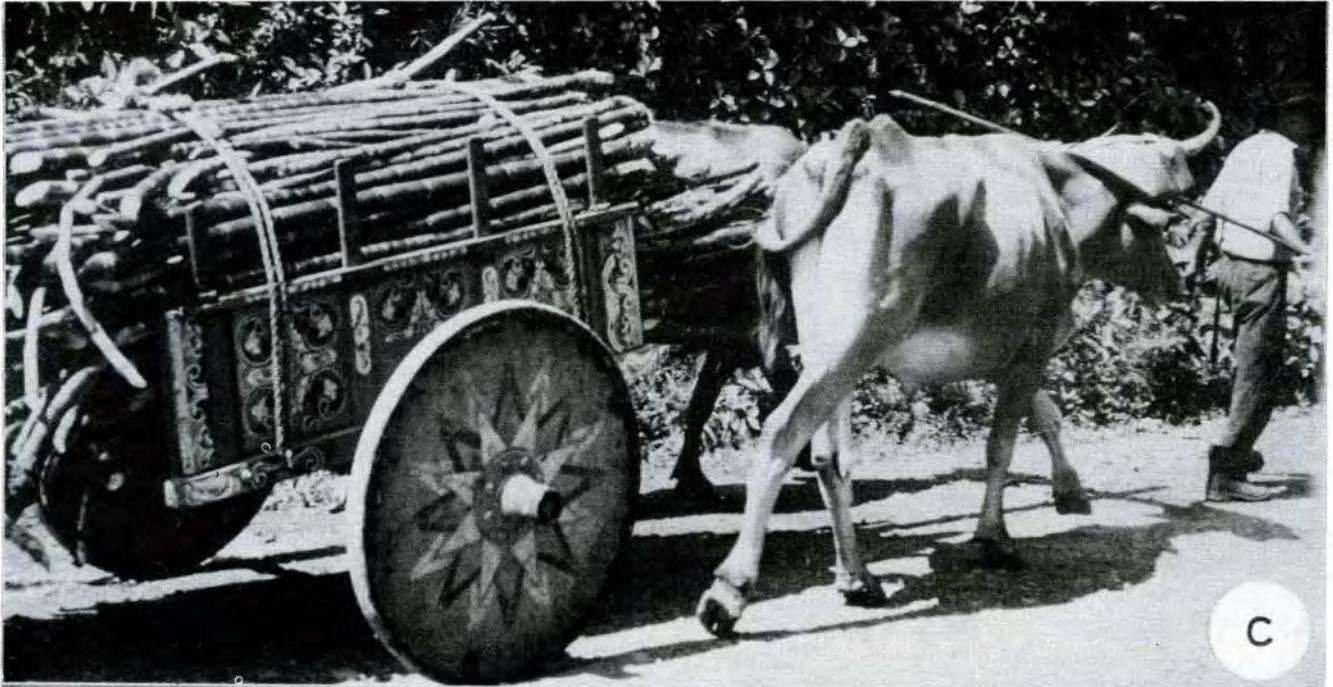
Una gran cantidad de plagas y enfermedades atacan la caña de azúcar, aunque las enfermedades principales y muchas de las plagas de nemátodos están muy diseminadas, la mayoría de las plagas de insectos están controladas (Strong *et al.* 1977; Williams *et al.*, 1969). Se pueden obtener más informes sobre las enfermedades asociadas a la caña en los trabajos de Hughes *et al.* (1964) y sobre los nemátodos en el trabajo de Williams *et al.*, (1969). Box (1953) registra únicamente seis especies de insectos que se alimentan de la caña de azúcar en Costa Rica: *Brassolis isthmia* (Lepidoptera: Brassolidae); *Diatraea guatemalensis* y *D. tabernella* (Lepidoptera: Pyralidae); *Saccharicoccus sacchari* (Homoptera: Pseudococcidae); *Phera obtusifrons* (Homoptera: Cicadellidae); y (?) *Ectecephala tripunctata* (Diptera: Chloropidae). *D. lineolata* y *Schistocerca paranensis* (Orthoptera: Acrididae) probablemente también se alimentan de la caña de azúcar en Costa Rica (Williams *et al.* 1969). Bien puede ser que el número real de las plagas de insectos sea mayor; aquí se conocen alrededor de 30 especies en todo Centro América. En América Central, la literatura sobre las cantidades de especies de plagas para muchos cultivos es escasa, lo que indica que los registros de las plagas agrícolas son deficientes. Se ha hecho poco trabajo sobre el control biológico de las plagas de la caña de azúcar en Costa Rica, pero se sabe que aquí *Trichogramma fasciatum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) y *Paratheresia claripalpus* (Diptera: Tachinidae) son parásitos de *Diatraea* spp.

Los roedores son plagas serias en la caña de azúcar en muchas partes del mundo y Costa Rica no es ninguna excepción. También en el país se ha registrado una gran variedad de plagas de mamíferos. Además se ha observado siempre la presencia de *Rattus rattus* y *R. norvegicus* (Rodentia: Muridae), a las especies nativas de *Zygodontomys* (Rodentia: Cricetidae), a *Heterogeomys* y a *Macrogeomys* (Rodentia: Geomyidae) destruyendo la caña de azúcar.



Fig. 6.19 Saccharum officinarum. a) caña de azúcar cerca de Alajuela. b) plantas maduras con inflorescencias cerca de Alajuela; la altura de la persona en esta foto con el brazo extendido es cerca de 2 m. c) transporte tradicional de la caña hacia un trapiche pequeño cerca de Heredia, Costa Rica. d) Ingenio de azúcar en las bajuras de Veracruz, México (Fotos D. H. Janzen).

Fig. 6.19 c-d continúa en la próxima página.



Barnes, A. C. 1974. *The sugar cane*. New York: Halsted Press.

Box, H. E. 1953. *List of sugar cane insects*. London: Commonwealth Institute of Entomology.

Fernández, O. J. E. 1906. Estudio de los taladradores de la caña de azúcar del género *Diatraea* (Pyralidae:

Lepidoptera) y su importancia económica en Costa Rica. Tesis, Universidad de Costa Rica.

Hughes, G. C., et al., eds. 1964. *Sugar cane diseases of the world*. Amsterdam: Elsevier.

Humbert, R. P. 1968. *The growing of sugar cane*. Amsterdam: Elsevier.

- McPherson, W. K. 1960. *Informe sobre el cultivo de la caña de azúcar y el desarrollo de la industria azucarera en Costa Rica*. San José: Ministro de Agricultura y Industrias.
- Strong, D. R., et al. 1977. Time and the number of herbivore species: The pests of sugar cane. *Ecology* 58:167-75.
- Williams, J. R., et al., eds. 1969. *Pests of sugar cane*. Amsterdam: Elsevier.

LEGUMBRES

M. Holle

Las legumbres, productos vegetales percederos que contribuyen particularmente con minerales y vitaminas a la dieta, se encuentra en todo el territorio de Costa Rica en cuatro situaciones características.

1. *El huerto casero*. Estos huertos son conjuntos aparentemente sin ninguna organización, cultivados cerca de las viviendas, y que incluyen árboles frutales, ornamentales, legumbres, y plantas medicinales. Falta en Costa Rica un catálogo cuidadoso descriptivo de tales sembradíos, como existe en Guatemala (Anderson 1950), en Java (Soemarwoto *et al.* 1975), y en las Filipinas (Sommers 1978). Aquí las observaciones, al azar, muestran que las legumbres más importantes son el chayote (*Sechium edule*), chiles picantes (principalmente *Capsicum sinense* y *C. frutescens* en las alturas menores y *C. pubescens* más arriba de 1.500 m), el tomate pequeño (*Lycopersicum esculentum* var. *cerasiforme*), las calabazas (*Cucurbita* spp.), los condimentos como la "ruda" (*Ruta graveolens*) y los tubérculos como la yuca (*Manihot esculenta*), el camote (*Ipomoea batata*) y algunas hierbas como *Solanum nigrum*, cuyos tallos y flores se consumen a menudo en picadillos con o sin huevos picados o carne. La mayoría de estas plantas son manejadas como cultivos perennes y se producen durante todo el año.

2. *Producción de legumbres para el mercado*. El productor cultiva más de cinco especies al mismo tiempo para el mercado local, principalmente las ciudades más grandes del Valle Central (San José, Cartago, Alajuela, Heredia). Estas fincas están muy esparcidas pero se les encuentra en su mayoría en las áreas de:

Cartago:
Cervantes (papas, tomates);
Paraíso cultivos hortenses
Tejar (repollo, maíz tierno, ayotes, vainicas, etc.);
Volcán Irazú (papas y otros tubérculos, repollo);
Guayabo (repollo, tomates, vainicas).

San José:
Santa Ana y Escazú (cebolla);

Heredia:
Santo Domingo (ajos).
San Antonio de Belén (camote, misceláneos).

Alajuela:
Zarcero (una variedad de especias);
La Garita de Alajuela (tomates).

Limón:
Guápiles/Siquirres (cosechas de tubérculos tropicales; chiles picantes).

En la mayoría de estas regiones la producción se concentra durante la época lluviosa (abril a diciembre) a menos que haya agua para la irrigación. Las fincas raramente pasan de 15 ha. En los cuadros 6.4 y 6.5 se resumen las variedades más corrientes, las prácticas agronómicas, algunas de las plagas principales y los problemas con los insectos.

3. *La finca de producción mixta*. Normalmente los cultivos agronómicos alternan con los cultivos de legumbres ocasionales, hechos al azar y que constituyen una oportunidad para aprender el manejo de diferentes operaciones intensivas. Este sistema se practica en todo el país y las parcelas rara vez pasan de media ha. Los cultivos y sus características son iguales a los descritos anteriormente para las fincas de producción comercial.

4. *La parcela industrial por contrato*. El agricultor se pone de acuerdo con el fabricante para sembrar legumbres tales como tomates, brócoli, chiles picantes, pepinos, y arvejas para el consumo comercial, para incurtidos o para congelar. Tales operaciones pueden darse en la Meseta Central y en Guanacaste. Hay un interés creciente para este tipo de producción, pero en la actualidad no es regular ni concentrada, aunque probablemente continúe desarrollándose en el área de Guanacaste (que es más seco que el resto del país) asociado a proyectos de irrigación.

Anderson, E. 1950. An Indian garden at Santa Lucia, Guatemala. *Ceiba* (Honduras) 1:97-103.

Folquer, F. 1976. *Clasificación botánica y varietal de las hortalizas*. Miscellanea no. 62. Tucuman, Argentina: Facultad de Agronomía y Zootecnia, Universidad Nacional de Tucumán.

Smith, P. G., and Welch, J. E. 1964. Nomenclature of vegetables and condiment herbs grown in the United States. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 84:535-48.

Soemarwoto, O., et al. 1975. The Javanese homegarden as an integrated agroecosystem. Paper presented at the International Congress of Scientists on the Human Environment, 16-26 November 1975, Kyoto, Japan.

Sommers, P. 1978. Description and analysis of the home garden in four areas of the Philippines. M.S. thesis, University of the Philippines at Los Baños, Institute of Human Ecology (tentative title).

Terrell, E. E. 1977. *A checklist of names for 3,000 vascular plants of economic importance*. Agriculture Handbook no. 505. Washington, D.C.: Agricultural Research Service, USDA.

TABLE 6.4 Common (Spanish and English) and Scientific Names of Plants Grown as Vegetables in Costa Rica

Spanish Name	Scientific Name	English Name	Family
<i>Vegetable Crops</i>			
Acelga	<i>Beta vulgaris</i> L.	Swiss chard	Chenopodiaceae
AjÍ, pimiento, chile	<i>Capsicum</i> spp. ^a	Pepper, chili pepper, red pepper	Solanaceae
Ajo	<i>Allium sativum</i> L.	Garlic	Liliaceae
Apio	<i>Apium graveolens</i> L. (dulce group)	Celery	Umbelliferae
Arveja	<i>Pisum sativum</i> L.	Pea, garden pea	Leguminosae
Aracache	<i>Arracacia xanthoriza</i>	—	Umbelliferae
Ayote, zapallo	<i>Cucurbita</i> spp. ^b	Squash	Cucurbitaceae
Berenjena	<i>Solanum melongena</i>	Eggplant	Solanaceae
Broccoli	<i>Brassica oleracea</i> L. (italica group)	Broccoli	Cruciferae
Camote, batata	<i>Ipomoea batatas</i> L. (Poir)	Sweet potato	Convolvulaceae
Caupi, rabiza, frijol de costa	<i>Vigna sinensis</i> (Stickm.) Savi Hassk.	Cowpea, southern pea	Leguminosae
Cebolla	<i>Allium cepa</i> L. (common onion group)	Onion	Liliaceae
Chayote	<i>Sechium edule</i> (Jacq.) Sw.	Chayote	Cucurbitaceae
Coliflor	<i>Brassica oleracea</i> (botrytis group)	Cauliflower	Cruciferae
Condeamor	<i>Momordica charantia</i> L.	Balsam pear, bitter melon	Cucurbitaceae
Jicama	<i>Pachyrrhizus erosus</i> L. (Urban)	Jicama, yam bean	Leguminosae
Lechuga	<i>Lactuca sativa</i> L.	Lettuce	Compositae
Maíz (dulce, choclo, elote)	<i>Zea mays</i> L.	Sweet corn	Graminae
Melón	<i>Cucumis melo</i> L. (reticulatus group)	Melon, muskmelon, cantaloupe	Cucurbitaceae
Okra, quimbombo	<i>Hibiscus esculentus</i>	Okra, gumbo	Malvaceae
Papa	<i>Solanum tuberosum</i> L.	Potato, Irish potato, white potato	Solanaceae
Pepinillo, pepino	<i>Cucumis sativus</i> L.	Cucumber	Cucurbitaceae
Pepino (mata semana)	<i>Solanum muricatum</i> Ait.	Pepino, melon shrub	Solanaceae
Porro, puerro	<i>Allium ampeloprasum</i> L. (leek group)	Leek	Liliaceae
Rábano	<i>Raphanus sativus</i>	Radish	Cruciferae
Remolacha, betarraga	<i>Beta vulgaris</i> L.	Garden beet, table beet	Chenopodiaceae
Repollo (col)	<i>Brassica oleracea</i> L. (capitata group)	Cabbage	Cruciferae
Repollo, (col china, pe-sai)	<i>Brassica campestris</i> L. (pekinensis group)	Chinese cabbage, pe-tsai	Cruciferae
Sandía, patilla	<i>Citrullus lanatus</i> (Thunb.) (Mansf./C. vulgaris)	Watermelon	Cucurbitaceae
Tomate	<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	Tomato	Solanaceae
Vainita, ejote	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	Snap bean, green bean, string bean	Leguminosae
Zanahoria	<i>Daucus carota</i> L.	Carrot	Umbelliferae

TABLE 6.4—cont.

Spanish Name	Scientific Name	English Name	Family
<i>Herbs</i> (partial list)			
Albahaca	<i>Ocimum basilicum</i> L.	Basil	Labiatae
Berro de agua	<i>Nasturtium officinale</i> R. Brown	Watercress	Cruciferae
Culantro, cilantro	<i>Coriandrum sativum</i> L.	Coriander	Umbelliferae
Perejil	<i>Petroselinum crispum</i> (Mill.)	Parsley	Umbelliferae
Ruda	<i>Ruta graveolens</i> L.	Common rue	Rutaceae

NOTA: Los suplementos útiles a esta lista son: Terrel 1977; Folquer 1976; Smith y Welch 1964.

a) Las especies de este género cultivado en Costa Rica son: *Capsicum annuum* L.; *C. frutescens* L.; *C. baccatum* L. var. *pendulum* (wild) Eshbaugh; *C. pubescens*, Ruiz y Pavón. Las primeras dos son las más comunes.

b) Las especies de este género cultivadas en Costa Rica son: *Cucurbita moschata* (Duch.) Duch. ex Poir; *C. pepo* L.; *C. ficifolia* - Bouché (chiverre); *C. maxima* Duch.; *C. mixta* Pang. Las primeras dos son las más comunes.

YUCA

M. Hansen

En todos los trópicos del mundo, los tubérculos son una fuente importante de carbohidratos, y en el Nuevo Mundo y Africa el más importante es *Manihot esculenta* (*M. utilissima*), de la familia Euphorbiaceae y se le conoce comúnmente como yuca, cassava, o mandioca (fig. 6.20). Se le ha cultivado por tanto tiempo que ya no se encuentra en su estado natural. El género es estrictamente americano aunque *M. esculenta* se cultiva en todos los trópicos del mundo, con dos centros de especialización: al noreste de Brasil y al oeste y sur de México. Se cree que *M. esculenta* tuvo su origen en el primero de estos países, ya que la mayor parte de sus cultivares o clones, así como las especies más cercanas se encuentran ahí (León 1968). Crece en todos los climas tropicales, es extremadamente resistente a las sequías y se da muy bien en donde hay una estación seca muy larga o donde las lluvias son esporádicas y donde el suelo es de moderado a pobre. Aunque primordialmente es un cultivo de bajura, en los Andes se cultiva en elevaciones hasta de 2.000 m. Debido a que crece en suelos muy pobres, no apropiados para otros cultivos, a menudo es la última especie que se siembra antes de entrar los terrenos en barbecho o es el único cultivo que se puede dar ahí. Se le cultiva en todo el territorio de Costa Rica y se encuentra con más abundancia en la Costa Oeste.

M. esculenta es un arbusto de vida corta, de 1-5 m de altura, con hojas palmeadas grandes, y muy variable en todos sus caracteres. El patrón de crecimiento depende de la variedad de los clones y del método de propagación. Las plantas sembradas de semilla tienden a producir un tronco único, grueso, con quizá una pequeña cantidad de ramas en el ápice, mientras que aquellos que se propagan vegetativamente tienden a un tronco que se ramifica una o dos veces y luego estas ramas se dividen de nuevo hasta tomar forma de sombrilla. La propagación vegetativa es la forma más común practicada por el hombre. La bifurcación del

tronco, el ángulo de las ramas con respecto al tallo principal, y el ángulo de las hojas con respecto a las ramas son caracteres varietales que determinan si la planta tiene un crecimiento erecto o rameado.

Las hojas son muy variadas. El tamaño, forma, color, el número y forma de los lóbulos, dependen de la variedad clonal. Por lo general las hojas crecen en espiral cerca del ápice de las ramas y son grandes, glabras y palmeadas, de 3 a 11 lóbulos (promedio: 7-8). La forma de los lóbulos puede variar desde estrictamente lineal-lanceolados a obovado-lanceolados; en algunas variedades también hay una prominencia muy visible que puede ocurrir en cualquier parte a lo largo del lóbulo, desde la base hasta el ápice (Rogers 1963). El tamaño del lóbulo varía de 4 a 20 cm. Su posición en el tronco, así como sus condiciones ambientales, determinan el número de lóbulos por hoja. En cuanto más arriba se encuentra la hoja en el tronco, es más grande la cantidad de lóbulos y no es inusual ver hojas enteras en algunos cultivares, además, el número de lóbulos es generalmente menor durante la estación lluviosa que durante la seca. Este fenómeno es específico de ciertos clones, ya que el promedio de vida de una hoja es únicamente de 1 a 2 meses.

Las hojas son bicoloras, con la parte superior desde un verde intenso, a un verde con matices de rojo a verde y hasta amarillento, mientras que la parte inferior es glauca con un color desde gris hasta azulado. El color de la vena central y las otras venas es también variable, puede ser verde, amarillo, rojo. En algunos clones puede haber variación en el color de las venas con colores diferentes en cada lado de la vena central (León 1968). El color peciolar varía desde morado hasta rojo e incluso verde y desde uniforme a moteado, dependiendo de la variedad. El peciolo es generalmente más largo que la lámina, o sea desde 20 a 40 cm de largo. En la base hay un par de estípulas laterales que pueden ser largas o cortas y pueden tener también sus bordes lisos o dentados, y generalmente tienen de 3 a 5 lóbulos lanceolados cada una. Las cicatrices de las hojas

TABLE 6.5 Descriptive Data for Costa Rican Vegetable Crops

Vegetable (Spanish Name)	Cultivar Commonly Seen	Areas Where Commonly Seen	Type of Farm System	Uses in Local Dishes	Problems with Other Biological Organisms ⁸
Acelga	Lucullus	Cartago	2, 1, 2, 3, 4	Cooked, salad, cooked hot sauce	IF, DE, IF, V, N
Ajo	Local (criollo)	Volcán Irazú	2	Condiment	DF
Apio	Tall Utah 52-7 OR, Washington self-blanching	Paraíso	2	Soup, salad (limited)	DF, N
Arracache	Local	—	1	Cooked	Information limited
Arveja	Reserve early perfection, sprite	Cartago		Soup, cooked, canning	DS, IF
Ayote	Local, sello de oro	Cartago/Tejar, generalized	1, 2, 3	Soup, dessert, cooked	DF, IF, V, N
Berenjena	Black beauty	Cartago (rarely seen)	2	Cooked (limited)	IL
Brócoli	Gem	Meseta Central (rarely seen)	2, 4	Frozen (limited)	IF
Camote	C-15	San Antonio de Belén	2	Cooked	IS, N
Caupi (rabiza)	Centa 105	Rarely seen	1, 2	Same as snap bean	<i>Atta</i> spp., DF
Cebolla	Yellow granex, tropicana	Volcán Irazú, Cartago	2	Cooked	DF, DS
Chayote	Local	Ujarrás, generalized	1, 4	Cooked, pickled	DS, IS, DF, N, V
Coliflor	Snowball, X, Y	Volcán Poás	2	Cooked (limited)	IF
Col de bruselas	Jade cross	Meseta Central (rare)	2, 4	Frozen (rarely used)	IF
Cubaces	Local	Above 1,200 m	1, 2	Green seeds cooked	Information limited
Lechuga	White bouton, Great Lakes	Meseta Central	2, 3	Salad	DF, V, IF
Maíz (elote)	Local white and yellow corn varieties	Generalized	2, 3	Cooked, tamales	If
Melón	?	Dry Pacific	3, 4	Fruit	IS, IF, N, DS, V, DF
Okra	Clemson spineless	Rare	2	Rare	IF
Papa	Atzimba	Volcán Irazú	3	Cooked	DF, DS, IF, V
Pepino	Poinsett	Meseta Central	2, 3	Salad, pickled (limited)	Same as melon
Pepino	Local	Rare	1	Fruit	IL
Paerro	American flag	Rare	2	Cooked (limited)	DF, IL
Rábano	Cherry belle	Meseta Central (Cervantes)	2	Salad, fresh	IS, N
Remolacha	Detroit dark red	Meseta Central (Cervantes)	2	Cooked (limited), salad	IS, N

Sowing Practice	Days to Transplant	Days to Harvest	Distance between Rows (m)	Distance within Row (m)	Fertilization (kg/ha)		Number of Applications
					N	P	
Transplant	30	90–120	0.7	0.3	Home garden		—
Direct	120	—	—	—	—	—	—
Direct	45–60	100–150	1.0–1.2	0.4–0.5	200	300	3
Direct (roots)	—	240 130–65	0.15	0.08	90	250	2
Direct	—	60–80	0.2	0.2 ¹	150	225	2
Direct	—	90–120	2–3	2–3	100	200	1
Transplant	—	90–180	1.0–1.2	0.6–0.8	n.d. ³	n.d.	n.d.
Transplant	30	60–90	0.75	0.3	125	300	2
Transplant	—	120–80	0.5	0.2	40	50 ⁷	1
Direct	—	100–140	0.5	0.1	90	90	2
Transplant	60	90–120	0.10–0.15	0.10–0.15	200 300 ²	300 600	3
Direct	—	Months	Home garden	Home garden ⁴	—	—	—
Transplant	30	80–110	0.4	0.6	168	400	2
Transplant	30	90–140	0.5	1.0	200	300	3
Direct	—	Home garden	Home garden	Home garden	—	—	—
Transplant	30	75–90	0.25–0.3	0.25–0.3	100	100	2
Direct	—	100–140	1.0	0.5	90	90	2
Direct	—	120–80	2–3	0.5–1.0	n.d.	n.d.	n.d.
Direct	—	120–80	1.5–2	0.5–1.0	n.d.	n.d.	n.d.
Direct	—	90–120	0.7–1.0	0.2	260	640	1
Direct	—	60–90	1.2	0.2	150	500	2
Transplant	—	Home garden	—	—	—	—	—
Transplant	—	90–150	0.15	0.15	n.d.	n.d.	n.d.
Direct	—	30	0.3	0.1	n.d.	n.d.	n.d.
Direct	—	60–80	0.25	0.03	100	50 ⁶	2

TABLE 6.5—cont.

Vegetable (Spanish Name)	Cultivar Commonly Seen	Areas Where Commonly Seen	Type of Farm System	Uses in Local Dishes	Problems with Other Biological Organisms ⁸
Repollo	Golden acre, Copenhagen market	Meseta Central, Zarcero	2, 3	Cooked, salad	IF, DF
Sandía	Charleston gray	Guanacaste	2, 3	Fruit	V, IF, DF, N
Tomato	Tropic floradel, manapal, tripigro. tropared	Meseta Central, Tilaran, Bijagua	2, 3	Cooked, salads, processed	DF, DD, IF, V, N
Vainita	Tendergreen, harvester, Guaria, extender, contender	Meseta Central, Tejar, Guayabo, Volcán Irazú	2, 3	Cooked	DF, DS, IF, V
Zanahoria	Chantanay	Volcán Irazú	2	Cooked soup	IS, DF
Hierbas de sabor	Local	Generalized	1		IL

FUENTE: La mayoría de esta información fue adaptada de O. Pérez Arguedas y C. González Villalobos, *Recomendaciones para la siembra de hortalizas* (San José: MAG-UCR, 1978). Comentarios adicionales de: W. Canessa y J. Hemández (Estación Experimental Fabio Baudrit, Universidad de Costa Rica, Alajuela, Costa Rica, 1980).

1. Huertas 0.9 - 1.0 m. de ancho.
2. Si son sembradas para almacenaje, agregue 100 kg K₂O/ha.

son muy visibles y de diferentes colores, desde gris a amarillo verdoso u oscuro, a rojo, hasta pardo oscuro o con rayas moradas.

Las inflorescencias generalmente ocurren en las axilas de las hojas, aunque pueden también ser cerca de los extremos de las ramas; pueden ser en panículas o sueltas o inflorescencias ramificadas con tallos de 5 a 15 cm de largo y que tienen aproximadamente de 50 a 60 flores pequeñas, unisexuales, siendo la mayoría de ellas masculinas con las femeninas situadas en la base de la panícula. En algunos clones hay flores hermafroditas, así como hay panículas con únicamente flores estaminadas. A todos los tipos florales les falta los pétalos; los sépalos son muy parecidos a pétalos. Hay cinco sépalos glabros que varían desde verdoso a amarillo, y algunos clones pueden estar matizados de rojo o morado, ya sea en el centro o en los bordes. Hay también conductos de latex en los sépalos, así como en otras partes de la planta.

Las flores estaminadas son más pequeñas que las pistiladas y tienen un pedicelo corto y erguido de 0,5 a 1,0 cm de largo y un cáliz de 6 a 8 cm de largo. En el centro de la flor hay un disco carnosos anaranjado con nectarios; alrededor de estos hay dos verticilos de estambres, alternando entre cortos y largos. Las flores pistiladas tienen un pedicelo largo curvo de 1 a 2,5 cm de largo y un cáliz de 1 cm o más de largo. En el centro de la flor, hay un disco amarillento o rojizo grande, en el cual se asienta un ovario elíptico de seis lados, de 3 a 4 mm de largo que contienen tres carpelos, cada uno por un único óvulo. El pistilo contiene un estilo corto que se divide en tres estigmas

finalmente lobuladas. Los polinizadores primarios, que se cree que son dípteros, visitan las flores, que se abren de 2 a 3 horas alrededor del mediodía, durante 8 a 10 días consecutivos. Las flores femeninas se abren de 6 a 8 días antes que las masculinas. Muy pocas flores producen semillas en los cinco meses que dura esta etapa. El fruto es una cápsula ovalada de color verde de 1,5 cm de largo que contiene tres semilla. Al madurar, la cápsula estalla y lanza las semillas que son de color gris moteado, planas y elípticas, de 1 cm de largo y dotadas de grandes "carúnculos".

Cuando se le cultiva de semilla, *M. esculenta* generalmente tiene una única raíz principal; los tubérculos comunmente se desarrollan como hinchazones en algunas de las raíces secundarias o adventicias. Cuando la planta se cultiva en forma vegetativa se siembran pedazos del tallo de 20 a 30 cm de largo y se tapa unas pocas pulgadas de cada tallo; las raíces adventicias, en algunos de los cuales se desarrollan tubérculos, se forman de las cicatrices de las hojas. Hay gran variedad en el tamaño de los tubérculos, en su número, su color, su sabor, y la cantidad de componentes secundarios. El número promedio de tubérculos por planta es de 5 a 10 cada uno de 5 a 100 cm de largo y ya sea cilíndrico, ramificado o cónico. El tubérculo consiste de dos partes, la corteza o cáscara, que varía de blanco a pardo oscuro o de rosado a rojo y contiene el floema; el xilema, que es la parte comestible del tubérculo, constituye el 80% del peso total del tubérculo. El xilema, que contiene unos pocos laticíferos de látex, es muy rico en carbohidratos y puede surtir más calorías por

Sowing Practice	Days to Transplant	Days to Harvest	Distance between Rows (m)	Distance within Row (m)	Fertilization (kg/ha)		Number of Applications
					N	P	
Transplant	30	90-120	0.25	0.25	n.d.	n.d.	n.d.
Direct	—	120-50	2-4	1-2	300 ⁵	600	3
Direct	22	90-150	1.2	0.5	70-150	200	—
Direct	—	60-90	0.1-0.2	—	100	100	2
Direct	—	75-90	0.3	0.3	100	100	2
Direct	—	Home garden	—	—	—	—	—

3. N.d. = no información.

4. Prácticas especializadas en producción en Ujarrás/Cartago.

5. Otras aplicaciones de Poliboro (500 g por 200 l de agua) y/o molibdeno (10 g por 200 l de agua).

6. Si hay menos de 50 ppm de P en análisis de suelos.

7. Agregue 100 kg K₂O/ha.

8. IF = insectos de hojas; IS = insectos del suelo; V = virus; DF = enfermedades de hojas; DS = enfermedades del suelo; N = nematodos.

área sembrada que el maíz, el arroz, u otros tubérculos. El contenido de proteína contrario es bajo, con un promedio de 2% de su peso fresco. Las hojas pueden contener hasta 18% de proteínas y son consumidas en ciertas partes de Africa, además de los tubérculos. Las hojas también constituyen un excelente alimento para el ganado debido a su alto valor proteínico. Los tubérculos, por sí, son ricos en vitamina B, hierro, fósforo, pero son muy bajos en calcio (León 1968). Por mucho tiempo la gente creía que había dos tipos de yuca —una con xilema suave, blanco y dulce, y otro de xilema más duro, más amarillento, y amargo— pero hoy se sabe que hay una gradiente desde la forma amarga a la dulce. El sabor amargo se debe en parte a la presencia de cianuro de hidrógeno (HCN) que varía según las condiciones ambientales. En las formas dulces (el HCN se encuentra generalmente en la cáscara o corteza, pero en la variedad amarga también se le encuentra en el xilema y que debe ser procesado para eliminarlo. La forma amarga se encuentra predominantemente en áreas en donde las condiciones del suelo son muy pobres y en donde no se dan otros cultivos. Es de vida larga y requiere de uno a más años para producir tubérculos. La producción puede durar de 3 a 4 años sin que se deteriore su calidad. La forma dulce es de crecimiento más rápido y se da principalmente en áreas con mejores condiciones de suelo. Los tubérculos se pueden cosechar desde los seis meses, pero después de 9 a 11 meses la calidad empieza a deteriorarse. El sabor de una variedad o clon también puede cambiar de acuerdo con las condiciones ambientales. En áreas con suelos más pobres las formas dulces pueden ser más amargas pero aún

con el HCN confinado a la corteza, mientras que las variedades amargas pueden tornarse más dulces cuando se les cultiva en suelos más ricos, independientemente de la distribución del HCN.

La yuca se puede preparar para su consumo de varias maneras; la dulce se puede pelar y comer cruda mientras que la amarga debe ser cocinada y lavada repetidamente para eliminar el HCN. Las formas dulce o amarga se cortan en pedazos o secciones y se consumen hervidas, cocinadas o fritas. También se puede hacer harina de tajadas secas al sol. Se extrae almidón y se muele los tubérculos lavados y pelados y se exprimen en repetidos cambios de agua. Esta harina se cocina o se fríe antes de consumirse. También se hace un cocido de la yuca para obtener una clase de caldo vegetal. En Indonesia se calienta sobre planchas de hierro que causan que se aglutine en pelotas pequeñas formando así la tapioca. Los países que más importan tapioca son los Estados Unidos y Europa donde es usado como postre y en la manufactura de varias confituras. El mayor exportador de tapioca antes de la Segunda Guerra Mundial era Indonesia.

Hay dos virus que constituyen las plagas más serias de *M. esculenta*. En algunas áreas el virus del mosaico puede ser serio, causando hasta el 95% de mortalidad en cultivares susceptibles. El vector del virus es la mosca blanca del género *Bemisia*, y el virus se propaga al sembrar tallos infestados. El virus ataca únicamente las hojas tiernas con síntomas que empiezan a notarse de 2 a 3 semanas, si la infección es suficientemente fuerte y si hay suficientes vectores. Primeramente aparecen manchas en



Fig. 6.20 *Manihot utilissima*. a) plantas maduras. b) tubérculos enteros (en el suelo) y partidos (extremos blancos sobre la mesa) en el mercado provincia de Guanacaste, Costa Rica (Fotos D. H. Janzen).

las hojas tiernas que luego aumentan de tamaño y gradualmente corren por el pecíolo hasta el tallo y la raíz. Las hojas infectadas generalmente son deformes y pequeñas. El virus de la mancha café es también una plaga seria, especialmente en las regiones costeras de Africa. Ataca a las hojas maduras tornándolas amarillas pero sin deformarlas: produce rayas pardas en el tejido del tallo cortical que forma parches, seguido de un encogimiento y muerte del tejido internodular y áreas decoloradas en las raíces. El virus también hace que las plantas sean susceptibles a bajas temperaturas. Los mamíferos tales como ratas y cerdos salvajes, terminan con gran cantidad de yuca dulce, pero las plagas de insectos no son serias. *M. esculenta* se cultiva en toda Africa, especialmente por su resistencia a las

langostas. Existen varios programas para cruzar *M. esculenta* con otras especies del mismo género para tratar de producir cepas con resistencia a los virus del mosaico y de la "raya negra", así como aumentar el contenido de las proteínas en sus hojas.

León, J. 1968. *Fundamentos botánicos de los cultivos tropicales*. San José: Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA.

Purseglove, J. W. 1968. *Tropical crops: Dicotyledons*. Vol. 1. New York: John Wiley.

Rogers, D. J. 1963. Studies of *Manihot esculenta* Grantz and related species. *Bull. Torrey Bot. Club* 90:43-54.

CAPITULO 7

PLANTAS

G. S. Hartshorn

INTRODUCCION

En este capítulo se pretende familiarizar al lector con la vegetación de Costa Rica, poniendo mayor énfasis en aspectos descriptivos y el conocimiento de su ecología, principalmente en las siete estaciones experimentales en donde se llevan a cabo los cursos de la OTS, señalando las deficiencias de nuestro conocimiento en algunos casos.

Se puede encontrar una descripción general de la vegetación de los bosques tropicales, con un enfoque pantropical, en los trabajos de Richards (1952) y Baur (1968) o en los tratados regionales de Whitmore (1975) y Longman y Jenik (1974). Aunque no existe ningún tratado regional de la vegetación Neotropical, se tratará aquí de presentar una perspectiva hemisférica resumida.

Una gran proporción del conocimiento ecológico de la vegetación de Costa Rica es un corolario directo de los estudios hechos en los últimos quince años por los estudiantes, profesores, e investigadores de la OTS. Los

estudios orientados hacia la historia natural y hacia la ecología evolutiva han dominado la investigación, propiciada por o afiliada a la OTS. Con excepción del estudio piloto de Holdridge *et al.* (1971) sobre las zonas de vida tropicales, prácticamente no existe nada sobre las funciones del ecosistema forestal ni sobre los procedimientos ecofisiológicos de las plantas tropicales en su hábitat natural (Mooney *et al.* 1980). Tanto por intención como por necesidad, este capítulo tomará un enfoque ecológico-evolutivo.

Los siete sitios en donde se llevan a cabo los estudios de la OTS y que se mencionan en este capítulo son: el Parque Nacional de Santa Rosa, el Refugio Nacional de Vida Silvestre Paloverde (recientemente nombrado Refugio Rafael Lucas Rodríguez Caballero), La Reserva Biológica de La Selva, El Parque Nacional *Corcovado*, Reserva de Bosque Nuboso de *Monteverde*, La Estación Experimental y Jardín Tropical Botánico *Las Cruces* y El *Cerro de la Muerte*. Los nombres cortos vernáculos en



Rodal monoespecífico de *Pterocarpus officinalis* en el pantano entre manglares y bosque mixto en Llorona, Parque Nacional Corcovado, Península de Osa (Foto de D. H. Janzen).

cursiva, por ejemplo *La Selva*, serán usados en el resto de este capítulo en vez de los más largos, mientras no se especifique lo contrario.

EXPLORACION BOTANICA

Hacia la mitad de los últimos años del siglo XIX llegaron a Costa Rica muchos naturalistas europeos, interesantes y a menudo excéntricos, pero muy competentes (Pittier 1957). El primer naturalista que publicó un recuento sobre la vegetación de Costa Rica fue el botánico danés Anders Oersted (1871), quien en 1846-48* hizo las primeras colectas grandes de la flora de Costa Rica. También entre los botánicos extranjeros de renombre, que hicieron extensas colectas se encuentran el jardinero polaco Warscewicz, el médico alemán Carl Hoffmann, los jardineros alemanes Hermann Wendland y Jules Carmiol*, y el profesor alemán Helmut Polakowsky. Los naturalistas alemanes Mortiz Wagner y Carl Scherzer (1856) exploraron el territorio costarricense durante 1853-54, y ofrecieron recuentos fascinantes sobre los arduos viajes desde Puerto Viejo de Sarapiquí hasta la Meseta Central.

En 1887, empezó una nueva era con la llegada del educador, botánico y naturalista suizo Henri Pittier, y la fundación del Museo Nacional, con la intervención oficial de los botánicos costarricenses. Las listas de Anastasio Alfaro, de 1888, sobre las plantas superiores y los helechos conocidos en Costa Rica enumeran un total de 1.218 especies. Standley (1937-38) supuso que las tres cuartas partes de las especies mencionadas por Alfaro fueron descubiertas por Oersted. Los escritos comprensivos de Pittier indican que hubo una fuerte y productiva colaboración de Anastasio Alfaro, que no sólo enriqueció grandemente el conocimiento de la flora de Costa Rica, sino que también fue un estímulo a los botánicos y naturalistas en Costa Rica como: Juan Cooper, Adolfo Tonduz, Pablo Biolley, Carlos Wercklé, y Alberto Brenes. Pittier (1957) culminó sus dieciséis años en Costa Rica con un ensayo notable sobre las plantas usuales del país (publicado en 1908). El impacto extraordinario de Pittier y de Alfaro sobre la botánica de Costa Rica puede deducirse de los comentarios de Standley de que el Herbario Nacional Costarricense, en 1903, es inigualable al sur del Río Grande del Norte (México) y que aumentó la flora conocida de Costa Rica en más de 5.000 especies.

Después de la partida de Pittier en 1903, Alberto Brenes hizo las primeras correcciones sistemáticas de Centro América en las montañas alrededor de San Ramón. La magnífica labor de Brenes se destaca por el gran número de especies endémicas basadas en sus colectas y en el hecho de que algunas de las especies que él coleccionó, en los años de 1900, no han sido registradas aquí de nuevo. Otros contribuyentes a la botánica de Costa Rica en las

primeras décadas del siglo fueron Otón Jiménez, Rubén Torres Rojas, Juvenal Valerio Rodríguez y Manuel Valerio.

Los años 1920 trajeron a Costa Rica al prolífico botánico Paul Standley durante los inviernos de Chicago de 1923-24 y de 1925-26. Las prodigiosas colecciones de Standley de 15.000 plantas dieron como resultado la publicación de su primera *Flora de Costa Rica* en 1937-38, una lista anotada de 5.815 especies de las plantas superiores conocidas entonces de Costa Rica. En la actualidad, se cree que la flora de las plantas superiores es de alrededor de 8.000 especies (W. Burger, com. pers.). Es verdaderamente asombroso encontrar una flora tan extraordinariamente rica en un país tan pequeño (51.100 km²) y que constituye, sin duda, un atractivo para los botánicos. El Field Museum of Natural History, Chicago, se ha abocado recientemente a publicar una nueva Flora costarricense bajo la dirección de William Burger; a la fecha han aparecido ya dos fascículos, que abarcan quince familias (Burger 1971, 1977).

Los primeros ensayos para describir la fitogeografía de Costa Rica destacan unas pocas regiones florísticas principalmente basadas en la altura. Pittier (1957) reconoció tres franjas altitudinales: (1) una zona basal desde el nivel del mar a 1.000 m con una temperatura media anual entre 28° y 21° C; (2) una zona montañosa o intermedia desde 1.000 a 2.600 m con una temperatura anual media entre 21° y 14° C; y (3) una zona superior o Andina más arriba de los 2.600 m con temperaturas medias anuales entre 15° y 5° C.

En un ensayo muy comprensivo sobre las regiones fitogeográficas de Costa Rica, Wercklé (1909) describe cuatro regiones (1) la región Atlántica o Caribeña desde el nivel del mar hasta 800 m; (2) La región del Pacífico, desde el nivel del mar hasta 800 m; (3) La región templada de 800 a 1.500 m; (4) la región fría superior a 1.500 m. Este autor fija 2.000 m como el límite inferior de la escarcha, y también dice que no hay páramos en Costa Rica—una aseveración sin duda influida por su experiencia en Colombia y por el desconocimiento general de las mayores alturas de la Cordillera de Talamanca.

Standley (1937-38) sigue las divisiones fitogeográficas de Wercklé, pero asegura que la región fría debe subdividirse en franjas inferior y superior. Además, Standley fue el primero en señalar la dificultad de asignar un único límite altitudinal a un tipo particular de vegetación.

ZONAS DE VIDA DE HOLDRIDGE

Por no estar satisfecho L. R. Holdridge con los sistemas existentes de la clasificación vegetal aplicados a las regiones montañosas de Haití, desarrolló un nuevo sistema basado en datos climáticos sencillos (Holdridge 1947). En Latinoamérica, el sistema de clasificación de Holdridge ha sido usado extensamente para preparar mapas ecológicos de doce países y como base para estudios detallados de la capacidad de uso de la tierra, el manejo de los recursos naturales, y el asesoramiento sobre el impacto

* N. del E. Oersted estuvo en Costa Rica entre 1847 y 1848. Jules Carmiol era suizo.

ambiental. La confección de mapas ecológicos básicos y las evaluaciones preliminares del sistema de Holdridge se llevaron a cabo exitosamente en Nigeria, Tailandia, y Timor del Este. Debido a la objetividad, aplicabilidad, y lo general de este sistema de clasificación, se usa aquí como un marco para describir la vegetación de Costa Rica.

El sistema de clasificación de Holdridge asigna una importancia primaria a la temperatura y a la precipitación pluvial y considera la fluctuación y la distribución de estos dos parámetros climáticos como los principales determinantes de la vegetación mundial. Estas unidades bioclimáticamente definidas, se llaman Zonas de Vida. Aunque una Zona de Vida de Holdridge puede ser algo análoga a la "formación" de un fitogeógrafo o al bioma del ecólogo, Holdridge evita favorecer botánicamente la primera definición. La vegetación de cada zona de vida tiene una fisionomía y una estructura particular, que se presentan cada vez que existen condiciones bioclimáticas similares. Por ser el sistema de Zonas de Vida de Holdridge independiente de las relaciones florísticas, la misma de Zona de Vida puede presentarse en lados opuestos del mundo —por ejemplo, la Zona de Vida de los Bosques Húmedos en Latinoamérica, en Africa, y el sureste de Asia.

Holdridge (1967) asegura que una asociación de plantas y animales, que ha evolucionado junta, es factible

de reconocer en los trópicos, y él define una asociación como un sistema bien definido, contenido en una Zona de Vida, que tiene condiciones ambientales igualmente bien definidas, asociadas a plantas y animales. Las asociaciones juegan un papel inferior en el sistema de clasificación de Holdridge. La diferencia en la escala, entre el nivel de la Zona de Vida y el nivel de la asociación, es tan grande que Tosi añadió un nivel intermedio que llamó "asociación de grupos", análogo al concepto de "catena" usada en la pedología. El nivel de "asociación de grupos" es particularmente útil para hacer mapas ecológicos a mediana escala (Tosi 1976; Hartshorn 1977).

La Zona de Vida, la asociación de grupos y los niveles de asociación la jerarquía del sistema de Holdridge, están todas relacionadas con la vegetación natural sin alterar, o sea la vegetación primaria. La influencia universal y generalmente adversa del hombre sobre la vegetación, entra en el sistema de clasificación de Holdridge como un componente del cuarto orden. Los tipos de vegetación alterada como los potreros o los cultivos y las sucesiones secundarias se describen por su influencia sobre las asociaciones naturales que reemplazan.

El sistema de Holdridge quizá es mejor conocido por diagrama engañosamente sencillo (fig. 7.1) que define cerca de 30 zonas de vida hexagonales y que es más

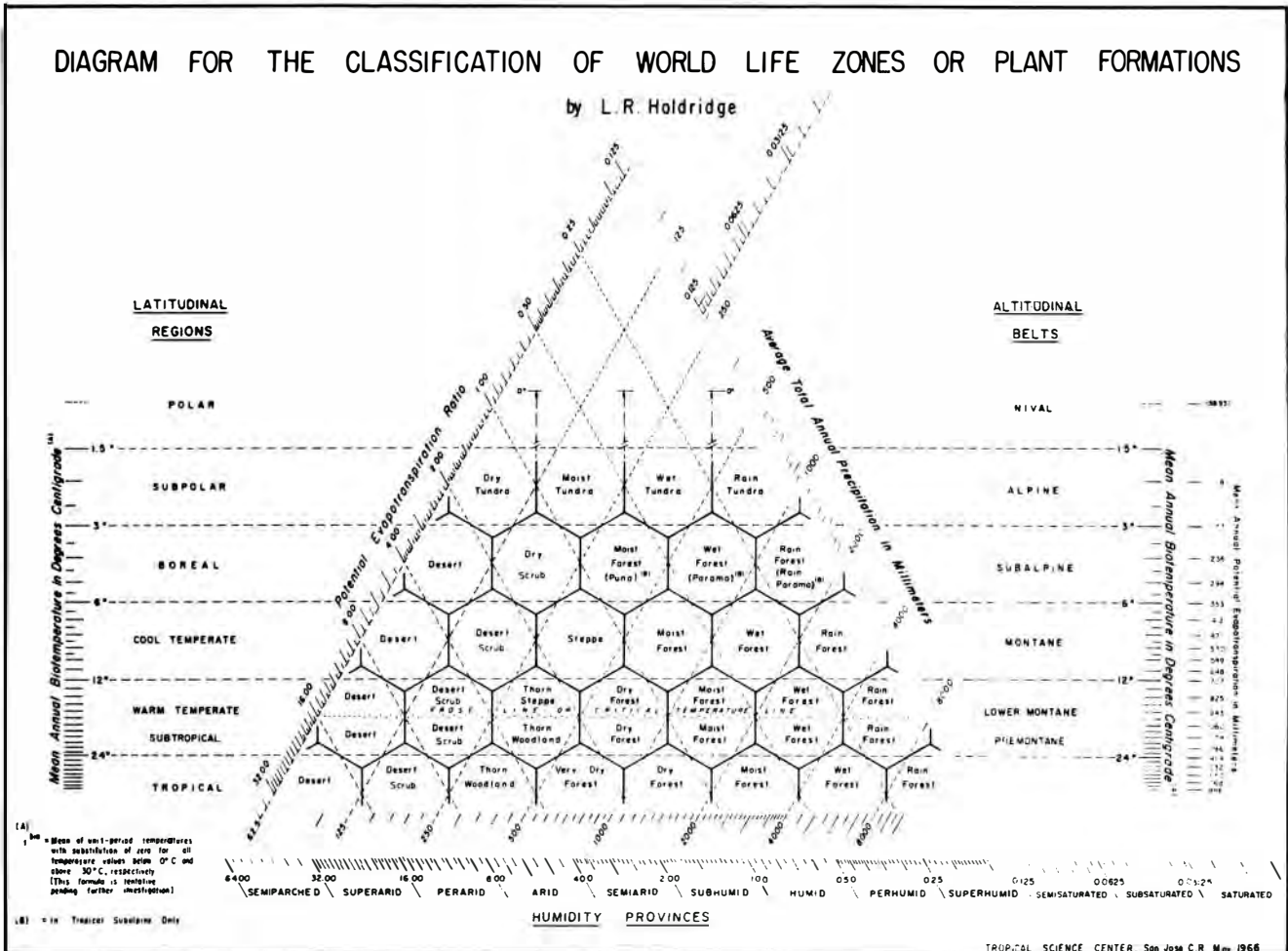


Fig. 7.1 Diagrama de las Zonas de Vida de Holdridge (Tropical Science Center).

complejo de lo que parece, porque es un modelo tridimensional de las aproximadamente 116 zonas de vida del mundo. Consiste en tres parámetros, en escala logarítmica y en un arreglo isogónico. La biotemperatura media anual, en grados Celsius es la temperatura media del período unitario, el 0° sustituido por los valores de período inferiores a 0 °C y superiores a 30°C. La precipitación media anual en milímetros, constituye el segundo parámetro independiente; el tercer parámetro en la Zona de Vida, la relación de evapotranspiración potencial, depende de esos dos parámetros independientes, o sea la relación entre la evapotranspiración media potencial (ETP) anual y la precipitación media anual. Debido a que la ETP depende de la temperatura, Holdridge *et al.* (1971) llegaron a la conclusión que para medir la ETP en milímetros de precipitación se debía multiplicar la temperatura media anual por la constante 58,93. La relación de ETP es un índice biológico, confiable, de la humedad existente, por ejemplo, una relación de 1,0 se da cuando la precipitación media anual es igual a ETP y, a la vez, separa las provincias húmedas ETP (relación ETP 1.0) de la sub-húmeda (relación ETP 1,0).

La intersección, de cualquiera de dos isogramas logarítmicos en el diagrama, forma un punto de referencia para una Zona de Vida que, a la vez, está circunscrita por un hexágono formado por una línea que bisecta el ángulo agudo entre cualquiera de dos isogramas. Los seis triángulos pequeños que se forman en cada hexágono (entre las líneas de rayas y la línea sólida en la *figura 7.1*) fueron llamadas por Holdridge áreas de transición. En una secuencia, en el sentido de las manecillas de reloj desde la posición de las 12, las áreas de transición se denominan fría, fría-húmeda, tibia-húmeda, tibia, tibia-seca, fría-seca.

En el diagrama de las Zonas de Vida (*fig 7.1*), las regiones latitudinales se colocan a la izquierda y las franjas altitudinales a la derecha. Aunque parece que hay una equivalencia entre las regiones latitudinales y las franjas altitudinales, por ejemplo, de la fría templada y el montano, es importante notar la ausencia de una franja altitudinal equivalente a la región latitudinal tropical. Por definición, una región basal latitudinal no tiene una franja altitudinal equivalente; por ejemplo una región fría templada latitudinal puede tener únicamente franjas altitudinales subalpinas, alpinas, y nivales, pero no puede tener una Zona de Vida templada de montano.

Las regiones subtropicales cálidas templadas, así como las franjas altitudinales tropicales de premontano y montano bajos, están divididas por una tenue línea de heladas, o sea una línea de temperatura crítica. Aunque el diagrama muestra que está aproximadamente a 17°C la línea de temperatura crítica puede darse entre 12° y 18° C porque se le determina por la frecuencia de heladas letales. En Costa Rica, la línea de temperatura crítica coincide muy bien con el límite superior de las plantaciones de café, o sea, la franja tropical altitudinal de premontano. Por encima de la "línea de café", el uso de la tierra es para potreros, o para cultivos tolerantes al frío, tales como papas y repollo. La "línea de café" en Costa Rica muestra la ventaja de no asociar los límites de las zonas de vida con

elevaciones específicas o con los grados de latitud. En el Valle Central, la línea del café está alrededor de 1.500 m, pero en el valle protegido de Dota, el café se cultiva hasta a 1.800 m de altura.

En el Ecuador, los límites teóricos en las franjas altitudinales serían de 1.000 m para la franja tropical basal, 2.000 m para el premontano tropical, 3.000 m para el montano bajo, 4.000 m para el montano tropical, 4.500 m para el subalpino tropical, y 4.750 m para el alpino tropical. Sin embargo, estos límites altitudinales superiores disminuyen conforme uno se dirige hacia los polos hasta que, alrededor de 12 a 13° de latitud, el montano tropical se convierte en la franja basal subtropical (*fig. 7.2*).

Para determinar una Zona de Vida, se necesitan por lo menos dos de los tres parámetros para localizar el punto dentro del hexágono. La determinación de la franja altitudinal y de las regiones latitudinales, se hace aumentando la biotemperatura a su valor a nivel del mar, usando la tasa del intervalo adiabático apropiado.

LAS ZONAS DE VIDA DE HOLDRIDGE EN COSTA RICA

Debido a que los estudiantes de los cursos de la OTS visitan varias áreas ecológicas diferentes de Costa Rica, es menester ofrecer descripciones y distribuciones generalizadas para cada una de las doce Zonas de Vida que se presentan en Costa Rica. El *cuadro 7.1* muestra la extensión real de cada una de las Zonas de Vida, siendo una fuente primaria de las siguientes descripciones el trabajo de Holdridge *et al.*, (1971).

BOSQUE SECO TROPICAL

Esta zona de vida, apenas seca, tiene su centro en la parte baja del río Tempisque. La Zona de Vida de Bosque Seco Tropical está rodeada por una franja variable de bosques de transición entre fresco y húmedo, que existen en una franja angosta alrededor del Golfo de Nicoya y a lo largo de la Costa del Pacífico, desde la punta de la Península de Nicoya hasta la frontera con Nicaragua. Los seis meses efectivamente secos del año sobrepasan, únicamente por un mes, a la asociación climática en esta Zona de Vida. Las asociaciones edáficas se presentan al sur de Liberia sobre suelos derivados de cenizas riolíticas y sobre suelos de arcilla negra (montmorillonitas) en la cuenca del Tempisque. En el Golfo de Nicoya y en las Bahías protegidas en toda la costa del Pacífico hay asociaciones hídricas de manglares.

El Bosque Seco Tropical es un bosque bajo semideciduo de únicamente dos estratos de árboles. Los árboles del dosel generalmente son de 20 a 30 m de alto con troncos cortos y gruesos, de copas anchas y planas, que generalmente no tienen contacto entre sí. Muchos de los árboles del dosel tienen hojas delgadas y compuestas, deciduas en la época seca. Los árboles de hojas pinnadas, mimosoides y los árboles cesalpinoideos leguminosos son los más conspicuos del componente del dosel. Los árboles del soto-

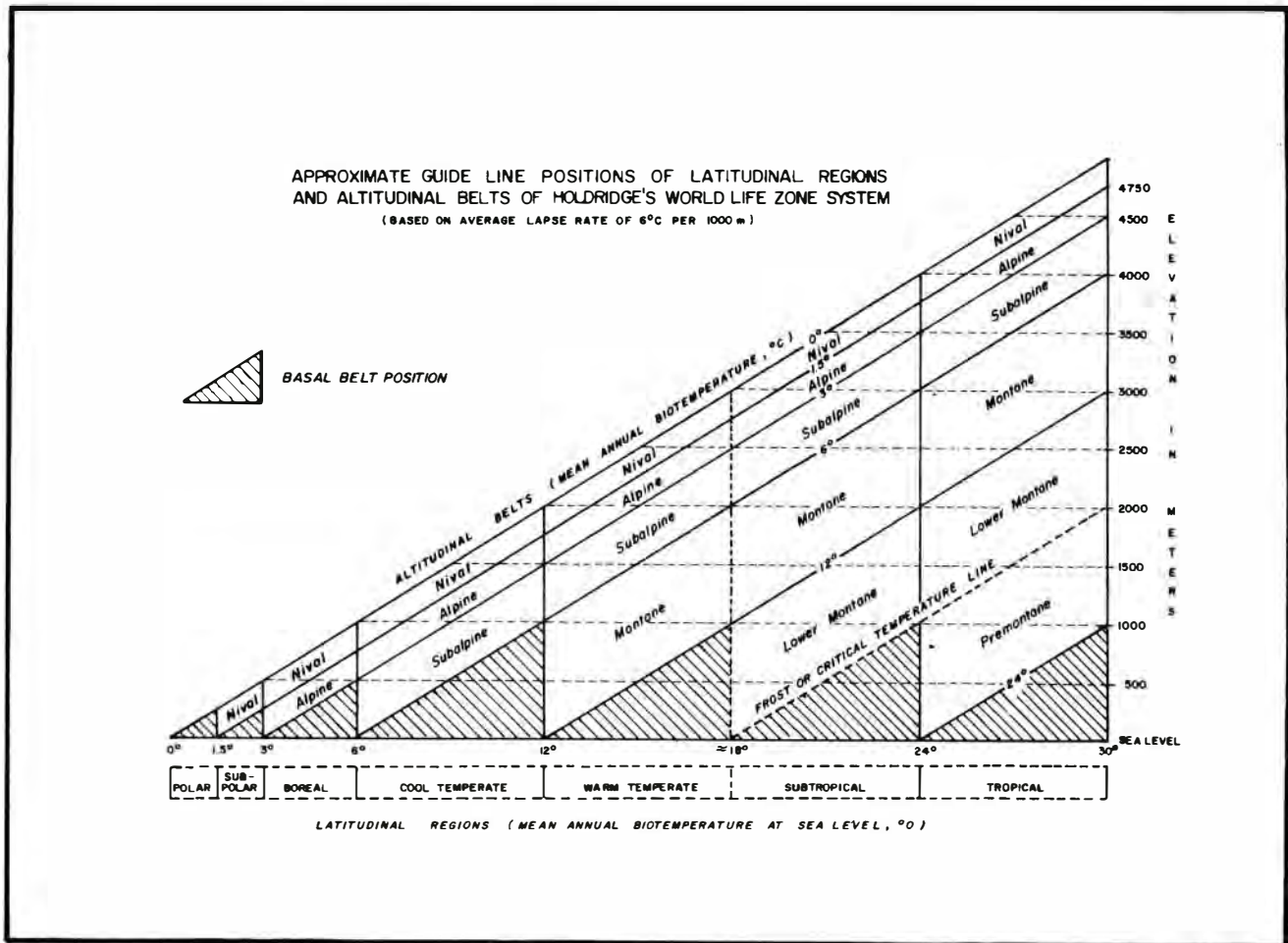


Fig. 7.2 Diagrama de la distribución altitudinal de las Zonas de Vida con respecto a la latitud (Tropical Science Center).

bosque son de 10 a 20 m de alto con troncos delgados retorcidos o inclinados, de copas pequeñas y de especies más perennifolias que las del dosel. La familia Rubiaceae es una familia prominente del sotobosque. El estrato de los arbustos es de 2 a 5 m de alto, muy denso en los claros, y a menudo de tallos múltiples, armados con fuertes espinas. El estrato inferior es generalmente ralo, excepto en los claros. Los bejucos leñosos son comunes, no así, herbáceos. Las epifitas son esporádicas, siendo las bromelias las más conspicuas.

BOSQUE HUMEDO TROPICAL

El Bosque Húmedo Tropical no es solamente la Zona de Vida más extensa en Costa Rica, sino también la más discontinua. Existen áreas grandes de Bosque Húmedo Tropical en la Península de Nicoya, en los valles bajos del Río Grande de Tárcoles, al sur del Lago de Nicaragua, en el Valle de El General y en el delta del Río Grande de Térraba, cerca de la boca del Golfo Dulce, en las bajuras de las costas al sur de Puerto Limón, y en los valles de la Estrella y Sixaola. Hay una zona de transición fría en el Bosque Húmedo Tropical, en el flanco Pacífico de las Cordilleras de Tilarán y Guanacaste entre Atenas y San-

tiago, y en el Valle de Turrialba. También hay zonas de transición frío-húmedas al noreste de Limón, en San Carlos y alrededor de Upala y lagunas de Caño Negro. Los Bosques Húmedos Tropicales en el flanco pacífico de las cordilleras son, en su mayoría, asociaciones atmosféricas debidas a una estación seca más larga que la típica causada por los efectos de "sombra" de las lluvias. Las zonas restantes del Bosque Húmedo Tropical están cercanas a la asociación climática.

El Bosque Húmedo Tropical, es un bosque semicaducifolio o perennifolio, alto, de muchos estratos. Los árboles del dosel son de 40 a 50 m de altura en su mayoría de copas anchas y altas, de tallos delgados, generalmente de menos de 100 cm de diámetro a la altura del pecho, sin ramas hasta 25 a 35 m, a menudo con gambas altas delgadas y lisas, de corteza de color claro. Los árboles del subdosel tienen hasta 30 m de alto y generalmente de copas angostas. Las palmas, especialmente *Scheelea rostrata*, son muy abundantes, excepto en las zonas de transición frías. Los árboles del sotobosque son en su mayoría de 8 a 20 m de alto, con copas redondas o cónicas; las hojas generalmente tienen sus ápices alargados para la escorrentía. La capa de arbustos consiste de palmas enanas, y hierbas gigantes de hojas anchas. El estrato inferior es general-

TABLE 7.1. Extent of Life Zones in Costa Rica

Life Zone	Unit km ² (%)	Total km ² (%)
Tropical Dry Forest		5,263 (10.3)
Tropical Moist Forest		12,366 (24.2)
Nontransitional	10,373 (20.3)	
Cool-dry transition	153 (0.3)	
Cool-wet transition	307 (0.6)	
Cool transition	1,533 (3.0)	
Tropical Wet Forest		11,549 (22.6)
Nontransitional	8,892 (17.4)	
Cool transition	2,657 (5.2)	
Tropical Premontane Moist Forest		2,402 (4.7)
Nontransitional	716 (1.4)	
Warm transition	1,686 (3.3)	
Tropical Premontane Wet Forest		6,950 (13.6)
Nontransitional	2,606 (5.1)	
Warm transition	4,344 (8.5)	
Tropical Premontane Rain Forest		5,008 (9.8)
Tropical Lower Montane Moist Forest		102 (0.2)
Tropical Lower Montane Wet Forest		767 (1.5)
Tropical Lower Montane Rain Forest		3,781 (7.4)
Tropical Montane Wet Forest		51 (0.1)
Tropical Montane Rain Forest		2,759 (5.4)
Tropical Subalpine Rain Páramo		102 (0.2)

SOURCE: Holdridge et al. 1971.

mente sin vegetación, excepto por helechos esporádicos. Las trepadoras y los bejucos leñosos son abundantes, asimismo, las epifitas.

BOSQUE MUY HUMEDO TROPICAL

La segunda Zona de Vida más extensa en Costa Rica es el Bosque Húmedo Tropical, con dos grandes coberturas en lados opuestos del país: las Llanuras de Sarapiquí y de Tortuguero en el noreste, y las bajuras alrededor del Golfo Dulce. Esta zona también se extiende por las bajuras de la costa del Pacífico hasta la desembocadura del Golfo de Nicoya y además hay una franja bastante amplia en la zona de transición fría en todas las laderas del Atlántico, desde la frontera con Panamá hasta el Volcán Orosí. También hay otras zonas de transición fría, tierra adentro, en las bajuras del Pacífico sur. En un sentido general, la mayoría de la Zona de Vida de Bosque Húmedo Tropical en Costa Rica está cercana a la asociación climática que tiene una época seca breve efectiva (lado Pacífico) o que no tiene una zona seca efectiva (el lado del Atlántico).

El Bosque Muy Húmedo Tropical, es un bosque perennifolio, alto, de muchos estratos, con algunas especies brevemente caducifolias, pero esto no hace cambiar su aspecto general. Los árboles del dosel son de 45 a 55 m de alto, de copas redondas en forma de paraguas y de troncos lisos hasta los 30 m de altura que pueden alcanzar diámetros de 100 a 200 cm DAP, generalmente las gambas son altas, lisas, delgadas y de corteza de color claro. Los árboles del subdosel tienen de 30 a 40 m de alto con copas

redondas y troncos delgados, generalmente sin gambas. Los árboles del sotobosque son de 10 a 25 m de alto con copas angostas, cónicas, troncos delgados a menudo torcidos o retorcidos, de corteza lisa de color oscuro, ocasionalmente caulifloros. Las palmeras con raíces adventicias son, a menudo, abundantes. El estrato de arbustos es de 1,5-2,5 m de alto con gran abundancia de palmeras enanas y arbustos poco ramificados y hierbas gigantes latifoliadas. La cobertura del suelo es rala, con unos pocos helechos y *Selaginella*. Los bejucos leñosos no son comunes y casi no hay arbustos epifíticos o árboles estranguladores. El Bosque Muy Húmedo Tropical es el más rico en especies en todas las zonas de vida en Costa Rica*

BOSQUE HUMEDO TROPICAL DE PREMONTANO

El Bosque Húmedo Tropical de Premontano no transicional está restringido en Costa Rica a dos cuencas de intermontano—el densamente poblado Valle Central desde San José hasta Turrúcarres, y el Valle de San Ramón. También existe una amplia franja de Bosque Húmedo del Premontano Tropical, cálida, de transición, en las bajuras del noroeste entre el Bosque Seco Tropical, zona de

* N. del E. En términos absolutos, esta aseveración no es válida. Relativamente, p. ej. especies arborescentes, puede serlo.

transición fría-húmeda, y el Bosque Húmedo Tropical. La yuxtaposición de una Zona de Vida de Premontano entre dos zonas basales es consecuencia de la geometría del diagrama de Holdridge, que muestra que la biotemperatura no disminuye por debajo de 24°C conforme aumenta la precipitación pluvial desde cerca 1.500 mm a más de 2.200 mm. La zona de Bosque Húmedo Tropical de Premontano es la zona de vida más alterada en Costa Rica, pues aquí ya no quedan áreas significativas de bosques primarios. A esta zona se le considera cercana a de la asociación climática.

El Bosque Húmedo Tropical de Premontano es un bosque semideciduo estacional de altura mediana y de dos estratos. Los árboles del dosel son en su mayoría caducifolios en la estación seca, cerca de 25 m de alto, con las copas característicamente anchas, planas o en forma de sombrilla y de troncos relativamente cortos y gruesos, a menudo de corteza gruesa, escamosa y agrietada. Las hojas compuestas son muy comunes. Los árboles del sotobosque son de 10 a 20 m de alto, perennifolios, con copas de redondas a cónicas y troncos retorcidos, con la corteza generalmente lisa o moderadamente áspera. El estrato de arbustos es denso, de 2 a 3 m de altura, de plantas leñosas de uno o varios tallos, algunas con espinas. La cobertura del suelo es rala, las epifitas son escasas y hay abundantes bejucos leñosos, flexibles, de tallos delgados.

EL BOSQUE MUY HUMEDO TROPICAL DE PREMONTANO

El Bosque Muy Húmedo Tropical de Premontano, no transicional, se presenta en tres áreas de Costa Rica, las estribaciones menores del Valle de El General en posición periférica al Bosque Húmedo Tropical; en el área de Turrialba; y en un ancho arco en las estribaciones inferiores del Valle Central, que se extiende en una franja angosta a lo largo del flanco Pacífico de las Cordilleras de Tilarán y de Guanacaste. El Bosque Húmedo de Premontano, transición cálida, ocupa una gran parte de las bajuras de San Carlos; las llanuras de Santa Clara desde Parismina a Puerto Viejo de Sarapiquí, cerca de Guápiles, atravesando Siquirres y Puerto Limón hacia el sur hasta la frontera panameña; una franja angosta desde San Isidro hasta el Río Cabagra en el Valle de El General; otra bastante grande en el área Puerto Cortés-Palmar-Sierpe; la hondonada de Corcovado y partes al este y sur de la Península de Osa; tres áreas al sur de Ciudad Neily, colindantes con Panamá; y un arco desde el Río Turrubaritos de Quepos. El Bosque Muy Húmedo Tropical de Premontano, transición cálida-húmeda, se presenta en el Valle de San Vito-Coto Brus. La mayoría de la zona de vida del Bosque Húmedo Tropical de Premontano se puede considerar como cercana a la asociación climática, aunque hay algunas áreas de asociaciones atmosféricas.

El Bosque Húmedo Tropical de Premontano es de estatura de mediana a alta, semiperennifolio, de 2 a 3 estratos, con algunas pocas especies del dosel caducifolias durante la época seca. Los árboles del dosel generalmente son de 30 a 40 m de altura, con las copas redondas anchas

y troncos relativamente cortos y lisos. Las gambas son comunes pero pequeñas. Las cortezas son, en su mayoría, café o grises, moderadamente gruesas y escamosas o con fisuras, y las hojas a menudo forman manojos en los extremos de las ramitas. Los árboles del sotobosque son de 10 a 20 m de alto con coronas densas, a menudo con corteza lisa y oscura. Las raíces adventicias y las hojas largas y angostas son comunes y, ocasionalmente, se encuentran helechos arborescentes. El estrato de arbustos es de 2 a 3 m de alto, a menudo denso y el suelo está completamente desnudo con excepción de los helechos. Hay epifitas pero no son muy conspicuas. Los bejucos trepadores herbáceos son abundantes y los árboles, en su mayoría, están cubiertos por una densa capa de musgo.

BOSQUE PLUVIAL TROPICAL DE PREMONTANO

Esta Zona de Vida se encuentra en la vertiente Atlántica y las cordilleras de Talamanca, Central y de Tilarán; rodea completamente cada volcán en la Cordillera de Guanacaste. En franjas relativamente angostas en la Vertiente del Pacífico de la Cordillera de Talamanca, en la Fila Costeña (la Cordillera Costeña que separa el Valle de El General y la Costa del Pacífico), y al noroeste hasta el Cerro de Turrubares. Esta Zona de Vida se aproxima a la asociación climática.

El Bosque Pluvial Tropical de Premontano, es un bosque perennifolio, intermedio en altura, con dos o tres estratos. Los árboles del dosel son generalmente de 30 a 40 m de alto, con copas redondas en forma de sombrilla y de ramas rectas. Las gambas son comunes pero pequeñas. Las cortezas son café, negras o grises, medianamente gruesas, en su mayoría escamosas y agrietadas. El subdosel es muy denso, con árboles de 15 a 25 m de altura, de troncos delgados y a menudo sin ramas en casi toda su longitud; de copas angostas, de redondas a cónicas; y las cortezas delgadas, y de color claro u oscuro. Las palmeras son comunes y los suelos bien drenados. El sotobosque es también muy denso y puede ser difícil distinguirlo del estrato del subdosel; los árboles son de 8 a 15 m de alto, a menudo con el tronco inclinado, torcido o retorcido, de copas relativamente largas con ramas horizontales; muchos árboles tienen raíces adventicias. Los helechos arborescentes son comunes en el sotobosque. El estrato de arbustos es de 2 a 3 m de alto y muy denso, las palmeras enanas no son comunes en este estrato. La cubierta del suelo consiste en su mayor parte de helechos, *Selaginella* y de hierbas de hojas anchas, a menudo con hojas azuladas. Las epifitas, los bejucos leñosos y las hierbas trepadoras son muy comunes y los musgos y las epifitas cubren casi toda la superficie.

BOSQUE HUMEDO BAJO TROPICAL DE MONTANO

Esta Zona de Vida se presenta en tres áreas pequeñas de Costa Rica: al norte y suroeste de Cartago y alrededor

del pueblo de Zarcero. Estas áreas pequeñas son consideradas cercanas a la asociación climática de la Zona de Vida.

El Bosque Bajo Húmedo Tropical de Montano es un bosque abierto perennifolio, de tamaño intermedio, con dos estratos de árboles. Los árboles del dosel son en su mayoría *Quercus* de 30 a 35 m de alto, con ramas gruesas, retorcidas y pesadas, de troncos retorcidos gruesos y de corteza áspera y escamosa. El sotobosque es relativamente abierto con árboles perennifolios de 20 m de altura, de troncos delgados y de coronas redondas a cónicas. El estrato de arbustos es de 2 a 5 m de alto, moderadamente denso con plantas leñosas de madera suave y a menudo de hojas grandes. La cubierta del suelo es en su mayoría abierta, con pocos matorrales de hojas anchas y gramíneas. Aunque hay algunos árboles epífitos, las epífitas herbáceas y los musgos son inconspicuos.

BOSQUE MUY HUMEDO TROPICAL DE MONTANO BAJO

El Bosque Muy Húmedo Tropical de Montano Bajo está principalmente restringido a la porción central de Costa Rica con la mayor área hacia el flanco suroeste de la Cordillera Central; además al sur de San José y Cartago, y en el Valle de Dota. Hay pequeñas estribaciones en el flanco Pacífico de la Cordillera de Tilarán, en el Valle superior del Río Chirripó del Pacífico y del flanco Pacífico de la Cordillera de Talamanca, cerca de la frontera con Panamá. A estos bosques se les considera como una asociación climática para esta Zona de Vida.

Este es un bosque perennifolio de altura intermedia con dos estratos de árboles. Los árboles del dosel son en su mayoría de 20 a 25 m de alto, pero algunos *Quercus* son más altos, con troncos cortos que se dividen en ramas ascendentes, largas y pesadas, retorcidas, que terminan en copas amplias en forma de sombrilla. Las gambas son poco comunes. La corteza es gruesa, en su mayoría escamosa o agrietada. El sotobosque es relativamente abierto, con árboles de 5 a 10 m de altura y de copas anchas. El estrato de arbustos es relativamente denso, de 2 a 3 m de altura y las palmeras son poco comunes. El suelo está bien cubierto por helechos, begonias, aráceas y rastreras y una gruesa capa de mantillo en estado de descomposición. Las epífitas más comunes son pequeñas, bromelias y helechos. Una delgada capa de musgo crece en los troncos de los árboles y los bejucos herbáceos, especialmente aráceas, son comunes en la superficie del suelo o cerca de él, así como las lianas gruesas son bastantes comunes.

BOSQUE PLUVIAL TROPICAL DE MONTANO BAJO

Esta Zona de Vida se extiende en los flancos a barlovento de la Cordillera Central, en ambas vertientes de la cordillera de Talamanca, en la parte superior de la Cordillera de Tilarán, y alrededor de las alturas volcánicas en la Cordillera de Guanacaste. En su mayoría, los bosques están en la asociación climática de esta Zona de Vida.

El Bosque Pluvial Tropical de Montano Bajo es un bosque perennifolio y de altura baja a mediana, con dos estratos de árboles. Los árboles del dosel son en su mayoría de 25 a 30 m de altura (pero los *Quercus* pueden alcanzar de 50 m de altura), de troncos cortos, gruesos, a menudo retorcidos con corteza áspera, de color oscuro. Las ramas son gruesas, sinuosas y relativamente cortas. Las coronas son relativamente pequeñas y compactas. Las gambas son poco comunes. El estrato del sotobosque es a menudo denso, con árboles de 10 a 20 m de alto, de troncos delgados, rectos o sinuosos, las coronas pequeñas en forma de hisopo y de ramas retorcidas. La corteza es lisa, delgada y en su mayoría de color oscuro. Los retoños radicales son comunes en la base del tronco. El estrato de arbustos es muy denso, de 1,5 a 3 m de alto, a menudo con hojas aplanadas, pequeñas, en manojos. La cubierta de suelo está bien poblada por helechos, arbustos pequeños, rastreras delicadas y parches de musgo. Las epífitas (orquídeas, bromelias, gesneriáceas, y aráceas) son comunes en los troncos cubiertos de musgos y en las hojas. Las ericáceas y melastomatáceas son epífitas arbustivas comunes. Los bejucos de hojas grandes son bastante comunes, no así las lianas gruesas.

BOSQUE MUY HUMEDO TROPICAL DE MONTANO

Esta Zona de Vida está restringida en Costa Rica a la cumbre y a las faldas superiores del suroeste del Volcán Irazú. La mayoría de la vegetación cercana al cráter del Irazú fue destruida o severamente dañada por las erupciones de 1963-65, de ahí que hay pocos datos sobre ella.* Este puede ser un bosque perennifolio de mediana altura y de dos estratos de árboles. Se supone que el dosel está dominado por *Quercus* spp. y que los bambúes son abundantes en el estrato de arbustivo.

BOSQUE PLUVIAL TROPICAL DE MONTANO

La Zona de Vida del Bosque Pluvial Tropical de Montano se encuentra extensivamente en las alturas de la Cordillera de Talamanca, con pequeñas estribaciones alrededor de las cumbres de los volcanes Turrialba, Irazú, Barva y Poás. En Costa Rica se considera esta zona de vida como de asociación climática, excepto cerca de los cráteres volcánicos activos.

El Bosque Pluvial Tropical de Montano es un bosque perennifolio, de altura de baja a intermedia, con dos estratos de árboles. Los árboles del dosel son de 25 a 30 m de alto, de troncos gruesos, sin gambas y de corteza áspera. Las copas son pequeñas, compactas y redondeadas, con muchas ramas cortas, gruesas y retorcidas. Las hojas a menudo forman manojos en las puntas de las ramas. El sotobosque es relativamente abierto, con árboles

* N del E. Descripciones más o menos técnicas del área existen desde el siglo XIX.

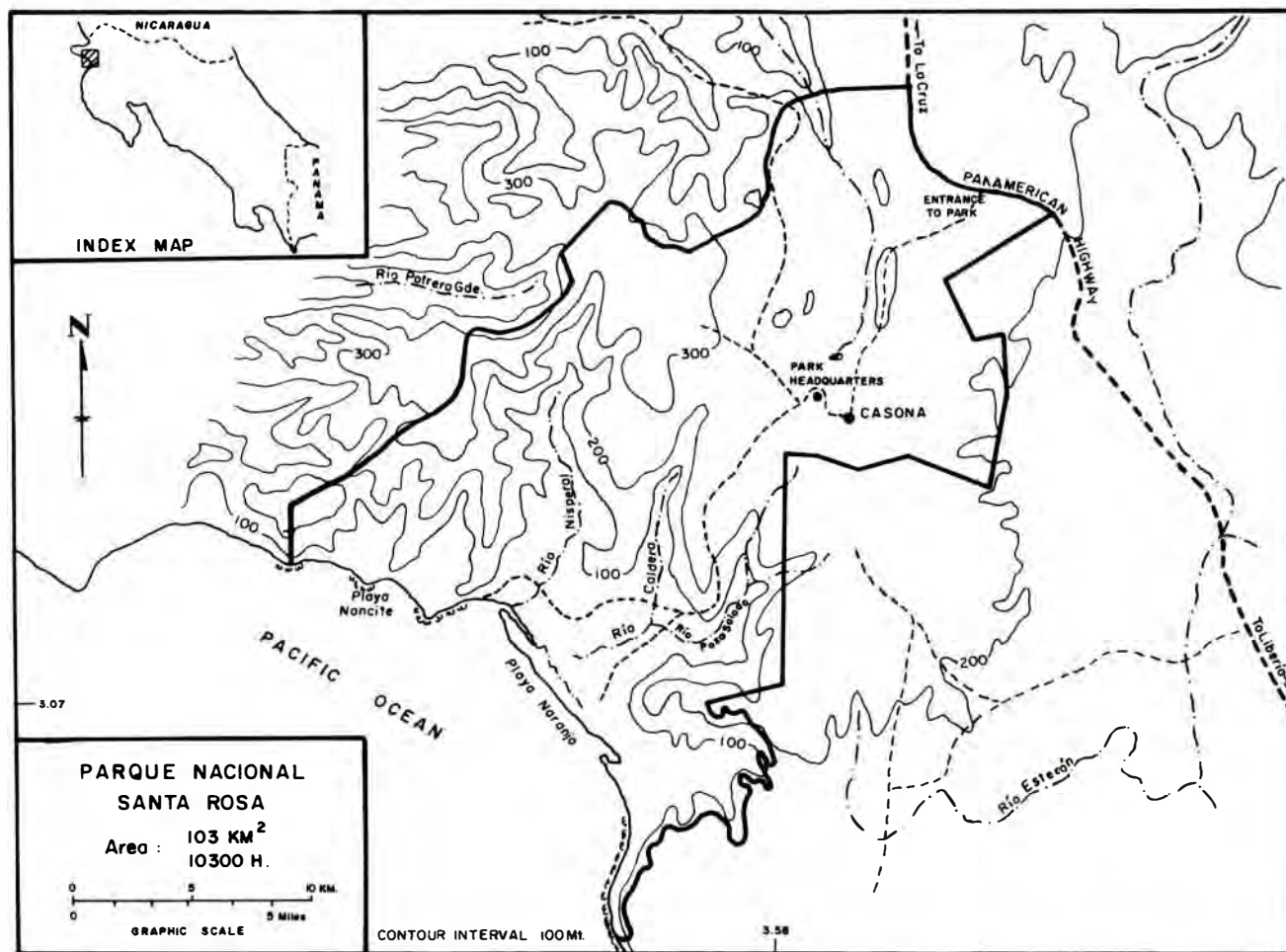


Fig. 7.3 Mapa del Parque Nacional Santa Rosa (Tropical Science Center).

en su mayoría de 5 a 15 m de alto, de troncos delgados y torcidos y de coronas compactas, redondas y muy ramificadas. Los helechos arborescentes son comunes en el sotobosque. El estrato de arbustos es denso, con bambúes enanos hasta de 5m de altura y la capa inferior está abierta debajo del bambú. Los troncos y la ramas de los árboles están densamente cubiertos por musgos y epífitas herbáceas pequeñas; las orquídeas y los helechos son comunes en el musgo. Las epífitas grandes están restringidas a unas pocas especies de bromelias. Los bejucos leñosos, de hojas gruesas y camosas, son epífitas comunes del dosel.

EL PARAMO PLUVIAL TROPICAL SUBALPINO

Esta Zona de Vida constituye el límite norte del páramo andino, originalmente restringido a los picos más altos de la Cordillera de Talamanca (Chirripó) y se extiende hacia el noroeste, en la región del Cerro de la Muerte, debido a la intervención del hombre. Por páramo debe entenderse los parajes fríos, inhóspitos y húmedos, por encima de la línea de vegetación. En la parte norte de los Andes y en Costa Rica el páramo está dominado por arbustos en donde el drenaje es adecuado, pero también hay pantanos en donde el drenaje es pobre. En páramos de los Andes son bien conocidos los frailejones o espeletias

(Compositae) que dominan el paisaje. Weber (1959) describió con gran detalle las relaciones florísticas y fisiológicas, entre los páramos de Costa Rica y los andinos.

DESCRIPCION DE SITIOS SANTA ROSA

El Parque Nacional Santa Rosa (fig. 7.3) está en el norte de la Provincia de Guanacaste, entre el Golfo de Papagayo y la Carretera Interamericana, con coordenadas geográficas de $10^{\circ} 45'$ a $11^{\circ} 00'$ N y $85^{\circ} 30'$ W a $85^{\circ} 45'$ W. Este parque nacional, de 10.700 ha fue creado por decretos ejecutivos No. 1562-A de 20 de marzo de 1971 y No. 7013-A el 4 de mayo de 1977. Boza y Bonilla (1978) hacen una descripción muy detallada del papel especial que ha tenido Santa Rosa en la historia de Costa Rica, y aportan varias fotografías, en excelentes colores, de los hábitats más importantes del parque. La elevación va desde el nivel del mar hasta 317 m.

Un transecto fisiográfico aproximadamente de este a oeste comienza en la extensa meseta superior formada por coladas de lava del Plio-Pleistoceno y de depósitos eólicos de cenizas de la Cordillera de Guanacaste. Al oeste de la meseta superior hay una serie de terrazas más bajas derivadas de material parental de basaltos, con aportes considerables de cenizas. Las terrazas inferiores están

TABLE 7.2. Stand Characteristics of a 4 Ha Plot 0.5 Km North of the Entrance to Comelco Ranch, 10 Km Northwest of Bagaces, Guanacaste Province

Species	Density	Frequency	Basal Area	Importance Value (%)
	Stems (%)	Subplots (%)	m ² (%)	
<i>Quercus oleoides</i>	279 (34)	81 (18)	29.2 (58)	36.77
<i>Byrsonima crassifolia</i>	99 (12)	51 (11)	3.2 (6.3)	9.99
<i>Apeiba tibourbou</i>	92 (11)	48 (11)	3.0 (5.9)	9.33
<i>Spondias mombin</i>	61 (7.5)	35 (7.9)	3.3 (6.6)	7.32
<i>Cordia alliodora</i>	43 (5.3)	33 (7.4)	0.9 (1.8)	4.82
<i>Guazuma ulmifolia</i>	24 (3.0)	18 (4.1)	1.1 (2.1)	3.04
<i>Luehea candida</i>	19 (2.3)	15 (3.4)	1.1 (2.1)	2.61
<i>Annona reticulata</i>	24 (3.0)	17 (3.8)	0.4 (0.9)	2.54
<i>Luehea speciosa</i>	16 (2.0)	12 (2.7)	1.0 (2.0)	2.21
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	12 (1.5)	12 (2.7)	0.9 (1.7)	1.96
Subtotal: top 10 species	669 (82)	322 (73)	44.1 (87)	80.59
Subtotal: other 34 species	145 (18)	118 (27)	6.6 (13)	19.41
Total: 44 species	814 (100)	440 (100)	50.7 (100)	100.00

intercaladas entre colinas de basalto, bajas pero agrestes, que se extienden hasta la costa, formando promontorios rocosos que protegen las pequeñas playas.

Según el mapa ecológico de Costa Rica (Tosi 1969), la meseta superior de Santa Rosa se clasifica como de bosque tropical húmedo de premontano, transición cálida, y también hay una franja bastante grande de bosque seco tropical con transición fresca-húmeda, a lo largo de la costa del Pacífico. Estas dos Zonas de Vida son muy similares climáticamente, reciben entre 1.500 y 2.000 mm de lluvia como promedio anual, pero la biotemperatura de la meseta superior es moderadamente menor.

La vegetación de la meseta superior está dominada por el pasto africano jaragua (*Hyparrhenia rufa*) con islas dispersas de árboles. Debe entenderse que no existen sabanas naturales en las áreas que no son cenagosas en Guanacaste, debido a la necesidad de quemar los potreros anualmente para evitar la invasión y la colonización por arbustos leñosos (Daubenmire 1972). Los potreros de jaragua en la meseta superior, sin duda fueron derivados del bosque perennifolio de robles (*Quercus oleoides*) característico de suelos de pómez y cenizas de las bajuras secas estacionales de Centro América (Montoya-Maquín 1966). Al bosque de robles, pobre en especies, que originalmente cubrió partes de la meseta superior se le puede considerar como una asociación edáfico-atmosférica debido a los suelos pobres y a una estación seca más larga que lo común. En el cuadro 7.2 se puede ver la información sobre la composición de un rodal remanente cerca de la entrada de la Hacienda Comelco, Bagaces, que yo creo representa el bosque de robles que una vez cubrió la meseta superior de Santa Rosa. Dentro de los pastizales, sobre esta meseta, hay parches de *Crescentia alata* (Bignoniaceae), formando una asociación edáfico-hídrica sobre los suelos arcillosos inestables, de montmorillonitas*. Muy diseminados sobre los potreros

de jaragua hay árboles de *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) y *Curatella americana* (Dilleniaceae) que son resistentes al fuego.

Conforme desciende la meseta superior hacia el oeste y hacia el norte, se presenta una serie compleja de hábitats y tipos de vegetación sobre una fisiografía variada, que va desde las terrazas pequeñas coluviales y los valles intermitentes de las quebradas, hasta los promontorios rocosos y las ensenadas protegidas. La vegetación actual de esta región se complica aún más debido a su larga historia de actividades inciertas, que incluye la tala más obvia de los bosques para potreros y la menos obvia, o sea la tala selectiva y el ramoneo de bovinos hambrientos durante la severa estación seca (fig. 7.4). El grado de perturbación abarca un amplio espectro, haciendo difícil comentar sobre la naturalidad de la vegetación. D. H. Janzen (com. pers.) cree que la vegetación menos perturbada se encuentra en los valles inferiores y en las vertientes con posición hacia el norte de la cuenca del Río Poza Salada.

Los bosques heterogéneos en las estribaciones inferiores son los que poseen los hábitats biológicamente más diversos en Santa Rosa. Aunque el bosque está bien desarrollado sobre los suelos derivados de basalto, se le debe considerar como una asociación atmosférica debido a la estación seca, más larga de lo normal. Algunos de los árboles llegan a tener 30 m de altura, pero el nivel promedio del dosel es generalmente cerca de los 20 m. Las especies más comunes de árboles incluyen *Bombacopsis quinatum*, *Calycophyllum candidissimum*, *Casearia arguta*, *Chomelia spinosa*, *Croton reflexifolius*, *Enterolo-*

* N. del E. Se refiere a los vertisoles oscuros, plásticos, conocidos popularmente como "sonsocuites".



Fig. 7.4 a) Bosque caducifolio de 70-100 años de edad, el 1 de mayo de 1980 (final de la estación seca, 8 días antes de la primera lluvia), parte alta de Santa Rosa. Hay por lo menos 25 especies de plantas leñosas en la fotografía; el árbol grande justo a la izquierda del centro es *Ateleia herbert-smithii* (fotografía, D. H. Janzen). **b)** bosque caducifolio, de 70-100 años de edad, el primero de junio de 1980 (22 días después de la primera lluvia del año) en la parte alta de Santa Rosa. Hay por lo menos 30 especies leñosas; la copa grande ligeramente a la izquierda de la parte superior central es *Tabebuia ochracea* (fotografía, D. H. Janzen).



bium cyclocarpum, *Eugenia salamensis*, *Guazuma ulmifolia*, *Jacquinia pungens*, *Luehea candida*, *Piper amalago*, *Pithecellobium saman*, *Tabebuia ochracea*, *T. rosea*, *Thouinidium decandrum*, *Trichilia colimana*, y *Zanthoxylum setulosum*.

Los árboles del dosel son generalmente caducifolios, excepto en las ensenadas húmedas, en donde los perennifolios *Andira inermis*, *Ardisia revoluta*, *Ficus*, *Hymenaea courbaril*, *Mastichodendron capiri*, y *Manilkara zapota* son muy abundantes. Desafortunada-

mente, no hay estudios de la vegetación de los bosques de Santa Rosa; de modo que no es posible hacer comentarios sobre la dominancia y sobre la diversidad de los patrones.

Cerca de la costa, los valles se ensanchan y hay áreas considerables de llanuras fértiles aluvionales, cruzadas por los meandros de quebradas en la estación lluviosa. Existen parches remanentes, probablemente degradados, de los bosques naturales a lo largo de los caminos que conducen a Playa Naranja. Esta asociación edáfica mantiene un impresionante bosque con un dosel general de

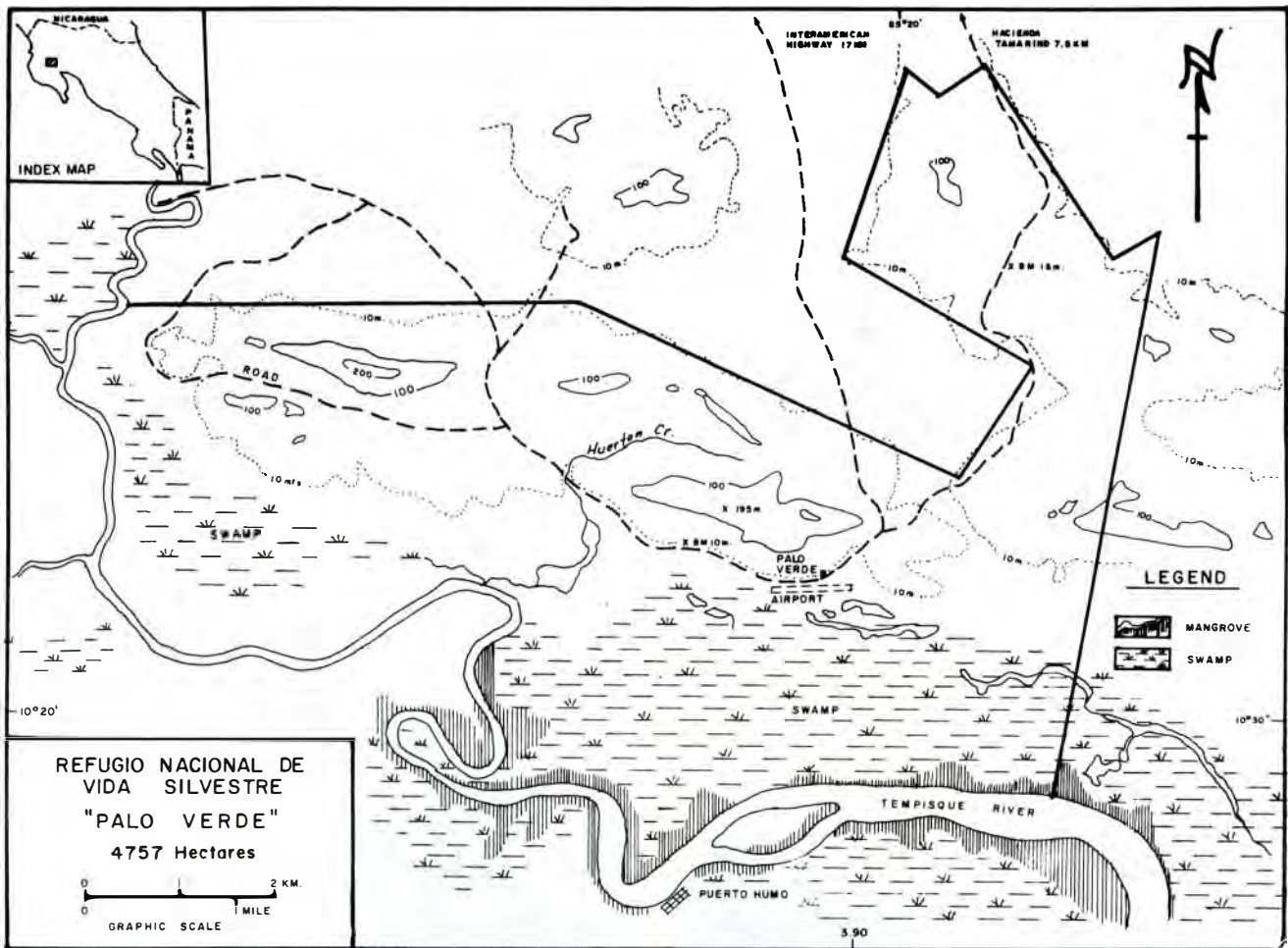


Fig. 7.5 Mapa del Refugio Nacional de Palo Verde (Centro Científico Tropical)

unos 30 m de altura, aunque algunos árboles pueden exceder los 35 m, hay muchos árboles grandes así como muchas especies perennifolias. Algunas de las especies más prominentes son *Brosimum alicastrum*, *B. guianense*, *Hura crepitans*, *Licania arborea*, *Manilkara zapota*, y *Terminalia oblonga*. Muchos de los árboles más grandes de *M. zapota* tienen cicatrices de la extracción de chicle. Los *chicleros*, sin duda, entraron en esos pequeños valles fértiles, desde la costa.

El acceso en bote por la costa también trajo varios agricultores que practicaban la agricultura de roza y quema en la mayoría de los valles de bajura; sin embargo, no es muy probable que hubiera existido un cultivo migratorio, en el sentido amplio de la palabra. Muchas de las pequeñas parcelas (1 a 5 ha), establecidas en los años de 1960, en la actualidad están en las etapas tempranas de una asociación secundaria con una gran abundancia de especies pioneras y de árboles tolerantes a la sombra, tales como *Castilla elastica*, *Cecropia peltata*, *Cochlospermum vitifolium*, *Guazuma ulmifolia*, y *Muntingia calabura*. El bosque secundario, al suroeste de la bifurcación principal, en la calle hacia los lados opuestos de Playa Naranjo, tuvo una agricultura activa en 1970 (R. Peck, com. pers.).

Conforme se deterioró el drenaje cerca de las dunas fronterizas, el bosque mixto de bajura degradó hacia un

bosque de pantano, dominado por *Caesalpinia coriaria* y *Prosopis juliflora*. Con la influencia del agua salobre y salada, se desarrollaron ahí áreas marginales de manglar de las especies características de *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, y *Conocarpus erectus* (Pool, Snedaker, y Lugo 1977). La ausencia de fuentes permanentes de agua dulce probablemente tuvo un efecto adverso sobre los manglares y sobre los bosques pantanosos en Santa Rosa.

La vegetación costera es bien representativa en las playas tropicales, por *Ipomoea pes-caprae*, *Canavalia maritima*, *Hibiscus tiliaceus*, e *Hippomane mancinella*.

Los promontorios rocosos tienen, tal vez, la vegetación más xérica en Costa Rica, debido a la pobreza del suelo y al azote de los vientos secos. La vegetación arbustiva consiste principalmente de árboles enanos de *Bursera permollis*, *Euphorbia schlehtendalii*, y *Haematoxylon brasiletto*, además de cactus y agaves.

PALOVERDE

El Refugio Rafael Lucas Rodríguez Caballero (Refugio Nacional de Vida Silvestre Paloverde) está en la depresión inferior del Tempisque, cerca la cabecera del Golfo de Nicoya en el sur central de la Provincia de

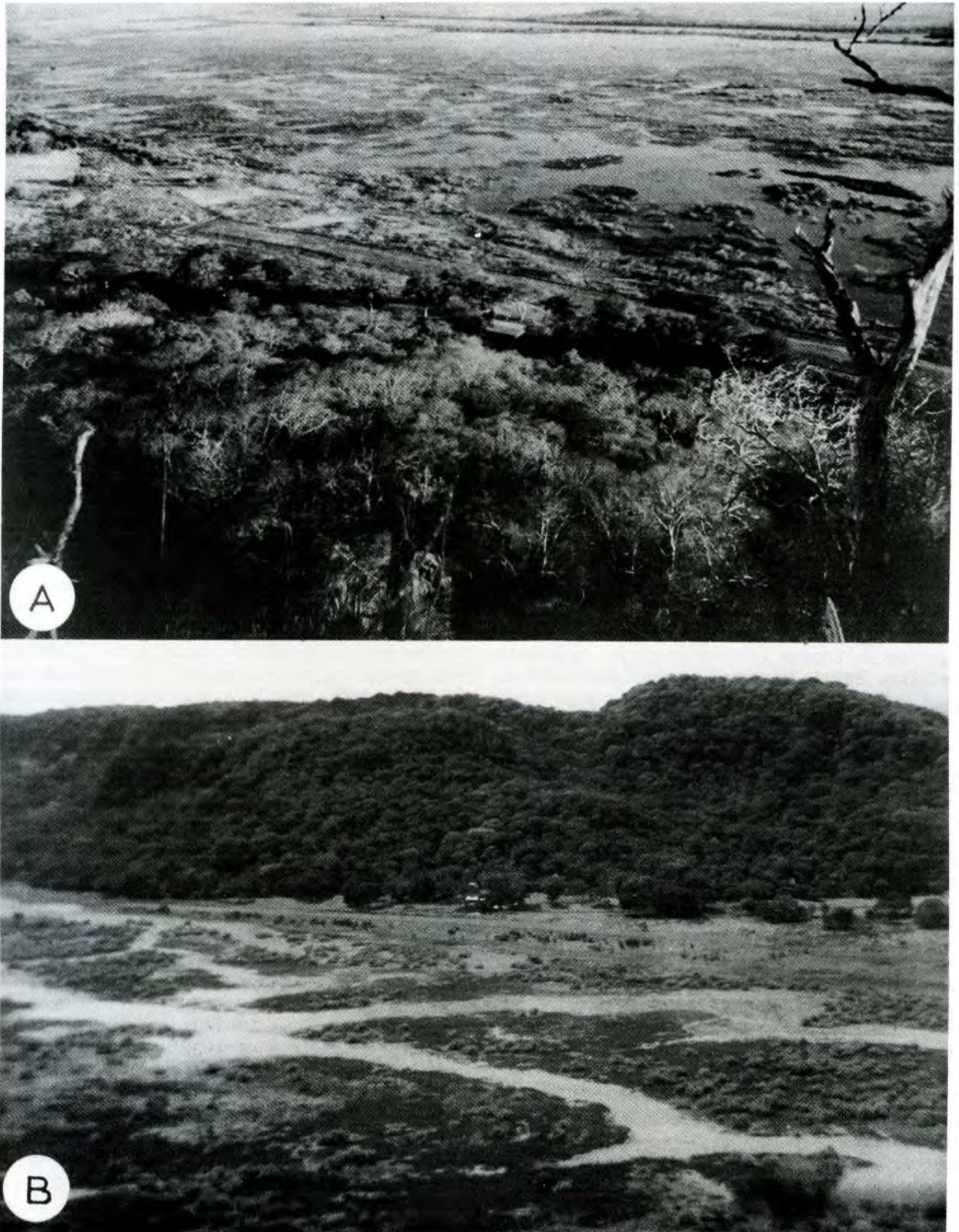


Fig. 7.6 a) Panorama del Pantano de Palo Verde del acantilado calcáreo, inicio de la época seca. Parte inferior de la foto campo de aterrizaje y bosque de galería a lo largo del río Tempisque en la superior. b) Pantano de Palo Verde y colinas Calizas a mediados de la estación lluviosa; nótese la ausencia de árboles.

Guanacaste y tiene una extensión de 4.757 ha. Las coordenadas geográficas son 10° 19' a 10° 24' N y 85° 18' a 85° 25' O. Paloverde fue el extremo sur de una enorme hacienda, establecida por David Russell Stewart en 1923, que se extendió desde el Río Tempisque hasta las estribaciones del Volcán Miravalles. A la propiedad se le conoce comúnmente como Finca Wilson, debido a que Stewart usó por algún tiempo el seudónimo de George Wilson en los años de 1920. En 1968, la Organización para Estudios Tropicales escogió el área de Paloverde para un sitio de estudio comparativo del ecosistema. Mediante un convenio entre OTS y Comelco, Paloverde fue adquirido en arriendo así como otros sitios de la Hacienda Comelco, para fines de investigación y enseñanza; la OTS completó la construcción de una estación de campo adyacente al campo de aterrizaje, durante la estación seca de 1971. El Gobierno de Costa Rica expropió gran parte de la Hacienda Comelco, incluyendo Paloverde en 1975 para un proyecto de colonización del ITCO. El Refugio de Vida Silvestre Paloverde (fig. 7.5) fue creado por decreto ejecutivo el 29 de abril de 1977. Desde entonces han surgido varios informes y promesas de agregar extensiones mayores hacia el noroeste y sureste por parte del gobierno, pero hasta la fecha no se ha aumentado el área de Paloverde.

La singular importancia de Paloverde está en la yuxtaposición de una gran ciénaga estacional entre el Río Tempisque y abruptas colinas calizas (fig. 7.6a). Es la cadena aislada de colinas que corren más o menos paralelo al Río Tempisque, de oeste a este, de rocas calizas, duras y porosas, del Eoceno. La elevación máxima es alrededor de 200 m. En las cimas y en las estribaciones superiores generalmente no hay tierra, de modo que es un hábitat extremadamente xérico durante la estación seca. Los depósitos coluvionales en las estribaciones inferiores. Las bases de las colinas son derivadas de calizas con mezclas de arcilla y sedimentos de limos. En las partes distales de

las bases de las colinas calizas hay gran extensiones de suelos negros, dimensionalmente inestables, que consisten casi en su mayoría de arcillas montmorilloníticas. La estructura teselada en 2x2 de los micélicos arcillosos permite una incorporación considerable de moléculas de agua durante la estación lluviosa y una pérdida substancial de agua durante la época seca, produciendo grandes rajaduras en el suelo.

La totalidad del área de Paloverde se considera como de Bosque Tropical Seco (Tosi 1969), con una precipitación pluvial anual estimada entre 1.000 y 1.500 mm y una biotemperatura media anual por encima de 24°C. El valle inferior del Tempisque es el área más seca de Costa Rica. El área total es una asociación atmosférica debido a la estación seca de seis meses (diciembre-mayo) y a los fuertes vientos alisios secos que azotan las bajuras de Guanacaste desde diciembre a marzo. Aunque la estación seca, por lo general empieza abruptamente en abril o mayo, (los agricultores locales dicen que seis semanas después de Pascua Florida), hay una estación menos lluviosa de 2 ó 3 semanas llamada *veranillo*, generalmente en julio. Las lluvias fuertes y las consiguientes inundaciones causadas por las tormentas en el Pacífico se dan en septiembre y octubre.

Sobre los promontorios calizos expuestos crecen agaves y árboles enanos similares a los de la vegetación de las cimas secas de los promontorios rocosos costaneros de Santa Rosa. *Euphorbia schlectendalii* y *Rehdera trinervis* son dos de los árboles pequeños conspicuos en este hábitat. Muchas de las cimas calizas y las estribaciones superiores están compuestas por rocas calcáreas muy filosas, aserradas a menudo con superficies crenuladas que sugieren el traslape de las olas del mar. Las hondas grietas en esta piedra porosa, permiten una penetración profunda de las raíces, de modo que existe un bosque tupido de grandes árboles (10-15 m) mayores que los de los promontorios

TABLE 7.3 Stand Characteristics of a 4 Ha Plot along the Apiary Road, Palo Verde Wildlife Refuge, Guanacaste Province

Species	Density	Frequency	Basal	Importance Value (%)
	Stems (%)	Subplots (%)	m ² (%)	
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	55 (6.3)	41 (5.9)	16.6 (20.8)	11.02
<i>Licania arborea</i>	55 (6.3)	39 (5.6)	5.9 (7.4)	6.43
<i>Brosimum alicastrum</i>	32 (3.7)	20 (2.9)	7.5 (9.4)	5.33
<i>Spondias mombin</i>	45 (5.1)	31 (4.5)	4.2 (5.3)	4.99
<i>Guazuma ulmifolia</i>	53 (6.1)	35 (5.1)	2.7 (3.4)	4.86
<i>Thouinidium decandrum</i>	42 (4.8)	29 (4.2)	1.4 (1.8)	3.61
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	26 (3.0)	19 (2.8)	4.0 (5.0)	3.56
<i>Luehea candida</i>	36 (4.1)	30 (4.3)	1.4 (1.7)	3.39
<i>Tabebuia ochracea</i>	36 (4.1)	29 (4.2)	0.9 (1.2)	3.15
<i>Bombacopsis quinatum</i>	15 (1.7)	14 (2.0)	4.4 (5.5)	3.07
Subtotal: top 10 species	395 (45)	287 (42)	49.0 (62)	49.41
Subtotal: other 58 species	480 (55)	404 (58)	30.4 (38)	50.59
Total: 68 species	875 (100)	691 (100)	79.4 (100)	100.00

menos profundos de basalto de Santa Rosa. Probablemente la planta más llamativa en estas rocas calizas crenuladas es la especie, en vía de extinción, *lignum vitae*, o Guayacán real *Guaiacum sanctum*, asociada a *Lemaireocereus aragonii*, *Bursera simaruba*, *Bombacopsis quinatum*, y *Astronium graveolens*.

Conforme aumenta la profundidad del suelo en las estribaciones inferiores y en la base de las colinas calizas, hay un bosque mejor desarrollado en estructura y en especies. Existen varias ensenadas protegidas (7.6b) en el lado sur de las colinas calizas, con varias especies de árboles perennifolios, tales como *Brosimum alicastrum*, *Garcia nutans*, *Manilkara zapota*, *Sapindus saponaria*, y *Trophis racemosa*. Los valles húmedos de perennifolios son refugios importantes durante la estación seca para los herbívoros arbóreos y voladores.

A lo largo del lado sur de las colinas calizas, hay una franja de 100-200 m de ancho, de suelos profundos entre la base de las colinas y las ciénagas estacionales y tierras inundadas. Estos suelos coluviales bien drenados en la vecindad de la hacienda son en la actualidad potreros, pero cerca de 8 km hacia el oeste de la estación de campo hay un hermoso bosque que podría ser muy bien el bosque seco de bajura menos perturbado de Guanacaste. Las especies de árboles más comunes incluyen *Bombacopsis quinatum*, *Caesalpinia eriostachys*, *Calycophyllum candidissimum*, *Capparis odoratissima*, *Casearia arguta*, *Chomelia spinosa*, *Croton reflexifolius*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Erythroxylon havanense*, *Eugenia salamensis*, *Guazuma ulmifolia*, *Jacquinia pungens*, *Luehea candida*, *Piper amalago*, *Tabebuia ochracea*, *T. rosea*, *Thouinidium decandrum*, *Trichilia colimara*, y *Zanthoxylum setulosum*. En el cuadro 7.3 los nombres de las especies de árboles más importantes de este bosque en una parcela de inventario permanente de 4 ha, paralelo al camino viejo hacia el antiguo apiario. A lo largo de varias quebradas intermitentes que drenan las colinas calizas, se encuentran las especies de árboles siguientes, las que son muy abundantes: *Ardisia revoluta*, *Brosimum alicastrum*, *Licania arborea*, *Manilkara zapota*, y *Sloanea terniflora*. Notoriamente ausente del bosque en Paloverde, se encuentra *Hymenaea courbaril*; no se sabe si este árbol crecería sobre los suelos derivados de calizas o si le fue imposible llegar hasta Paloverde por las grandes bajuras de arcillas montmorilloníticas.

Entre las calizas y el Río Tempisque hay grandes pantanos herbáceos que se inundan estacionalmente, dominados por la tifácea, *Typha latifolia*, y por *Thalia geniculata*. El arbusto leñoso *Ipomoea* sp. y el árbol de Paloverde, *Parkinsonia aculeata*, se encuentran esparcidos en el pantano. Las aguas alcanzan su nivel máximo en septiembre u octubre, y permanecen húmedas hasta el mes de marzo.

Hay franjas angostas de mangles con sus especies características: *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, y *Conocarpus erecta* a lo largo del Río Tempisque, debido a la acción de las mareas y al agua salubre. En las riberas hay bosques fluviales de mayor tamaño y más heterogéneas con algunas especies de

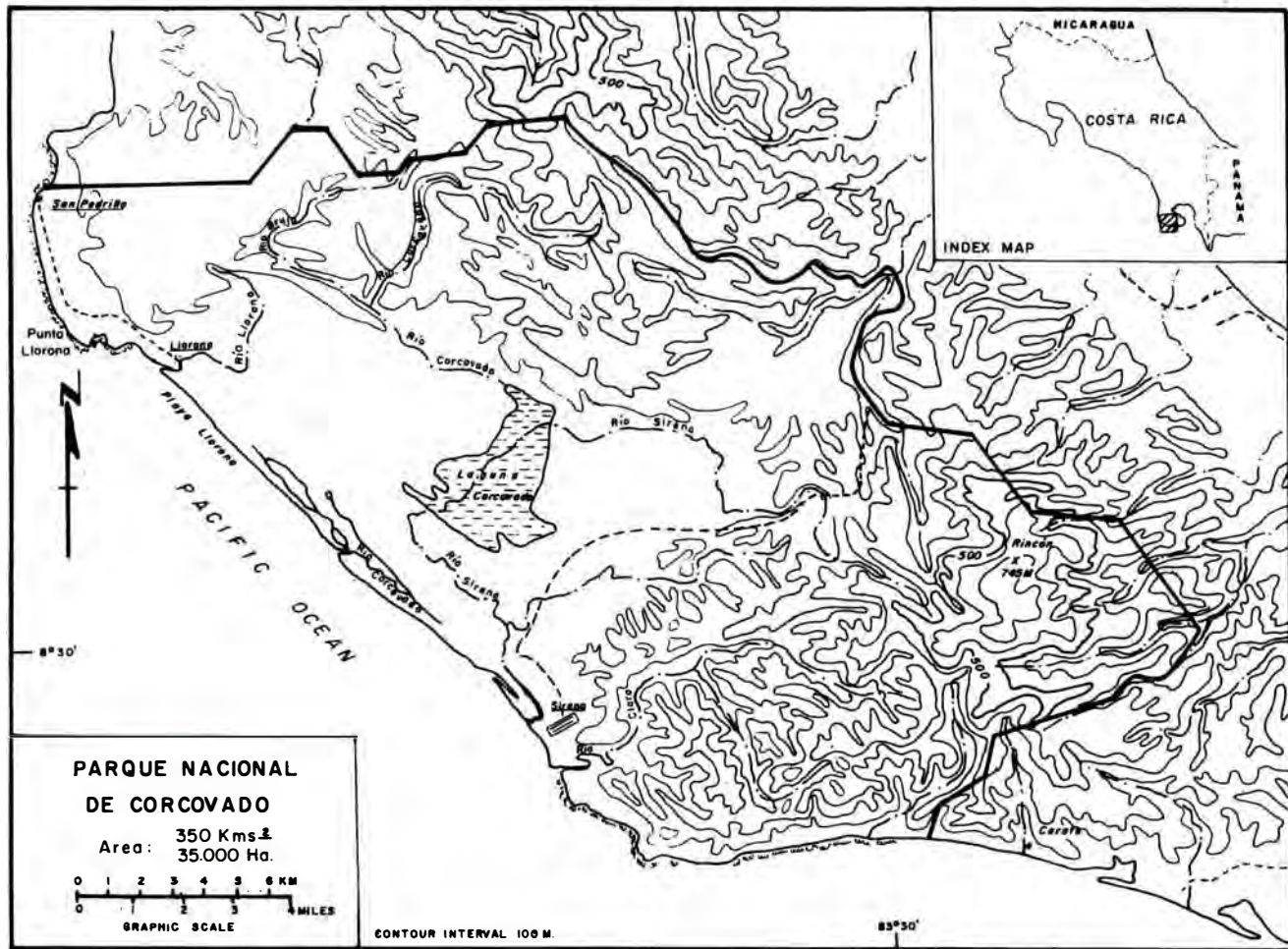
árboles poco comunes que aún quedan por identificar. Como ocurre en todo Guanacaste, los incendios y el pastoreo han tenido una influencia adversa sobre la vegetación, y que aún parece menos grave en Paloverde. Las quemas regulares (¿anuales?) barren hacia el sur, hacia Paloverde, pero parece que muy pocas veces cruzan las colinas calizas. En el bosque, excepcional, a lo largo del camino del apiario hubo un pequeño incendio en 1978, el primero desde el establecimiento del parque en 1970. El efecto del pastoreo es aún más difícil de determinar. El ganado de Comelco se trasladaba hacia el bosque para ramonear después de que se secaban los potreros. No nos fue posible encontrar plántulas o árboles pequeños de *Brosimum alicastrum* en la parcela de inventario (G. S. Hartshorn, inédito), lo que sugiere que el pastoreo pudo haber afectado adversamente la regeneración de las especies palatales. Este ganado también se desplazaba hacia los pantanos estacionales durante la estación seca. F. G. Stiles (com. pers.) cree que el ganado tuvo un papel importante en mantener abiertas las aguadas en el pantano.

CORCOVADO

El Parque Nacional Corcovado (fig. 7.7) está en la parte sur de la provincia de Puntarenas, en el lado Pacífico de la Península de Osa, y sus coordenadas geográficas son 8 26' a 8 39' N y 83 25' a 83 45' O. Este parque nacional de 43.735 ha fue creado por el decreto ejecutivo número 5357 el 24 de octubre de 1975. El área original de 36.000 ha fue agrandada por decreto ejecutivo el 5 de febrero de 1980, agregándole al parque 7.735 ha de colinas agrestes en el centro de la península. Las elevaciones van desde el nivel del mar a 745 m en los Cerros del Rincón y Mueller en la Fila Matajambre. Recientemente, se hizo un estudio del uso de la tierra y de conservación en la Península de Osa (Lewis 1982). La península es parte del área que Paul H. Allen (1956) menciona en su excelente libro *The Rain Forests of Golfo Dulce*, aunque no existen pruebas de que él investigara allí.

El parque incluye la cuenca entera de la llanura de Corcovado, una depresión oceánica llena de sedimentos entre Punta Llorona y Punta Salsipuedes, que se extiende de 5 a 10 km tierra adentro. Esta llanura consta de unas 10.000 ha, rodeadas en tres lados por montes altos, empinados y agrestes y por el Océano Pacífico al suroeste. La fuerte erosión geológica ha producido una fisiografía de colinas estrechas, estribaciones largas y empinadas y una densa trama de drenaje que domina, prácticamente, todas las tierras altas, excepto en la meseta ondulada en la parte noroeste del parque.

Tosi (1973) y Vaughn (1979) reconocen y describen brevemente trece ecosistemas mayores dentro del Parque Nacional de Corcovado: el litoral (rocoso y arenoso), los manglares, la laguna de vegetación herbácea flotante, la ciénaga herbácea, la ciénaga de palmeras, el bosque cenagoso, el bosque bajo sobre suelos aluvionales pobremente drenados, el bosque sobre terrazas bien drenadas, y sobre planicies aluvionales, el bosque sobre una meseta ondu-



Mapa 7.7 Mapa del Parque Nacional Corcovado (Tropical Science Center).

lada, el bosque sobre colinas agrestes, el bosque sobre colinas bajas pero de gran pendiente, el bosque de montaña y el bosque nuboso. Probablemente, estudios detallados de la vegetación de Corcovado arrojarán unas 25 ó 30 asociaciones. Aunque no existen estaciones meteorológicas dentro del parque, a la planicie de Corcovado se le clasifica como de Bosque Tropical Muy Húmedo de Premontano, transición cálida, mientras que las partes altas están clasificadas como Bosque Muy Húmedo Tropical (Tosi 1969). Los estudios recientes de T. J. Lewis sobre la vegetación de los picos más altos en el centro de la península, sugieren fuertemente la presencia del bosque tropical pluvial de premontano. La planicie de Corcovado debe recibir un promedio anual de lluvias entre 3,000 y 3,800 mm; las tierras altas del bosque tropical muy húmedo reciben más de 4,000 mm. Por el estado de la vegetación se cree que las partes altas del interior de la península reciben entre 5,000 y 6,000 mm de lluvia anualmente. Lógicamente, se puede decir que todas las tierras altas están en la asociación climática, mientras que la planicie de Corcovado consiste de varias asociaciones edáficas e hídrica.

Las tierras bajas al sur de Costa Rica son en su mayoría los únicos bosques muy húmedos que aún existen

en el lado pacífico de América Central. Las lluvias abundantes, aunadas a una estación seca corta, de tres meses, parecen ser ideales para el crecimiento de los árboles, ya que estos bosques están entre los más exuberantes en América Central. En verdad, los bosques de Corcovado son tan impresionantes en su altura como los mejores bosques que he visto en la cuenca del Amazonas o los bosques de díptocarpos de Malasia e Indonesia. Los bosques muy húmedos de las bajuras del Pacífico, al sur de Costa Rica, tienen afinidades florísticas fuertes con la región colombiana del Chocó. Los géneros de árboles de Sur América, como *Anthodiscus*, *Batocarpus*, *Cariniana*, *Caryocar*, *Chaunochiton*, *Couratari*, *Crematosperma*, *Huberodendron*, *Iryanthera*, *Parkia*, *Peltogyne*, *Uribea*, y *Vantanea* alcanzan el límite norteño de distribución en la parte sur de Costa Rica. Muchos de estos géneros se encuentran en el Valle de El General (L. R. Holdridge, com. pers.), pero por la deforestación masiva que está sufriendo la parte sur de Costa Rica, a muchas de estas especies se les verá únicamente en el Parque Nacional Corcovado.

Los bosques de Corcovado son ejemplo del concepto popular del bosque tropical pluvial con su multitud de especies, sus árboles muy altos, de gambas espectacu-

lares, bejucos leñosos grandes, y abundantes bejucos herbáceos. Holdridge *et al.*, (1971) dicen que el aspecto más sobresaliente de su sitio de estudio en las alturas a casi 5,5 km al oeste de Rincón, cerca de la esquina noroeste del Golfo Dulce, es la altura extraordinaria del bosque; ahí encontraron 22 especies de más de 50 m de alto, 5 especies excedían 60 m, y uno *Minquartia guianensis*, alcanzó 73 m. Las especies más importantes en el área de estudio No. 8A de Holdridge se encuentran en el cuadro 7.4. La completa ausencia de dominancia es característica de los bosques de altura de Corcovado; sin embargo, las especies particulares más importantes en la pequeña muestra de Holdridge no son, necesariamente, las especies más importantes del parque. Las especies comunes de árboles en las alturas de Corcovado incluyen *Ardisia cutteri*, *Aspidosperma megalocarpon*, *Brosimum utile*, *Heisteria longipes*, *Iriartea gigantea*, *Poulsenia armata*, *Socratea durissima*, y *Sorocea cufodontisii*.

Los resultados de Holdridge *et al.*, (1971), de un inventario pequeño sobre una fila angosta en los Cerros de Salsipuedes, aparentemente son representativos de las cimas angostas de Corcovado (cuadro 7.5). *Brosimum utile* y *Scheelea rostrata* son especies características de las filas angostas. *Caryocar costaricense* se da tan bien sobre las filas muy angostas como en las mesetas y en las llanuras. Las cimas bien drenadas, a menudo, albergan árboles gigantes que están bien anclados a ambos lados de la fila.

El bosque sobre la meseta ondulada al norte de Llorona es particularmente impresionante, y aun espectacular, debido a su alta densidad de árboles grandes. En 1978, establecí una parcela permanente de inventario de 1 ha en el mejor rodal, a lo largo del trillo Llorona-San Pedrillo. Las especies más importantes aparecen en el cuadro 7.6, y el árbol más alto de la parcela fue uno de *Vantanea barbourii* con 65 m de altura.

Observaciones casuales sobre los árboles de Corcovado sugieren que hay diferencias florísticas apreciables entre la meseta al noroeste y las tierras muy partidas de altura al sur de Sirena. *Anaxagorea costaricensis*, *Calophyllum longifolium*, *Cariniana pyriformis*, *Chrysochlamys* sp., *Qualea paraense*, *Symphonia globulifera*, *Tetragastris panamensis*, y *Vantanea barbourii* son árboles comunes en la meseta y a la vez muy poco comunes o no existen al sur de Sirena. A los árboles escasos, *Anthodiscus* sp., *Chaunochiton kappleri*, *Huberodendron patinoi*, *Parkia pendula*, se conocen únicamente de la región norte del parque.

En la periferia de una laguna pequeña, al este del centro de la planicie de Corcovado, hay una gran masa de vegetación herbácea flotante, dominada por una especie de *Pennisetum*. Conforme decrece la profundidad del agua, hay una vegetación más heterogénea en el lodazal. Las riberas elevadas naturales y las orillas de las quebradas que alimentan la laguna, mantienen un rodal lineal puro de *Inga vera*.

Rodeando este pantano herbáceo, hay una área externa dominada por la palma Yolillo, *Raphia taedigera*, que según Vaughan (1979) tiene un radio de 200 a 1.500 m. Esta palma forma rodales monoespecíficos en áreas que reciben aguas de inundaciones, durante algunos meses del año (R. Myers, com. pers.); el pantano de *Raphia* se seca brevemente durante la estación seca a tal punto que es relativamente fácil cruzarlo a pie. En la periferia del pantano de *Raphia*, en donde las inundaciones son menores, tanto en duración como en magnitud, o en ambos aspectos, hay especies de árboles dicotiledóneos, como *Andira inermis*, *Carapa guianensis*, *Crataeva tapia*, y *Luehea seemannii* y que empiezan a diluir la dominación de *Raphia*.

Al disminuir la dominancia de *Raphia*, la vegetación toma una apariencia de típico bosque de pantano, con

TABLE 7.4. Stand Characteristics of Three Strips Totaling 0.75 Ha near Ricón, Osa Peninsula, Puntarenas Province

Species	Density	Frequency	Basal Area	Importance Value (%)
	Stems/ha (%)	(%)	m ² /ha (%)	
<i>Symphonia globulifera</i>	27 (5.4)	13 (4.7)	2.7 (6.7)	5.6
<i>Virola</i> sp.	35 (7.0)	14 (5.0)	0.9 (2.2)	4.7
Unidentified	—	—	—	4.5
"Nispero"	21 (4.2)	12 (4.3)	1.9 (4.7)	4.4
<i>Brosimum</i> spp.	25 (5.0)	12 (4.3)	1.5 (3.7)	4.3
<i>Vochysia hondurensis</i>	5 (1.0)	7 (2.5)	3.3 (8.2)	3.9
<i>Protium</i> spp.	21 (4.2)	13 (4.7)	0.9 (2.2)	3.7
<i>Iriartea gigantea</i>	27 (5.4)	13 (4.7)	0.4 (1.0)	3.6
<i>Peltogyne purpurea</i>	17 (3.4)	11 (4.0)	1.3 (3.2)	3.5
<i>Manilkara</i> sp.	4 (0.8)	3 (1.1)	3.9 (9.7)	3.4
Subtotal: top 10 species	182 (36)	98 (35)	16.8 (41.6)	41.6
Subtotal: other 92 species	321 (64)	179 (65)	23.6 (58.4)	58.4
Total: 102 species	503 (100)	277 (100)	40.4 (100)	100.00

SOURCE: Data recalculated from Sawyer and Lindsay 1971; same as Holdridge *et al.* 1971, site 8A.

TABLE 7.5. Stand Characteristics of a 0.2 Ha Plot on a Narrow Ridge near Rincón, Osa Peninsula, Puntarenas Province

Species	Density	Frequency	Basal Area	Importance Value (%)
	Stems (%)	(%)	m ² (%)	
<i>Peltogyne purpurea</i>	2 (1.4)	1.75	1.6 (15)	6.09
<i>Protium copal</i>	12 (8.7)	6.14	0.25 (2.4)	5.74
<i>Sorocea pubivena</i>	11 (8.0)	6.14	0.17 (1.7)	5.25
<i>Talisia nervosa</i>	8 (5.8)	5.26	0.37 (3.5)	4.85
<i>Brosimum utile</i>	2 (1.4)	1.75	1.2 (11.2)	4.79
Subtotal: top 5 species	35 (25.3)	—	3.6 (33.7)	26.72
Subtotal: other 56 species	103 (74.7)	—	7.0 (66.3)	73.28
Total: 61 species	138 (100)	—	10.6 (100)	100.00

FUENTE: Datos calculados de Holdridge *et. al.* 1971, sitio 8F.

árboles del dosel de amplias gambas, raíces adventicias en los árboles del subdosel, y un sotobosque relativamente abierto con abundantes palmas. Las especies comunes de árboles incluyen *Carapa guianensis*, *Cryosophila guagara*, *Erythrina lanceolata*, *Grias fendleri*, *Mouriri sp.*, *Prestoea decurrens*, *Pterocarpus officinalis* (ver Janzen 1978c), y *Virola koschnyi*. Las últimas dos especies forman rodales monoespecíficos en algunas áreas pobremente drenadas, asociadas al Río Llorona.

El sitio de estudio N°8 E de Holdridge *et al.* (1971), cerca de Quebrada Vanegas (cuadro 7.7), parece tener una vegetación similar sobre suelos aluvionales imperfecta o pobremente drenados.

Sobre las riberas elevadas de los ríos más grandes que se inundan en ocasiones y que son inadecuadamente drenadas hay un bosque llamativo caracterizado por árboles gigantes de *Anacardium excelsum*. También aquí

se encuentran otros árboles grandes de *Basiloxylon excelsum*, *Caryocar costaricense*, *Ceiba pentandra*, *Hernandia didymantha*, y *Terminalia oblonga*. Posiblemente, los árboles mayores de Centro América, *Ceiba pentandra*, que llegan a 80 m de altura y 3 m de diámetro, por encima de gambas de 10 m se encuentran en la planicie de Corcovado (Boza y Bonilla 1978). El sitio de estudio 8D2 de Holdridge *et al.* (1971) (cuadro 7.8) sobre los bordes del Río Rincón es aparentemente representativo del mismo hábitat en Corcovado.

Asociado a los esteros de los ríos Llorona, Corcovado y Sirena hay manglares con sus especies típicas, *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Pelliciera rhizophorae*, *Laguncularia racemosa*, y *Conocarpus erecta*. Aunque el bosque de manglar está particularmente bien desarrollado cerca de la boca del Río Llorona, es evidente que los árboles de *Rhizophora* fueron talados por

TABLE 7.6 Stand Characteristics of a 1 Ha Plot in Virgin Forest on a Plateau near Punta Llorona, Corcovado National Park, Puntarenas Province

Species	Density	Frequency	Basal Area	Importance Value (%)
	Stems (%)	Subplots (%)	m ² (%)	
<i>Vantanea barbourii</i>	10 (2.82)	8 (2.67)	9.23 (20.2)	8.55
<i>Qualea paraense</i>	21 (5.93)	12 (4.00)	5.89 (12.9)	7.60
<i>Brosimum utile</i>	23 (6.50)	16 (5.33)	3.53 (7.71)	6.51
<i>Welfia georgii</i>	23 (6.50)	16 (5.33)	0.55 (1.20)	4.34
<i>Symphonia globulifera</i>	20 (5.65)	12 (4.00)	1.34 (2.92)	4.19
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	6 (1.70)	5 (1.67)	3.32 (7.30)	3.56
<i>Minquartia guianensis</i>	6 (1.70)	6 (2.00)	1.88 (4.10)	2.60
<i>Carapa guianensis</i>	9 (2.54)	7 (2.33)	1.34 (2.90)	2.59
<i>Caryocar costaricense</i>	2 (0.56)	2 (0.67)	2.87 (6.27)	2.50
<i>Trichilia sp.</i>	12 (3.39)	10 (3.33)	0.16 (0.35)	2.36
Subtotal: top 10 species	132 (37)	94 (31)	30.11 (66)	44.80
Subtotal: other 98 species	222 (63)	206 (69)	15.67 (34)	55.20
Total: 108 species	354 (100)	300 (100)	45.78 (100)	100.00

TABLE 7.7. Stand Characteristics of a 0.2 Ha Plot on Recent Alluvium near the Quebrada Vanegas, Osa Peninsula, Puntarenas Province

Species	Density	Frequency	Basal Area	Importance
	Stems (%)	%	m ² (%)	Value (%)
<i>Cryosophila guagara</i>	21 (24.7)	14.7	0.2 (2.4)	13.93
<i>Hieronyma oblonga</i>	1 (1.2)	1.47	1.5 (18.6)	7.09
<i>Mortoniendron anisophyllum</i>	4 (4.7)	4.41	0.6 (7.8)	5.63
<i>Grias fendleri</i>	4 (4.7)	4.41	0.3 (3.7)	4.28
<i>Batocarpus costaricensis</i>	3 (3.5)	4.41	0.4 (4.8)	4.26
Subtotal: top 5 species	33 (39)	—	3.0 (36)	35.19
Subtotal: other 31 species	52 (61)	—	5.3 (64)	64.81
Total: 36 species	85 (100)	—	8.3 (100)	100.00

FUENTE: Datos calculados de Holdridge *et al.* 1971, Sitio 8E.

su corteza (usada para curtir cueros). En el bosque cenagoso, detrás de los manglares, hay *Mora oleifera* pero, en Corcovado, es notoria la ausencia de *Prioria copaifera* en este tipo de bosque.

La vegetación del rodal costanero está muy perturbada debido a las intervenciones humanas, pero contiene los árboles característicamente naturalizados de *Cocos nucifera* y *Terminalia catappa* además de los nativos *Chrysobalanus icaco*, *Enallagma latifolia*, e *Hibiscus tiliaceus*.

Aunque el Parque Nacional de Corcovado fue establecido en 1975 y más de 100 familias de colonos fueron trasladados en 1976, no fue sino hasta mayo de 1978 que se eliminó el ganado del parque. La mayoría de los potreros y áreas de cultivos estaban concentrados en el área de Sirena—Río Pavo, también ahí existen bosques secundarios jóvenes, así como parches de bosques degradados en las bajuras. Vaughan (1979) calcula que había 2.000 ha de parcelas en el parque, sin embargo, el personal del parque se basa sobre los números de 3.000 ha, y Herwitz (1979) dice que eran 500 ha. Muchos de los trillos que parten de

Sirena y Llorona, atraviesan el bosque rozado (socolado), en donde los colonos habían talado el sotobosque para sembrar pastos. Herwitz (1979) calcula esto en 400 ha pero creo que más bien era un total de menos de 100 ha, aunque desde los trillos da la impresión de ser bastante extenso. Desafortunadamente, no se han iniciado estudios de la sucesión secundaria de Corcovado.

LA SELVA

La Reserva Biológica La Selva (fig. 7.8) con extensión de 730.5 ha, está en la parte norte de la provincia de Heredia en la confluencia de los ríos Sarapiquí y Puerto Viejo y sus coordenadas geográficas son 10° 26' N y 83° 59' O. Aquí se encuentra la transición topográfica, desde las colinas bajas empinadas de la Cordillera Central a la gran planicie costanera de Sarapiquí que se extiende hacia el norte hasta el Río San Juan y hacia el este hasta Tortuguero. La elevación va desde 35 m sobre la terraza reciente (A) del Río Puerto Viejo hasta, aproximadamente, 150 m. El

TABLE 7.8 Stand Characteristics of a 0.1 Ha Plot on a Natural Levee along the Río Rincón, Osa Peninsula, Puntarenas Province

Species	Density	Frequency	Basal Area	Importance
	Stems (%)	%	m ² (%)	Value (%)
<i>Anacardium excelsum</i>	4 (4.5)	6.1	5.0 (41)	17.16
<i>Cryosophila guagara</i>	22 (25)	15.2	0.2 (1.8)	13.97
<i>Guarea</i> sp.	8 (9.1)	6.1	0.4 (3.1)	6.07
<i>Trichilia pittieri</i>	4 (4.5)	6.1	0.7 (6.1)	5.58
<i>Hernandia didymantha</i>	2 (2.3)	3.0	1.3 (10.3)	5.21
Subtotal: top 5 species	40 (45)	—	7.6 (63)	47.99
Subtotal: other 19 species	48 (55)	—	4.6 (37)	52.01
Total: 24 species	88 (100)	—	12.2 (100)	100.00

FUENTE: Datos calculados de Holdridge *et al.* 1971, Sitio 8D2.

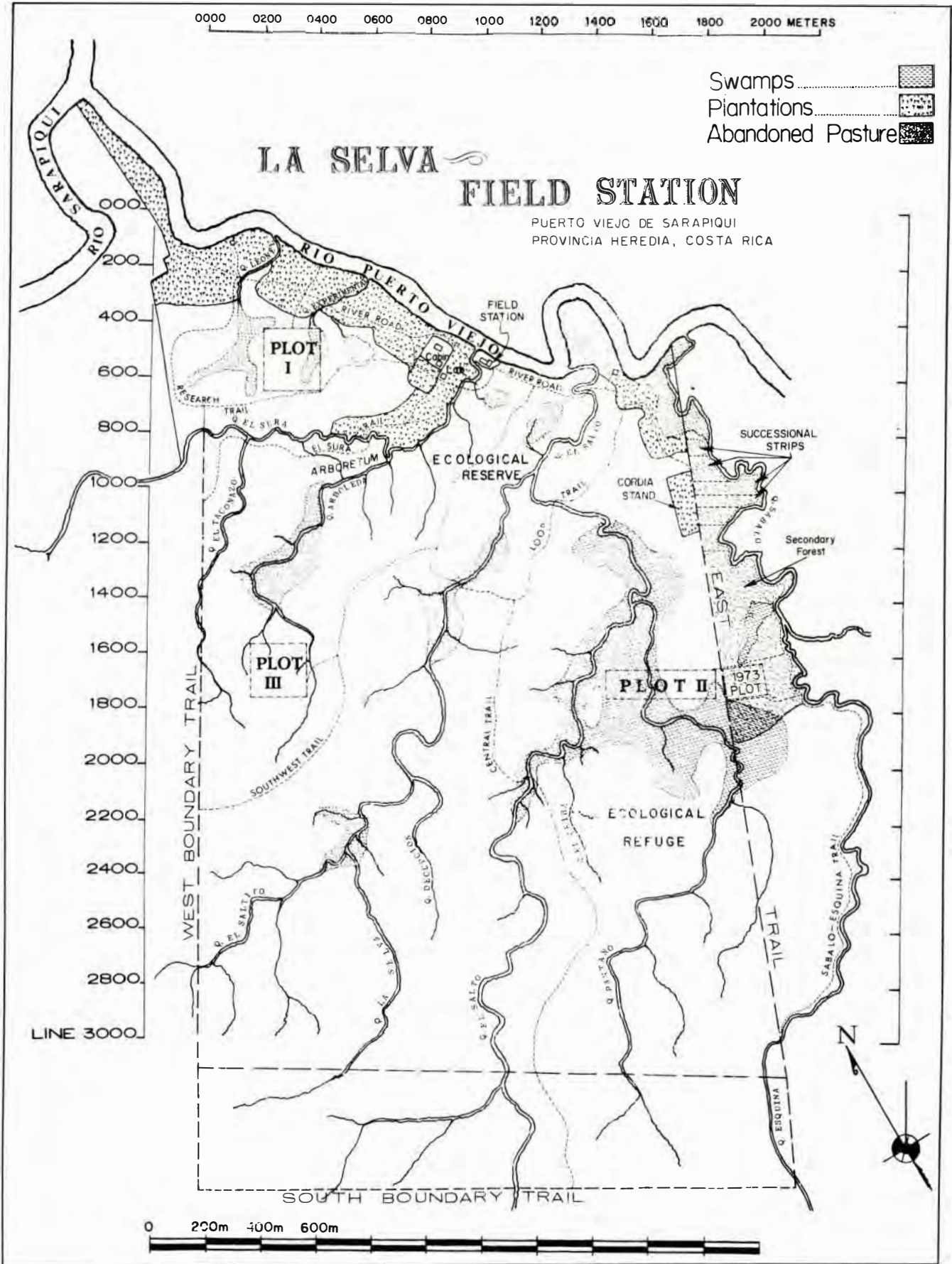


Fig. 7.8 Mapa de la Reserva Biológica La Selva (Tropical Science Center).



Fig. 7.9 Vista aérea oblicua del bosque de La Selva con el Río Puerto Viejo al frente. La Torre (de 40 m de altura) está justamente a la derecha de la copa del árbol grande, de color claro, de *Dipteryx panamensis* (foto G. S. Hartshorn).

TABLE 7.9. Stand Characteristics of a 4 Ha Plot (I) in Virgin Forest on an Old Alluvial Terrace in La Selva, Heredia Province

Species	Density	Frequency	Basal Area	Importance Value (%)
	Stems (%)	Subplots (%)	m ² (%)	
<i>Pentaclethra macroloba</i>	194 (14.7)	78 (9.73)	44.96 (44.5)	22.99
<i>Welfia georgii</i>	214 (16.2)	75 (9.35)	4.85 (4.80)	10.11
<i>Socratea durissima</i>	159 (12.1)	68 (8.48)	2.35 (2.32)	7.64
<i>Protium pittieri</i>	55 (4.17)	40 (4.99)	2.51 (2.48)	3.86
<i>Warszewiczia coccinea</i>	56 (4.25)	30 (3.74)	1.28 (1.27)	3.07
<i>Goethalsia meiantha</i>	32 (2.43)	19 (2.37)	2.91 (2.88)	2.55
<i>Dendropanax arboreus</i>	31 (2.35)	23 (2.87)	2.06 (2.04)	2.44
<i>Casearia arborea</i>	36 (2.73)	26 (3.24)	0.98 (0.97)	2.32
<i>Laetia procera</i>	19 (1.44)	15 (1.87)	3.46 (3.42)	2.26
<i>Virola sebifera</i>	29 (2.20)	21 (2.62)	0.98 (0.97)	1.92
Subtotal: top 10 species	825 (63)	395 (49)	66.34 (66)	59.16
Subtotal: other 78 species	494 (37)	407 (51)	34.74 (34)	40.84
Total: 88 species	1319 (100)	802 (100)	101.08 (100)	100.00

TABLE 7.10. Stand Characteristics of a 2 Ha Plot (IIa) in Virgin Swamp Forest at La Selva, Heredia Province

Species	Density	Frequency	Basal Area	Importance Value (%)
	Stems (%)	Subplots (%)	m ² (%)	
<i>Pentaclethra macroloba</i>	122 (17.3)	42 (9.05)	19.82 (29.2)	18.51
<i>Carapa guianensis</i>	62 (8.78)	27 (5.82)	13.16 (19.4)	11.33
<i>Pterocarpus officinalis</i>	25 (3.54)	18 (3.88)	11.27 (16.6)	8.01
<i>Astrocaryum alatum</i>	61 (8.64)	29 (6.25)	0.85 (1.25)	5.38
<i>Iriartea gigantea</i>	35 (4.96)	23 (4.96)	0.90 (1.33)	3.75
<i>Welfia georgii</i>	20 (2.83)	20 (4.31)	0.44 (0.65)	2.60
<i>Dialyanthera otaba</i>	22 (3.12)	14 (3.02)	0.69 (1.02)	2.39
<i>Apeiba membranacea</i>	13 (1.84)	11 (2.37)	1.92 (2.83)	2.35
<i>Pterocarpus hayesii</i>	5 (0.71)	4 (0.86)	3.26 (4.80)	2.12
<i>Colubrina spinosa</i>	20 (2.83)	14 (3.02)	0.28 (0.41)	2.09
Subtotal: top 10 species	385 (55)	202 (44)	52.59 (77)	58.53
Subtotal: other 105 species	321 (45)	262 (56)	15.32 (23)	41.47
Total: 115 species	706 (100)	464 (100)	67.91 (100)	100.00

material progenitor es de rocas basálticas sobre suelos residuales que cubren las dos terceras partes del sur de La Selva. Más cercano al Río Puerto Viejo, el basalto está cubierto por una terraza antigua aluvional (e.g., que ya no se inunda y que probablemente tiene su origen del Pleistoceno) y por los recientes aluviones que ocasionalmente se inundan. La base de basalto impide que las quebradas drenen varias áreas cenagosas en la Reserva (fig. 7.8); en la ciénagas se pueden ver árboles como en el lote n. II o carecer de ellos naturalmente como ocurre en el Camino del Río del Este, antes de llegar a la Quebrada El Salto.

La Selva pertenece y es administrada por la Organización de Estudios Tropicales quien compró la propiedad original a Leslie R. Holdridge en 1968. La OTS

ha aumentado la propiedad con dos nuevas adquisiciones —el anexo A a lo largo del lindero este en 1970 y el anexo B en la parte sur en 1973. Holdridge compró la propiedad en 1953 con la intención de hacer de ella un bosque de producción comercial y una finca de frutales. En 1956 decidió que serían más valiosos los bosques vírgenes como una reserva científica pero continuó desarrollando el cacao (*Theobroma cacao*), pejibaye (*Bactris gasipaes*), y laurel (*Cordia alliodora*) sobre las terrazas aluvionales. Según Petriceks (1956) la mayoría de estas terrazas aluvionales recientes produjeron bosques secundarios de 18-20 años de edad que tuvieron su origen después del abandono de las plantaciones de banano, debido a las plagas de *Fusarium* que liquidaron la industria bananera en los años 1920 y 1930.

TABLE 7.11. Stand Characteristics of a 2 Ha Plot (IIb) in Virgin Forest at La Selva, Heredia Province

Species	Density	Frequency	Basal Area	Importance Value (%)
	Stems (%)	Subplots (%)	m ² (%)	
<i>Pentaclethra macroloba</i>	122 (14.4)	44 (7.15)	20.32 (31.8)	17.80
<i>Iriartea gigantea</i>	94 (11.1)	37 (6.02)	2.54 (3.98)	7.04
<i>Goethalsia meiantha</i>	38 (4.50)	24 (3.90)	5.20 (8.14)	5.51
<i>Welfia georgii</i>	51 (6.04)	33 (5.37)	1.21 (1.89)	4.43
<i>Macrobium costaricense</i>	32 (3.79)	24 (3.90)	1.09 (1.71)	3.13
<i>Apeiba membranacea</i>	12 (1.42)	12 (1.95)	3.63 (5.68)	3.02
<i>Pourouma aspera</i>	18 (2.13)	16 (2.60)	1.95 (3.05)	2.59
<i>Protium panamense</i>	18 (2.13)	16 (2.60)	1.20 (1.88)	2.20
<i>Carapa guianensis</i>	9 (1.07)	8 (1.30)	2.44 (3.82)	2.06
<i>Pterocarpus hayesii</i>	14 (1.66)	12 (1.95)	1.22 (1.91)	1.84
Subtotal: top 10 species	408 (48)	226 (37)	40.80 (64)	49.62
Subtotal: other 108 species	437 (52)	389 (63)	23.07 (36)	50.38
Total: 118 species	845 (100)	615 (100)	63.87 (100)	100.00

TABLE 7.12. Stand Characteristics of a 4 Ha Plot (III) in Virgin Forest on Residual Soils at La Selva, Herce Province

Species	Density	Frequency	Basal Area	Importan Value (%)
	Stems (%)	Subplots (%)	m ² (%)	
<i>Pentaclethra maculosa</i>	285 (14.6)	95 (7.47)	44.03 (40.0)	20.71
<i>Socratea durissima</i>	197 (10.1)	85 (6.68)	2.66 (2.41)	6.40
<i>Welfia georgii</i>	136 (6.99)	76 (5.97)	3.10 (2.82)	5.26
<i>Iriartea gigantea</i>	134 (6.88)	66 (5.19)	3.24 (2.94)	5.00
<i>Protium pittieri</i>	94 (4.83)	61 (4.80)	2.73 (2.49)	4.04
<i>Protium panamense</i>	73 (3.75)	50 (3.93)	2.43 (2.21)	3.30
<i>Euterpe macrospadix</i>	97 (4.98)	48 (3.77)	1.11 (1.01)	3.25
<i>Warscewiczia coccinea</i>	88 (4.52)	47 (3.69)	1.48 (1.35)	3.19
<i>Pourouma aspera</i>	47 (2.41)	35 (2.75)	3.11 (2.83)	2.66
<i>Naucleopsis naga</i>	40 (2.05)	36 (2.83)	0.93 (0.85)	1.91
Subtotal: top 10 species	1,191 (61)	599 (47)	64.82 (59)	55.72
Subtotal: other 102 species	756 (39)	673 (53)	45.22 (41)	44.28
Total: 112 species	1,947 (100)	1,272 (100)	110.04 (100)	100.00

El mapa ecológico de Costa Rica (Tosi 1969) muestra que en La Selva existen dos Zonas de Vida; el Bosque Tropical Muy Húmedo en el lado oeste y el Bosque Tropical Muy Húmedo de Premontano, transición cálida, hacia el este. La precipitación media anual en La Selva es de 3.991 más o menos 748 mm (n=22 años). La vegetación de La Selva se puede considerar como de asociación atmosférica debido a la ausencia de una época seca efectiva y a la prevalencia de la condensación de goteras prácticamente todas las noches, posiblemente relacionadas con el aire frío asociado con el drenaje del Río Puerto Viejo. El aluvión fértil reciente es una asociación edáfica, mientras que los pantanos son asociaciones hídricas.

Aproximadamente el 89% de la propiedad de La Selva es bosque virgen (fig. 7.9) con los tres tipos forestales mayores sobre ciénagas residuales y sobre suelos aluvionales antiguos. *Pentaclethra maculosa* domina los tres tipos de bosque virgen con valores de importancia entre 18 y 23% (Cuadros 7.9, 7.10, 7.11, 7.12); su dominancia se le atribuye a la combinación de la tolerancia a suelos poco fértiles, a la falta de una estación seca efectiva, que permite que una especie de pantano se extienda a las estribaciones y a las colinas, y a la falta de depredadores de semillas importantes (Hartshorn 1972). El aspecto más significativo de La Selva es su riqueza y la abundancia de palmeras en el subdosel y en el sotobosque, particularmente *Welfia georgii*, *Socratea durissima*, *Iriartea gigantea*, *Geonoma congesta*, *Synecanthus warscewiczii*, *Asterogyne martiana*, y *Calyptrogyne sarapiquensis*. Los árboles característicos sobre el bien drenado basalto y sobre los suelos aluvionales antiguos incluyen *Anaxagorea costaricensis*, *Capparis pittieri*, *Cassipourea elliptica*, *Dendropanax arboreus*, *Dipteryx panamensis*, *Dussia macrophyllata*

Faramea suerrensis, *Goethalsia meiantha*, *Guarea rhopalocarpa*, *Hernandia didymantha*, *Inga thibaudiana*,

Laetia procera, *Perebea angustifolia*, *Protium pittieri*, *Quararibea bracteolosa*, *Rinorea pubipes*, *Swartzia simplex* y *Warscewiczia coccinea*. Los árboles característicos sobre los bien drenados a excesivamente drenados suelos de las filas angostas son *Euterpe macrospadix*, *Ryania speciosa*, *Trophis involucreta*, *Vochysia ferruginea*, y *Macrocneum glabrescens*. El complemento de especies de árboles sobre las cimas es completamente diferente de aquellas especies que ocupan un hábitat similar en Corcovado.

Las 58 ha de bosque en la ciénaga se caracterizan por la subdominación por *Carapa guianensis*, y la abundancia de *Adelia triloba*, *Astrocaryum alatum*, *Bactris longiseta*, *Dialyanthera otoba*, *Piper cenocladum*, y *Pterocarpus officinalis*. En la ciénaga deforestada en el anexo A (entre las líneas 1.800 y 2.000, al este del Trillo Este). La arácea terrestre *Spathiphyllum* sp. es especialmente abundante. La palmera de ciénaga, *Raphia taedigera*, fue antiguamente muy abundante en los lodazales y los viejos canales del Río Sarapiquí, cerca del pueblo de Puerto Viejo (Anderson y Mori 1967); sin embargo, es notoria su ausencia en los hábitats comparables de La Selva, tales como el lodazal cerca de la línea 800, sobre el Camino del Río del Este. *Raphia taedigera* parece tener una dispersión muy pobre (R. Myers, com. pers.), y es muy probable que sus semillas no hayan entrado en La Selva por dispersión natural a través de los Ríos Sarapiquí y Puerto Viejo.

Los hábitats perturbados en los bordes norte y este de La Selva incluyen varias plantaciones de cacao, laurel, y pejibaye (8 ha), plantaciones de cacao (40 ha) abandonadas en 1968, el bosque joven secundario (12 ha) en los potreros del anexo A abandonados entre 1966 y 1968, cinco franjas sucesionales de 0,5 ha, entre las líneas 900 y 1.200 en el anexo A que fueron cortadas en una rotación de 5 años para poder mantener los parches de vegetación sucesional temprana, una parcela experimental de sucesión (1,4 ha) establecida en 1973, entre las líneas 1.600 y 1.800

TABLE 7.13. Stand Characteristics of a 0.6 Ha Plot (IV) in Twelve-Year-Old Secondary Forest, La Selva, Heredia Province

Species	Density	Frequency	Basal Area	Importance Value (%)
	Stems (%)	Subplots (%)	m ² (%)	
<i>Goethalsia meiantha</i>	44 (18.6)	7 (6.7)	2.3 (35)	20.26
<i>Rollinia microsepala</i>	44 (18.6)	8 (7.7)	1.0 (15)	13.89
<i>Casearia arborea</i>	27 (11.4)	12 (11.5)	0.35 (5.5)	9.48
<i>Pentaclethra macroloba</i>	17 (7.2)	10 (9.6)	0.37 (5.8)	7.53
<i>Stryphnodendron excelsum</i>	18 (7.6)	9 (8.7)	0.39 (6.1)	7.46
<i>Hieronyma oblonga</i>	18 (7.6)	8 (7.7)	0.30 (4.7)	6.67
<i>Laetia procera</i>	13 (5.5)	5 (4.8)	0.19 (2.9)	4.41
<i>Inga sapindoides</i>	9 (3.8)	5 (4.8)	0.26 (4.0)	4.20
<i>Apeiba membranacea</i>	8 (3.4)	6 (5.8)	0.11 (1.7)	3.62
<i>Simarouba amara</i>	4 (1.7)	2 (1.9)	0.10 (1.6)	1.74
Subtotal: top 10 species	202 (86)	72 (69)	5.37 (84)	79.26
Subtotal: other 25 species	34 (14)	32 (31)	1.05 (16)	20.74
Total: 35 species	236 (100)	104 (100)	6.42 (100)	100.00

en el Anexo A, cerca de 15 ha de ciénagas sin árboles y una arboleda de 3,5 ha que lleva el nombre del Dr. L. R. Holdridge, antiguo dueño de La Selva y prominente dendrólogo de América tropical.

La Arboleda Holdridge fue una pequeña parcela de cacao con un dosel excepcionalmente rico de árboles de sombra, nativos. Después que el cacao fue eliminado en 1968, para facilitar el estudio fenológico de Frankie y Baker, fueron identificadas cerca de 100 especies entre los 650 árboles que quedaron. Desde 1970, he sembrado en la Arboleda Holdridge plántulas de muchas de las especies de La Selva, y que en la actualidad suman más de 1.000 individuos de cerca de 240 especies—más de dos terceras partes de árboles nativos de La Selva. Todos los árboles están numerados con placas permanentes de metal, inventariados con su nombre científico y con su tamaño (diámetro o altura) y localizados (hasta un metro de aproximación) en las cuadrículas de referencia de 25 X 25 metros. En la estación de campo se mantiene una lista actualizada de los árboles de la Arboleda Holdridge. Las hierbas del sotobosque se cortan tres veces al año para mantener un aspecto de parque. Los claros en la Arboleda Holdridge hacen que sea más fácil ver las copas de los árboles, haciendo más atractivo el estudio de la ornitología y compartiendo la popularidad en los corredores y balcones de la estación de campo.

Aunque no quedan restos de bosques vírgenes sobre las terrazas aluvionales recientes de La Selva, es posible enumerar, en las plantaciones de cacao abandonadas, las especies más comunes e inferir que son los componentes normales en el bosque no perturbado sobre este aluvión reciente. Las especies características de árboles son *Alchornea costaricensis*, *Bravaisia integerrima*, *Bursera simaruba*, *Castilla elastica*, *Chamaedorea exorrhiza*, *Cordia alliodora*, *Croton schiedeianus*, *Erythrina cochleata*, *Hernandia stenura*, *Hura crepitans*, *Inga den-*

siflora, *I. oerstediana*, *Lonchocarpus oliganthus*, *Spondias radlkoferi*, *Terminalia oblonga*, *Trophis racemosa*, y *Zanthoxylum panamense*.

En las orillas de Río Puerto Viejo hay árboles grandes de *Pithecellobium longifolium* y *Ficus glabrata*, que se inclinan a menudo sobre el río y contribuyen a que los paseos en bote sean muy atractivos. Estas dos especies de árboles riparios están restringidas a las orillas del río pero, frecuentemente, se encuentran *Sickingia maxonii* y *Ficus tonduzii* asociados con las quebradas y riachuelos.

Las franjas de sucesión temprana atraviesan un estado de sucesión a partir de las abundantes especies *Erechtites hieracifolia*, seguido por la dominación de *Phytolacca rivinoides* hacia el final del primer año extendiéndose bien hacia el segundo. Los árboles precoces pequeños tales como *Acalypha* spp., *Colubrina spinosa*, *Hamelia patens*, *Miconia affinis*, *Neea laetevirens*, *Piper* spp., y *Solanum rugosum* se convierten en prominentes en el segundo año, así como sucede con los árboles pioneros de *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus appendiculatus* y *Ochroma lagopus*. Los años uno a tres se encuentran en la "etapa de machete" un nombre muy apropiado porque es casi imposible caminar a través de ellos sin cortar un trillo. Conforme se cierran los árboles pioneros en los claros y se eleva el dosel, se aclara el sotobosque.

En agosto de 1975 establecí una parcela permanente de 0,6 ha (60 X 100 m) de árboles jóvenes secundarios en el anexo A, entre las líneas 1.200 y 1.400. Los pocos árboles grandes que permanecían ahí cuando el bosque fue cortado, no fueron incluidos en el análisis del rodal (cuadro 7.13). Si el diámetro mínimo se reduce a 5 cm, cuatro especies principales son las mismas, pero *Miconia affinis* toma la delantera como la quinta especie más importante. Cuatro árboles del segundo grupo de cinco especies, son iguales a aquellos que tienen un diámetro mayor de 10 cm.

La parcela experimental de sucesión fue establecida durante setiembre a noviembre de 1973, cortando el bosque secundario joven en un área de 120 X 120 m. Se hicieron seis repeticiones de los siguientes seis tratamientos: (1) del bosque original quedó un árbol grande sin cortar y toda la basura orgánica fue dejada en la subparcela; (2) todos los árboles fueron cortados y todos los restos orgánicos fueron dejados en la subparcela; (3) todos los árboles fueron cortados y los restos orgánicos quemados; (4) todos los árboles fueron cortados y todo el mantillo sobre la tierra fue eliminado; (5) el mismo tratamiento del punto 4, además la superficie del suelo fue heterogeneizada con rastrillos de jardín; (6) el mismo tratamiento del punto 5, además de la esterilización del suelo con bromuro de metilo. El bosque secundario está bien desarrollado en todas las parcelas, excepto que las subparcelas esterilizadas, permanecen cubiertas por el helecho espinoso *Hypolepis* sp. y otros helechos perennes.

MONTEVERDE

La Reserva del Bosque Nuboso de Monteverde se encuentra a horcadas sobre la división continental baja de la Cordillera de Tilarán, donde se juntan las provincias de Puntarenas, Guanacaste, y Alajuela. Aquí, la Cordillera de Tilarán toma el aspecto de un bollo de pan, con una topografía ondulante hasta de 3 km de ancho y flanqueada a ambos lados, del Pacífico y del Atlántico, por pendientes muy empinadas y valles muy hondos. Las elevaciones dentro de la Reserva Monteverde van desde los picos aislados más arriba de 1.800 m hasta 1.200 m en el Valle de Peñas Blancas. La Reserva toma su nombre de la cercana comunidad de cuáqueros, fundada en 1951, como una colonia dedica a la producción de productos lácteos.

La Reserva Monteverde se originó en marzo de 1972, por iniciativa de George y Harriet Powell para preservar a perpetuidad algunos de los hábitats forestales y la biota más sobresaliente de las montañas de Tilarán. La dedicación y persistencia de los Powell por allegar fondos para establecer la Reserva Monteverde, fue activamente suscrita por organizaciones conservacionistas de los Estados Unidos y por contribuciones individuales. La propiedad de 2.500 ha, pertenece y es administrada por el Centro Científico Tropical (Tropical Science Center) una asociación científica y conservacionista ubicada en San José.

La posición expuesta y encima de la cordillera de Tilarán y los valles profundos que drenan hacia ambas vertientes, junto con los fuertes vientos alisios del Atlántico, cargados de humedad y que duran cinco meses, ha producido una gran gama de zonas de vida altitudinales comprimidas. Los valles protegidos del Pacífico y las vertientes se encuentran en la sombra de lluvia de una estación seca, casi tan severa como en las bajuras de Guanacaste. Únicamente, cerca de la división continental, los vientos

cargados de humedad se derraman para bañar las alturas de las vertientes del Pacífico en una neblina refrescante que parece incongruente con el clima soleado y brillante. Estos mismos vientos cargados de humedad que vienen con fuerza de los valles del Atlántico y las vertientes han producido bosques de bella estampa sobre las vertientes expuestas superiores.

El mapa ecológico de Costa Rica (Tosi 1969) muestra las siguientes Zonas de Vida en el área de Monteverde: (1) Bosque Húmedo Tropical de Premontano en el valle superior de San Luis a lo largo de la fila escarpada; (2) Bosque Muy Húmedo Tropical de Premontano que abarcó la mayoría de las extensas comunidades y fincas; (3) Bosque Muy Húmedo Tropical de Montano Bajo sobre las vertientes altas del Pacífico, como en donde se encuentra la estación de campo del Centro Científico Tropical y en gran parte el Sendero del Bosque Nuboso; (4) Bosque Pluvial Tropical de Montano Bajo a lo largo de la división y de las montañas, generalmente cerca de 1.500 m, incluyendo el Bosque Enano; y (5) Bosque Tropical Pluvial de Premontano en el valle superior de Peñas Blancas. Las tres primeras Zonas de Vida en el área de Monteverde, así como el bosque Enano, deben considerarse, como de asociación atmosférica debido a la fuerte influencia de los vientos alisios de la estación seca. El área cenagosa, relativamente plana a lo largo del Sendero Pantanoso es una asociación hídrica. La mayoría de la división continental superior y la vertiente superior del Pacífico cuentan con un aporte bastante importante de cenizas volcánicas andesíticas, lo que sugiere que son, en su mayoría, asociaciones edáficas. Quizás únicamente el Bosque Pluvial Tropical de Premontano y mas hacia el este, las Zonas de Vida del Bosque Pluvial de Montano Bajo se acercan a las respectivas asociaciones climáticas.

Prácticamente, a la totalidad de la Reserva de Monteverde se le puede considerar como bosque nuboso debido a la prevalencia de nubes cargadas de humedad durante todo el año. Durante la estación lluviosa, de abril a noviembre, los vientos alisios disminuyen su velocidad pero siempre contribuyen con bastante humedad a la zona de Monteverde. La convección de tormentas tropicales produce una lluvia casi diaria de mayo a octubre, con un pequeño veranillo en julio. La complejidad fisiográfica de la cordillera de Tilarán acentúa el papel dominante del viento y de las nubes en la determinación de los tipos de bosques del área de Monteverde. La abundancia y la diversidad increíble de epifitas vasculares y briofíticas, a menudo unas sobre las otras en las alfombras gruesas de musgo suave, de más de 10 cm de espesor, le dan al bosque un aspecto característico de telones aéreos en donde es a veces imposible distinguir las hojas del árbol hospedero. Entre los demás bosques nubosos importantes de la América Tropical producidos por los vientos alisios del nordeste (Rancho Grande en Venezuela, Las Montañas Azules de Jamaica, y las montañas Luquillo en Puerto Rico), el más prolijamente desarrollado es el de Monteverde.

RESERVA BOSQUE NUBOSO MONTEVERDE

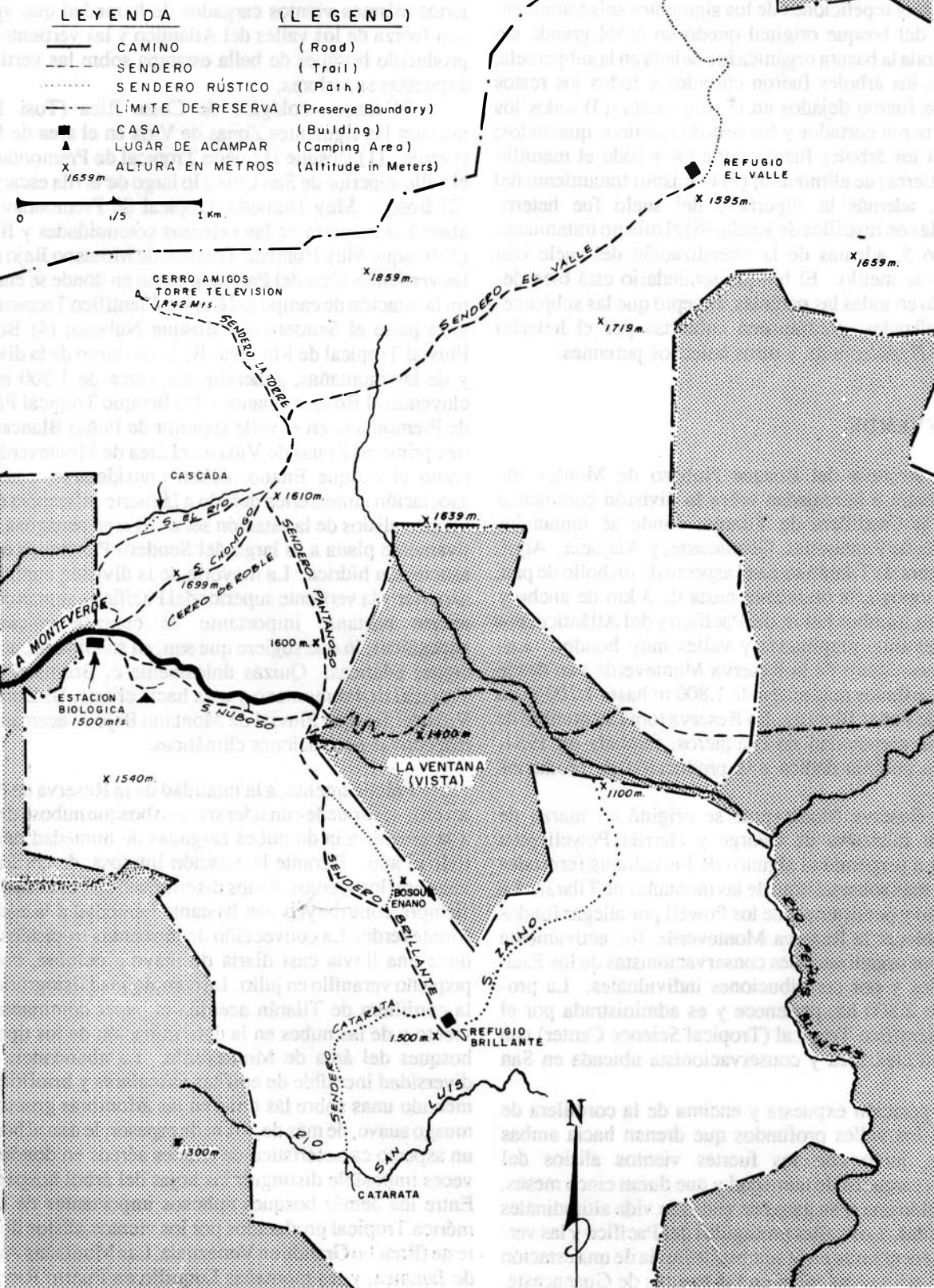


Fig. 7.10 Mapa del Bosque Nuboso de Monteverde (Tropical Sc. Center).

Dentro de la Reserva de Monteverde, Lawton y Dryer (1980) describen la vegetación de tres tipos de bosque: protegido o de ensenada, nuboso de barlovento, fila de robles, nuboso de sotavento, enano, y bosque de pantano. Los siguientes resúmenes se basan en las descripciones de Lawton y Dryer: el bosque de ensenada dentro de la Reserva de Monteverde está restringido a la base oeste protegida del Cerro Roble y a la vertiente superior de la Quebrada Alondra, con exposición hacia el oeste. El bosque está bien desarrollado, de 30-40 m de alto y perennifolio a pesar de la pérdida de humedad en la estación seca. Las especies características de árboles incluyen el estrangulador gigante *Ficus tuerckheimii*, *Meliosma vernicosa*, *Quararibea platyphylla*, *Sapium oligoneuron*, y *S. pachystachys*, así como varios miembros de Lauraceae, Myrtaceae, y Sapotaceae. De los seis tipos de bosque, el bosque de ensenada tiene la carga menos densa de epifitas; las briofitas cubren menos del 30% de la superficie de los troncos, mientras las epifitas del dosel son en su mayoría formas arbustivas resistentes a la sequía.

El bosque nuboso del sotavento está más expuesto al derrame de los vientos alisios que el bosque de ensenada, el cual tiene forma de arco irregular, y ancho desde el Cerro Sin Nombre hasta el Paso Brillante. Este bosque (fig. 7.11a) tiene un dosel más abierto, es de menor estatura (25-

30 m), y tiene una carga epifita más pesada que el bosque de ensenada. Los briofitos cubren de 50-70% de los troncos de los árboles, lo que indica que aquí hay una estación seca menos severa. Estos autores (Lawton y Dryer) aseveran que el bosque nuboso de sotavento está en transición desde Bosque Tropical Muy Húmedo de Montano a la Zona de Vida de Bosque Pluvial de Montano Bajo. Las especies típicas de árboles incluyen *Calocarpum viride*, *Citharexylum macradenium*, *Daphnopsis americana*, el estrangulador *Ficus crassiuscula*, *Guarea tuisana*, *Meliosma vernicosa*, *Persea americana*, *Quararibea platyphylla*, *Sapium pachystachys*, *Sloanea medusula*, y varios miembros de Lauraceae y Myrtaceae.

El Bosque de Roble de las cimas se encuentra sobre las cumbres expuestas del Cerro Sin Nombre, Amigo, y Roble. Los robles dominantes, *Quercus corrugata* y *Q. semannii*, pueden llegar a medir 1 m de diámetro a la altura del pecho y 25 m de altura de las cimas menos afectadas por el viento. La cubierta de epifitas es prácticamente completa en todas las superficies, incluyendo la tierra de 75-100% de briofitas, y 30-80% de angiospermas. Otras especies de árboles incluyen *Billia hippocastanum*, *Brunellia costaricensis*, el higo estrangulador, *Ficus crassiuscula*, *Guatteria consanguinea*, *Hieronyma poasana*, *Oreopanax xalapensis*, *Persea americana*, *P. schiedeana*,



Fig. 7.11 Perfil del valle superior de Peñas Blancas en Monteverde; las partes superiores muy escarpadas están cubiertas por bosque enano (foto G. S. Hartshorn).

Tovomita nicaraguensis con raíces adventicias, *Weinmannia pinnata*, *W. wercklei*, *Zanthoxylum melanostichum*, y unos miembros de Lauraceae. El bosque nuboso de barlovento tiene la cubierta de epifitas más rica, incluyendo la bella *Begonia estrellensis* e *Hydrangea peruviana*, además la carnívora *Utricularia* spp.*

El bosque enano está a lo largo de la cresta del Paso Brillante, así como en las demás cimas expuestas. Es un bosque saturado de humedad, de baja estatura nudoso, denso, cuyo dosel parece esculpido aerodinámicamente por los persistentes vientos. El perfil liso del bosque enano, visto desde arriba, sobre el camino viejo hacia Peñas Blancas (fig. 7.11b) confirma la existencia de una casi impenetrable trama de raíces enmarañadas y ramas. Las plantas que componen el bosque enano son las mismas que en el bosque nuboso de barlovento, excepto por aquellas especies como *Cecropia polyphlebia* y *Heliocarpus popayensis* que no pueden tolerar los estragos del viento. *Clusia alata*, de raíces adventicias, puede superar el dosel bajo, como verdadero emergente, especialmente sobre las cimas superiores del bosque enano. La Araliaceae, *Didymopanax pittieri*, *Oreopanax nubigenum*, y *O. sanderianus* son árboles comunes en el bosque enano.

El bosque cenagoso ocupa la meseta pobremente drenada del Cerro Roble y el Cerro Sin Nombre. Estos autores anotan que el drenaje oeste es un tributario del Río Guacimal. Es un mosaico de árboles diseminados hasta de 25 m de altura dentro de las marañas bajas de árboles pequeños. Las especies características son *Alchornea latifolia*, *Clusia alata*, *Conostegia* spp., *Dendropanax arboreus*, *D. gonatopodus*, *Gutteria consanguinea*, *Hieronimya poasana*, *Magnolia* sp., *Persea schiedeana*, *Podocarpus oleifolius*, *Quercus corrugata*, *Q. seemannii*, *Sapium pachystachys*, *Tetrorchidium* sp., *Tovomita nicaraguensis*, y *Weinmannia wercklei*. Lawton y Dryer no incluyen las descripciones de la Zona de Vida del Bosque Tropical Pluvial de Premontano, en las partes superiores pequeñas del valle de Peñas Blancas, ni sobre la Zona de

Vida del Bosque Tropical de Premontano Muy Húmedo alrededor de la comunidad de Monteverde. El valle de Peñas Blancas es tan poco conocido botánica y ecológicamente, que sería presuntuoso tratar de caracterizar sus bosques. Suficiente sería decir que es el bosque más alto, los enormes higuerones estranguladores son mucho menos frecuentes que en el bosque típico de Monteverde. Quedan únicamente parches residuales alrededor de la comunidad de Monteverde, pero claramente indican que fue un bosque magnífico, extremadamente rico en especies de Lauraceae y Sapotaceae, así como de *Ficus* estrangulador. Las especies de árboles en la vecindad de la comunidad de Monteverde están razonablemente bien documentadas en la lista de árboles que se encontrarán más adelante en este capítulo.

LAS CRUCES

El Bosque Tropical Pluvial de Premontano que cubrió el valle superior de Coto Brus fue virtualmente exterminado en los últimos 15 años. Uno de los pocos remanentes ocupan 100 ha de Las Cruces. Este es un bosque alto (30-35 m) con abundantes especies de *Quercus* y *Lauraceae*. La carga epifita es apreciablemente menor que en Monteverde, presumiblemente debido a la pequeña época seca y la ausencia de neblina acarreada por los vientos en Las Cruces. L. J. Poveda prepara un informe sobre el bosque de Las Cruces.

CERRO

La pensión La Georgina está cerca de lo que es hoy un bosque en transición de Roble a páramo. El estudio de Holdridge *et al.*, (1971) del sitio Villa Mills al sur de la pensión muestra (cuadro 7.14) la dominación completa del roble del dosel *Quercus costaricensis*. La mayoría de los bosques de roble a lo largo de la Carretera Interamericana han sido severamente degradados por la explotación maderera y por la producción de carbón. El bambú enano, *Chusquea (Swallemochloa)* sp., domina agresivamente el

* N. del E. Protefvora s.l. El término "carnívora" no es correcto.

TABLE 7.14 Stand Characteristics of a 0.4 Ha Plot at Km 97 of the Inter-American Highway on the Cerro, Cartago Province

Species	Density	Frequency (%)	Basal Area	Importance Value (%)
	Stems (%)		m ² (%)	
<i>Quercus costaricensis</i>	101 (41.2)	20.43	10.93 (61)	40.89
<i>Miconia bipulifera</i>	39 (15.9)	15.05	1.78 (9.9)	13.63
<i>Vaccinium consanguineum</i>	25 (10.2)	11.82	0.71 (3.9)	8.66
<i>Weinmannia pinnata</i>	16 (6.5)	8.60	1.75 (9.8)	8.30
<i>Didymopanax pittieri</i>	10 (4.1)	6.45	0.85 (4.8)	5.10
Subtotal: top 5 species	191 (78)	62.35	16.02 (89)	76.58
Subtotal: other 15 species	54 (22)	37.65	1.90 (11)	23.42
Total: 20 species	245 (100)	100.00	17.92 (100)	100.00

FUENTE: Datos de Holdridge *et al.*, sitio 6.

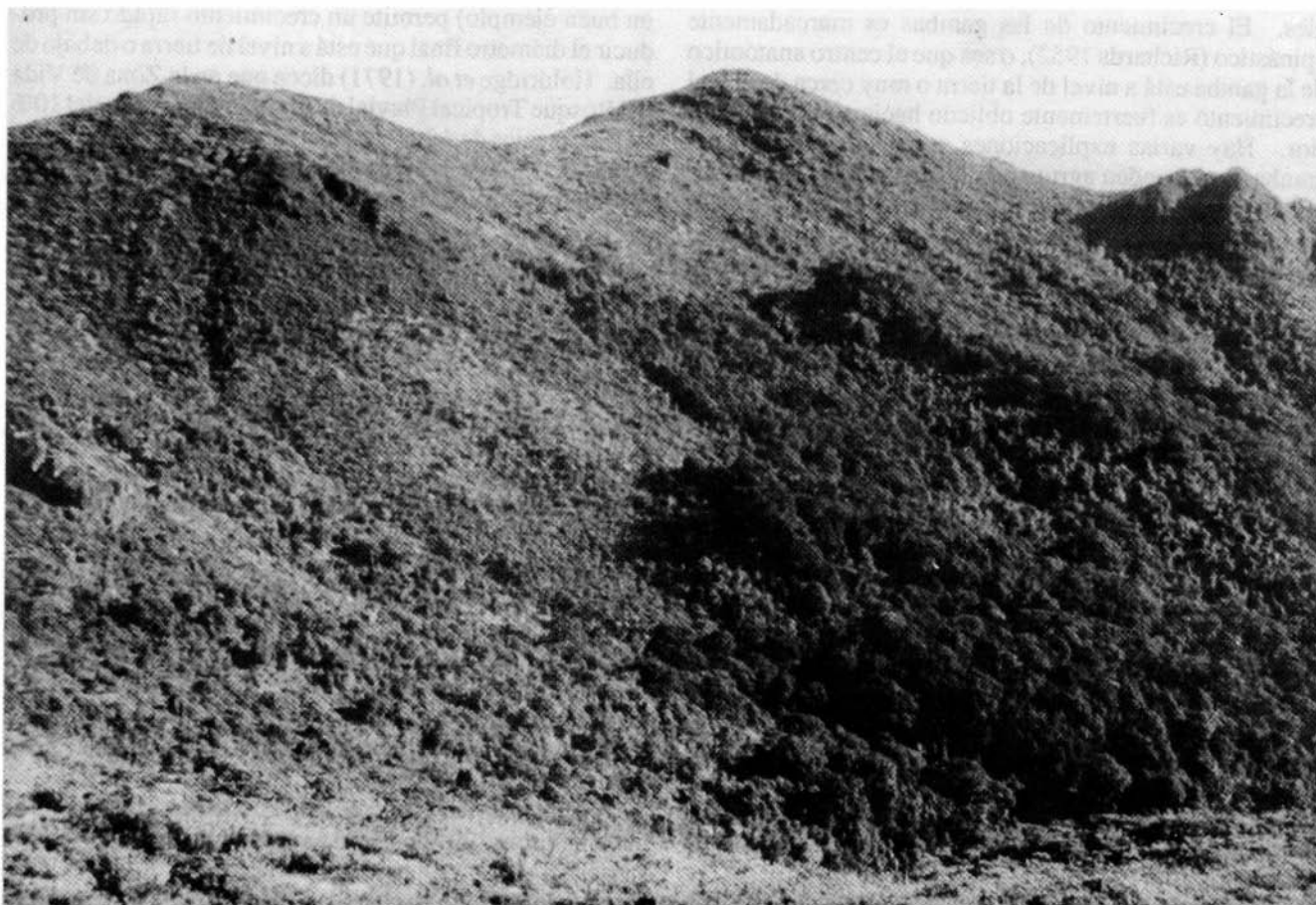


Fig. 7.12 Límite superior para crecimiento de los árboles reducido por el fuego en el Cerro de La Muerte (foto G. S. Hartshom).

estrato de arbustos de los rodales degradados y abiertos de robles e inhibe su regeneración.

La vegetación del páramo en el Cerro está a menudo dominada por arbustos de *Hypericum* de 1 a 1.5 m de alto con árboles ocasionales emergentes (de 5 a 8 m). Las colinas más secas, rocosas están cubiertas por zacate de macolla y a veces hierbas de hoja ancha. Los pantanos tienen una aglomeración interesante de plantas tales como *Cirsium* sp., *Puya dasyliroides*, y dos helechos de los Andes, *Blechnum* spp., por la acción humana en el Cerro se está bajando la línea de árboles, pues la regeneración, después de un incendio, es extremadamente lenta (Janzen 1973).

ASPECTOS Y PATRONES FISIONOMICOS

Los aspectos especiales del bosque tropical, tales como las gambas, la forma de las copas de los árboles, las puntas de escorrentía, las epifitas y los bejucos han llamado la atención de los naturalistas, geógrafos, y ecólogos botánicos (Schimper 1903; Richards 1952), de tal modo que ha habido grandes especulaciones sobre el significado funcional o sobre las ventajas evolucionarias de ciertas estructuras en particular. Desafortunadamente, nuestra comprensión de algunos aspectos del bosque tropical no ha progresado mucho más allá de la etapa especulativa. No

obstante, la carencia de hipótesis comprobables, aspectos como las gambas, las puntas de gotero y la distribución de las epifitas, muy a menudo, atraen la atención de los estudiantes de la OTS. En esta sección se revisan brevemente los aspectos fisionómicos más prominentes, aclarar las hipótesis, señalar los patrones ecológicos, que sirvan de introducción a la literatura pertinente.

GAMBAS Y RAICES FULCREAS

De todos los aspectos fisionómicos especiales e interesantes de los bosques tropicales, ninguno ha despertado más conjeturas que la especulación sobre la pregunta, "¿porqué algunos árboles tropicales tienen gambas?" La producción de gambas (fig. 7.12) está restringida, primordialmente, a la zona tropical basal en Costa Rica, y se desarrolla mejor en las Zonas de Vida Húmedas y Muy Húmedas. La altura de las gambas está bien correlacionada con el diámetro del tronco (Holdridge *et al.* 1971), pero no todos los árboles del dosel tienen gambas. Las gambas son más numerosas en áreas mal drenadas, pero en algunas áreas con buen drenaje existen unos árboles con gambas muy bien formadas, como por ejemplo, *Dussia macrophyllata* y *Huberodendron patinoi*. La altura, el espesor, la forma, y el grado de bifurcación de las gambas, en general, son muy útiles para la identificación de las espe-

cies. El crecimiento de las gambas es marcadamente epinástico (Richards 1952), o sea que el centro anatómico de la gamba está a nivel de la tierra o muy cerca de él y el crecimiento es fuertemente oblicuo hacia su borde superior. Hay varias explicaciones sobre la formación de gambas y se pueden agrupar en cuatro teorías, discutidas por Richards (1952): (1) una respuesta adaptativa a las fuerzas del viento o de la gravedad; (2) geotropismo negativo; (3) desvío de la conducción; y (4) estimulación mecánica contra los estragos de los vientos. Smith (1972) actualizó y revisó las teorías sobre las gambas. Un análisis que usa modelos de ingeniería indica que las gambas son excelentes refuerzos estructurales (Henwood 1973). Smith (1979) encontró una fuerte correlación negativa entre las gambas y el espesor de la corteza, lo que explicaría por qué los árboles de corteza gruesa de las zonas templadas no tienen gambas.

Existe la generalización, (Corner 1940; Richards 1952; Spruce 1908; Whitmore 1975) de que los árboles que tienen raíces pivotantes no forman gambas, y viceversa. Es común el concepto, equivocado, que las gambas están pegadas al tronco central: "Al voltear la madera en los trópicos debe cortarse el árbol necesariamente por encima de las gambas, de modo que la cantidad de madera que se desperdicia es considerable" (Richards 1952, p. 74). Un trabajo reciente de Black y Harper (1979) indica que esta idea, todavía se tiene por verdadera y correcta. Los árboles con las gambas mejor formadas carecen completamente de un fuste central.

Las raíces fúlcreas se diferencian de las gambas porque las primeras son raíces adventicias. Algunas raíces fúlcreas se alargan en un plano vertical de tal modo que parecen gambas elevadas. El mejor ejemplo conocido de estas raíces es el del mangle rojo, *Rhizophora mangle*, en que a veces brotan más de 5 m por encima del nivel del suelo, por lo que dificulta el pasaje a través de ellos. Las raíces fúlcreas también existen en otros árboles dicotiledóneos, como *Bravaisia integerrima*, *Protium* spp., *Symphonia globulifera*, *Tovomita pittieri*, *Virola surinamensis*, y las especies no epifíticas de *Clusia*. *Virola surinamensis*, y *Protium* spp., generalmente tienen gambas alargadas verticalmente, casi fúlcreas. Hay numerosas palmeras que también tienen raíces fúlcreas, por ejemplo *Chamaedorea* spp., *Cryosophila albida*, *Euterpe macrospadix*, *Iriarteia gigantea*, y *Socratea durissima*. En la última el fuste original, por debajo de las raíces fúlcreas muere, de modo que el soporte recae exclusivamente en las raíces fúlcreas.

Igual que con las gambas, hay considerable especulación sobre el porqué han evolucionado las raíces fúlcreas. En las palmeras, por lo menos, la solución parece obvia, ya que las monocotiledóneas no pueden desarrollar xilema secundario; por ejemplo, *Welfia georgii* toma varios años para desarrollar un eje grande, por debajo del suelo, antes que emerja como un poste de teléfono. Las palmeras con raíces fúlcreas son mucho más tolerantes a la sombra y deben crecer rápidamente sobre un cono invertido para aprovechar las aberturas en el dosel. La evolución de las raíces fúlcreas en las monocotiledóneas (el maíz es

un buen ejemplo) permite un crecimiento rápido sin producir el diámetro final que está a nivel de tierra o debajo de ella. Holdridge *et al.* (1971) dicen que en la Zona de Vida del Bosque Tropical Pluvial de Premontano, cerca del 10% de las especies de árboles tienen raíces fúlcreas pero en las Zonas de Vida de los Bosques Tropicales secos, Húmedo de Premontano, de Montano Bajo, y de Montano no tienen raíces adventicias.

CORTEZA

"La corteza de los árboles en los bosques pluviales es generalmente delgada, muy lisa, y de color claro" (Richards (1952), pag. 58). Esta generalización se tiene aún por válida (ver Walter 1973 para una confirmación reciente) aunque sea incorrecta. En casos aislados algunos árboles tienen corteza de color claro y destefida por el sol y aparentemente lisa, pero en el bosque, en un todo, estas mismas especies no tienen corteza de color claro. El color, la textura, y el grosor de la corteza, junto con el olor, y la savia, son lo suficientemente variados, a la vez que específicos de cada especie, que son caracteres diagnósticos muy útiles para su identificación. Si esta generalización fuera cierta, ¿cómo es posible que los especialistas locales usen estos mismos criterios exitosamente para la identificación de las especies?

En Costa Rica, el color de la corteza es predominantemente oscuro, desde negro a varios tonos de rojo, pardo, y gris. Muy pocas especies tienen la corteza de color claro, aunque los líquenes costosos blancos, rojos, o azules, pueden disimular el color. El espesor de la corteza es generalmente entre 5-10 mm, aunque en algunas especies es más delgada, pero en muy pocas es mayor de 10 mm de grosor. Las observaciones de Smith (1979), en el sentido de que los árboles de corteza gruesa no tienen gambas, es aparentemente válida para las especies de costarricenses.

La textura de la corteza es, probablemente, más variada que el color y el grueso; en algunas especies es fuertemente agrietada (v. g., *Lecythis costaricensis*), en otras es ligeramente agrietada (v. g., *Calophyllum brasiliense*), rugosa (v. g., *Lysiloma divaricata*), gruesamente lenticulada (v. g., *Hernandia didymantha*), finamente lenticulada (v. g., la mayoría de las *Moraceae* y *Mimosaceae*), diminutamente exfoliante (v. g., *Bursera simaruba*, *Inga coruscans*, *Pithecellobium pedicellare*), exfoliante parreada o en patrones concéntricos, por ejemplo (v. g., *Carapa guianensis*, *Albizia caribaea*), y exfoliante en grandes láminas delgadas (v. g., *Terminalia oblonga*). Los árboles con corteza exfoliante, en forma consistente, tienen menos epifitas y bejucos trepadores sobre los troncos y ramas que aquellos árboles sin este tipo de corteza. Algunas cortezas tienen espinas, (v. g., *Bombacopsis quinatum*, *Hura crepitans*, *Pithecellobium dulce*, y *Zanthoxylum* spp.), mientras que en otras las espinas son conspicuas en el estado juvenil pero carecen de ellas o tienen muy pocas como árboles maduros (v. g., *Ceiba pentandra*, *Jacaratia costaricensis*, *Lacmellea panamensis*, y *Zanthoxylum mayanum*). Algunos géneros (v. g., *Cryosophila* spp. y *Xylosma* spp.) tienen espinas con bifurcaciones múltiples.

HOJAS

Es bien conocido que en la gran mayoría de los árboles tropicales las hojas son mesófilas, o sea, entre 20-182 cm² en la superficie de la haz (Beard 1945; Richards 1952; Greig-Smith 1952). Muchas hojas compuestas tienen segmentos del tamaño mesófilo. Las hojas compuestas son generalmente más comunes en las bajuras tropicales que en los bosques tropicales de montano (Cain *et al.* 1956; Crubb *et al.* 1963), pero Tasaico (1959) encontró que las hojas simples y compuestas se dan en las mismas proporciones en las áreas tropicales de montano y en las de bajura. Las hojas compuestas se presentan comúnmente no sólo en áreas con una estación seca, sino sobre especies que tienen un crecimiento rápido (Givnish 1978).

Conforme aumenta la altura, el tamaño promedio de la hoja disminuye a una tasa cerca de 0,5 cm por cada 100 m (Tasaico 1959). Los márgenes enteros de las hojas, las puntas de escorrentía, y las hojas delgadas son más frecuentes en los bosques muy húmedos de bajura. El significado adaptativo de la punta para escorrentía, por mucho tiempo ha sido asociado al escurrimiento y al secado rápido de la superficie de la hoja (Richards 1952). Un experimento con hojas de *Machaerium arboreum* (Fabaceae) confirma el papel de las puntas de escorrentía en acelerar la eliminación del agua de la superficie de la hoja (Dean y Smith 1978).

Las hojas en el sotobosque tropical o en el mantillo con manchas rojas o con la superficie inferior de color rojo, tiene gran interés para los ecólogos. Lee, Lowry, y Stone (1979) mostraron recientemente que la capa de antocianina abaxial aumenta la fotosíntesis por su función como superficie reflectiva en la que rebota la luz que atraviesa del mesófilo.

FORMA DE LA COPA

Según Richards (1952), las copas de los árboles del dosel o emergentes son más anchas que hondas y a menudo tienen forma de sombrilla; las copas de los árboles del subdosel son más profundas que anchas o son isodiamétricas; y las de los árboles del sotobosque son cónicas, mucho más hondas que anchas. En su análisis de los aspectos estructurales fisionómicos útiles, Holdridge *et al.* (1971) dicen que probablemente hay una correlación positiva del ángulo de inserción de las ramas con la forma del tronco (el largo del fuste liso dividido por su diámetro), una leve correlación negativa del diámetro de la copa con la forma del tronco, y una correlación negativa más fuerte del volumen de la copa con la forma del tronco. Encontraron, además, que los mayores volúmenes de copa se encuentran en las Zonas de Vida del Bosque Tropical Húmedo y en zonas aluvionales mal drenadas del Bosque Tropical Muy Húmedo y los volúmenes menores en las Zonas de Vida del Bosque Tropical Pluvial de Montano Bajo y en el Bosque Tropical Pluvial de Premontano. Las copas de los árboles en el Bosque Tropical Muy Húmedo

(asociaciones bien drenadas) y del Bosque Húmedo de Premontano, son de tamaño intermedio.

La generalización de que un árbol cambia la forma de su copa de acuerdo con la forma característica en cada estrato, según crece hacia el dosel (Richards 1952), ignora aparentemente la fase de regeneración de los claros (Hartshorn 1980). El reconocimiento de las diferencias ecológicas entre copas de una capa y de varias capas (Horn 1971) también contradice la generalización de Richards. Las copas de un solo estrato son características de los árboles de especies "clímax" tolerantes a la sombra y de especies pioneras que no son tolerantes a la sombra, mientras que las copas de varios estratos son comunes en los árboles de las especies y de los claros que no toleran sombra. El raciocinio ecológico es que en las condiciones de penumbra del sotobosque, hay que maximizar la cobertura de la superficie del área fotosintética, o sea, en un sólo estrato, mientras que en los regímenes de mayor luz en los claros debe haber uno o dos estratos de hojas por debajo del estrato superior. Esta última razón, intuitivamente, parece ser la correcta para las especies pioneras, excepto que a menudo están en un medio competitivo tan grande, que únicamente la capa superior de hojas es importante para la fotosíntesis.

ESTRATIFICACION

La presencia o ausencia de estratos (capas, etc.) en los árboles, arbustos y hierbas, ha engendrado una controversia considerable. Richards (1952) dice que la mayoría de los árboles de los bosques tropicales húmedos son de tres estratos, la regla general dice que en los bosques de climas templados son de dos. Se considera que los arbustos y las hierbas forman cada uno un estrato, de modo que se les ignora en la mayoría de las discusiones sobre estratificación del bosque. Richards (1952, p. 23) define un estrato como "una capa de árboles cuyas copas varían en altura entre ciertos límites" y, además, dice que "en un bosque de varios estratos cada estrato tendrá una composición florística distintiva". Sin embargo, admite que la presencia de árboles juveniles puede confundir considerablemente los estratos bien definidos. Otros autores, como Mildbraed (1922, citado en Richards 1952) indican que los estratos no tienen una base objetiva. Los estratos son, en su mayoría, fácilmente reconocibles en los bosques secundarios pobres en especies, pero que se tornan crípticos (si existen) en el bosque maduro heterogéneo.

Debido a que es difícil observar los diferentes estratos del bosque desde el suelo, Davis y Richards (1933, 1934) construyeron diagramas de perfiles en que anotaron los árboles sobre una franja de bosque de 7,6 X 61 m, como una ayuda para reconocer los estratos. Los problemas mayores con los diagramas de perfiles son la imposibilidad de comparar a dos franjas de muestra dentro del mismo bosque heterogéneo y también que las fases dinámicas se desconocen o no se toman en cuenta.

Holdridge *et al.*, (1971) soslayaron los problemas del diagrama de perfil usando únicamente individuos mayores para preparar un diagrama ideal. Los individuos

maduros de las especies más "importantes" fueron colocados juntos, en un perfil, para representar la cantidad de especies, el área basal, la densidad, y la frecuencia en franjas de muestra de 10 X 100 m. El diagrama de perfil propuesto se usa para definir los límites de altura de los estratos. Sin embargo, Sawyer y Lindsey (1971), usando la misma altura de árboles y los mismos datos de profundidad de las copas, a menudo dieron diferentes límites de altura para los estratos, y en algunos casos no están de acuerdo sobre el número de estratos de árboles.

La polémica sobre la presencia de estratos de árboles ha esquivado la pregunta aún más fundamental sobre su importancia—si éstos existen o no. ¿Cuáles son las consecuencias ecofisiológicas y competitivas de varias copas de los árboles sobre un mismo estrato? ¿Se perjudica la biología reproductiva en un estrato denso de copas de árboles? ¿Se afecta la herbivoría por la densidad de las copas en un estrato?

A pesar de la dificultad de observar los diferentes estratos de árboles, el concepto de estratos múltiples ha producido una terminología para los límites superiores a que llegan los individuos maduros dentro del bosque. La clasificación del bosque en estratos abstractos como dosel (y, o emergentes) subdosel, y sotobosque, sin definir los límites de altura, es una colocación acertada ecológicamente de cientos de especies de árboles en un bosque tropical. Las especies del dosel, del subdosel, y del sotobosque pueden tener diferentes modos de regeneración, síndromes reproductivos, sistemas radicales, etc. que se discutirán en otras secciones de este capítulo, y es en este sentido que en la próxima sección se asignarán sujetivamente a las respectivas categorías.

EPIFITAS

La abundancia de la flora epifítica es más pronunciada en los Neotrópicos que en los Paleotrópicos (Brieger 1969). Las bromeliáceas epifíticas son estrictamente Neotropicales, y únicamente el cacto epifítico *Rhipsalis* se encuentra en África y Sri Lanka. Una comparación preliminar (cuadro 7.15) con África Tropical Occidental y Java demuestra claramente la riqueza de las epifitas dicotiledóneas en Costa Rica.

Las familias dicotiledóneas con miembros epifitos prominentes en los Neotrópicos incluyen Araliaceae, Begoniaceae, Cactaceae, Ericaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Piperaceae, y Solanaceae. Las epifitas

monocotiledóneas, en su mayoría, son ricas en las Araceae, Bromeliaceae, y Orchidaceae, con cerca de 1.200 especies costarricenses en la última familia. Costa Rica también tiene una increíble riqueza en helechos y musgos epifíticos.

Las epifitas son más conspicuas en biomasa y riqueza de especies en las Zonas de Vida de los bosques de Premontano y pluviales de Montano Bajo, reflejando, probablemente una correlación con la humedad. La nubosidad y la neblina que acarrear los vientos son más importantes para el epifitismo que la lluvia (Grubb *et al.* 1963; Grubb y Whitmore 1966; Sudgen y Robins 1979). Las cargas epifíticas aparecen más pesadas en La Selva que en Corcovado, aunque la precipitación total es, aproximadamente, similar en ambos lados. La presencia durante casi todo el año del goteo por condensación en La Selva y la estación seca de tres meses en Corcovado pueden ser la razón de la diferencia en la abundancia de epifitas. Aunque la abundancia y la riqueza de epifitas son particularmente menores en las Zonas de Vida de los bosques secos y húmedos, algunas pocas especies de Bromeliaceae, Cactaceae, y Orchidaceae pueden ser bastante comunes. Las bromelias de tanque grandes que pueden almacenar hasta 1000 ml de agua son más conspicuas en la Zona de Vida de Bosque Pluvial de Montano. Los arbustos epifíticos como son Ericaceae y Araliaceae están en su mayoría restringidos a las Zonas de Vida de Montano Bajo y de Montano Muy Húmedo, y Pluvial.

Las interesantes observaciones de Perry (1978), sugieren que los mamíferos arbóreos, principalmente los monos, pueden jugar un papel muy importante en evitar la dominancia de epifitas sobre las ramas superiores ya que usan el dosel de los árboles como vías de comunicación.

Los cursos de la OET han generado varios intentos de determinar el grado de especificidad entre las epifitas y los árboles hospederos, pero no creo que haya ninguna publicación detallada sobre los estudios de la distribución de epifitas y su abundancia en los Neotrópicos. Hazen (1966) encontró una especie de *Guzmania* que tenía una distribución al azar en cuatro ramas en un árbol aislado, en el CATIE cerca de Turrialba. En una escala más grande, parece que hay una fidelidad muy marcada entre la mayoría de las especies de bromeliáceas epifíticas con las Zonas de Vida (J. Utley, comm. pers.).*

Los epifilos son epifitas minúsculas que crecen en la superficie de las hojas y en su mayoría están restringidas a las plantas inferiores, como los musgos, las hepáticas, los

* N. del E. Corresponde, como otros grupos, a la zona de vegetación intermedia

TABLE 7.15. Preliminary Comparison of Dicot Epiphyte Floras of Costa Rica, Java, and Tropical West Africa

	Costa Rica	Java	Tropical West Africa
Total area (km ²)	51,100	130,987	ca. 1,000,000
Total dicot families	155	153	154
Epiphytic families	19	12	9
Epiphytic genera	51	22	16
Epiphytic species	247	107	58

SOURCE: Burger 1980.

líquenes, y las algas. Los epifilos son más prominentes en las Zonas de Vida perhúmedas y superhúmedas que no tienen una estación seca efectiva, pero no son muy comunes en la faja altitudinal más fría de montano. Los árboles del sotobosque y los arbustos tienen las cargas más pesadas de epifilos, no sólo porque están en condiciones más sombreadas sino también son de crecimiento lento, cuyas hojas parecen ser más longevas que aquellas de los árboles del dosel. Los epifilos son especialmente abundantes en los miembros tolerantes a la sombra de Rubiaceae y Palmae.

La literatura clásica sobre los epifilos (como la citada en Richards 1952) generalmente los ven como perjudiciales a las hojas del hospedero. En las condiciones extremas de penumbra del sotobosque, una cubierta de epifilos puede interferir efectivamente con la fotosíntesis de la hoja del hospedero. Richards (1952) resumió esta aseveración en el sentido de que los epifilos son, por lo menos parcialmente, parásitos sobre la hoja del hospedero. Los ápices de gotero son por fuerza adaptativos en el sentido que ayudan a la escorrentía del agua de lluvia, que a su vez reduce la humedad del sustrato para la colonización de los epifilos. Edmisten (1970) encontró que las bacterias verdiazules entre los epifilos fijan el nitrógeno atmosférico, lo que sugiere una asociación ventajosa para la hoja del hospedero. Bárbara Bentley y Amos Bien investigan en la actualidad el papel de los epifilos fijadores de nitrógeno en el sotobosque de La Selva.

Los líquenes del dosel también contribuyen con cantidades significativas de nitrógeno fijado al ecosistema tropical. Foreman (1975) encontró que los líquenes del dosel en un bosque en Colombia fijan casi tanto nitrógeno atmosférico (alrededor de 5 kg/ha/año) como el que entra en el ecosistema a través de las lluvias. Los líquenes del dosel se encuentran en su mayoría en las ramas y en sus extremos, cuyo diámetro es de 3 a 12 cm y generalmente no se encuentran en el sotobosque.

TREPADORAS

Los trepadoras herbáceas y leñosas —a los últimas también se les dice bejucos, lianas—, son componentes integrales y conspicuos de los bosques tropicales. La distinción entre herbáceo y leñoso no es muy clara, rigiéndose más por el tamaño que por la afinidad taxonómica, aunque hay algunos bejucos delgados que son muy fuertes. Las trepadoras se encuentran en más familias que las epifitas, están bien representadas Apocynaceae, Araceae, Bignoniaceae, Combretaceae, Convolvulaceae, Dilleniaceae, Hippocrateaceae, Leguminosae, Malpighiaceae, Passifloraceae, Sapindaceae, Smilacaceae, Ulmaceae, y Vitaceae. La familia Bignoniaceae, por lo general, tiene un número mayor de especies trepadoras (cerca de 20 en cualquier bosque tropical; Gentry 1976).

La gimnosperma *Gnetum* es un bejuco del dosel en La Selva y en Corcovado. *Rourea glabra* (Connaraceae), *Combretum farinosum* (Combretaceae), y *Davilla kunthii* (Dilleniaceae) son bejucos comunes de los bosques tropicales secos. Las palmeras trepadoras —los "ratanes" del Lejano Oriente tropical— son muy escasos en los

Neotrópicos, con únicamente *Desmoncus costaricensis* en La Selva y Corcovado. Contrastando con los "ratanes" del Viejo Mundo que son erectos y de estatura emergente, algunos de los bejucos del dosel Neotropical, incluyendo *Desmoncus*, son trepadores que se enredan en las copas de los árboles.

Los bejucos tienden a ser más frecuentes en el Bosque Seco de las bajuras tropicales, aunque los tallos "más gruesos" (30-40 cm de diámetro) se encuentran en los bosques tropicales muy húmedos. Debido al incremento muy lento en su diámetro, la presencia de bejucos gruesos se considera como un indicador excelente de un bosque no perturbado (Budowski 1965).

Al contrario de lo que sucede con los bejucos intolerantes a la sombra, los trepadores herbáceos son a menudo tolerantes a la sombra y están restringidos al sotobosque. Algunos trepadores del sotobosque crecen hacia áreas oscuras y de este modo localizan a los huéspedes adecuados (Strong y Ray 1975). La mayoría de las trepadoras tienen una habilidad asombrosa para variar grandemente el largo de los internudos. En la penumbra más densa, el internudo es largo y el tamaño de la hoja es reducido; en las áreas soleadas, los internudos se reducen drásticamente, y el tamaño de la hoja se aumenta (ver Givnish y Vermeij 1976). Los trepadores herbáceos en *Monstera* (Araceae), tienen hojas juveniles adpresas, en forma de disco, que cubren efectivamente el meristemo terminal. En regímenes de luz aparentemente más favorable, de 5 a 10 m sobre la tierra, *Monstera* produce hojas típicamente aroides, perpendiculares al tallo trepador.

ESTRANGULADORES

Algunas especies de *Ficus* (Moraceae) y *Clusia* (Guiferae) comienzan su vida como epifitas, pero producen y envían raíces leñosas, hacia abajo, que se anastomosan alrededor del tronco del hospedero. El tronco del hospedero a menudo muere y luego se pudre, dejando un cascarón hueco de raíces anastomosadas que soportan un árbol independiente. Aunque a estos árboles se les llama genéricamente "higo estrangulador" la verdadera causa de la muerte del árbol hospedero no ha sido aún aclarada. Aparentemente, no es por la constricción del tronco; puede ser por la competencia en las raíces; pero se considera más probable que sea por la competencia en las copas. Parece que los estranguladores pueden sobrepasar fácilmente las copas de los árboles hospederos con una capa densa, perennifolia.

Los estranguladores son más frecuentes en las Zonas de Vida Tropical Húmeda y Muy Húmeda de Premontano, en donde quizá son los árboles más altos del bosque. La mayor abundancia de estranguladores en Corcovado que en La Selva sugiere que una estación seca efectiva puede ser ideal para el establecimiento de las plántulas epifitas.

PARASITOS Y SAPROFITOS

Los arbustos parásitos de varios géneros de Loranthaceae están bien representados en las Zonas de Vida

más húmedas de Costa Rica, desde la franja basal Tropical al Montano Bajo. *Gaiadendron poasense* es un árbol parasítico con bellas flores amarillas y crece en la Zona de Vida de Montano Bajo y Pluvial de Montano. Todas las otras Lorantáceas de Costa Rica son parásitos del dosel, a veces formando densas capas arbustivas. Las Lorantáceas son mucho más frecuentes en árboles aislados en potreros y hábitats parecidos que en el bosque primario. No conozco ningún caso de coespecificidad hacia un hospedero en particular.

Entre los miembros costarricenses de Olacaceae, ha sido bien documentado el parasitismo de las raíces para *Schoepfia schreberi* (Werth, Baird, y Musselman 1979) y *Ximenia americana* (DeFillips 1969), pero no se ha encontrado especificidad para un hospedero en estos dos géneros.

Las plantas saprofitas aclófilas son poco comunes en Costa Rica. Yo he visto *Leiphaimos* (Gentianaceae) únicamente en el bosque virgen en la parte superior de Punta Llorona en Corcovado. Es posible que una asociación obligada con micorrizas sea el factor que restringe a *Leiphaimos* a áreas pequeñas (D. Janos, com. pers.).

ECOLOGIA COMUNAL PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y CICLO DE NUTRIMENTOS

No hay estudios de productividad primaria de los bosques naturales en Costa Rica ni se consigue información de la biomasa de plantas (cosecha en pie). Los pocos datos, por supuesto, no han perjudicado las generalizaciones para los bosques tropicales (v.g., Rodin y Bazilevich 1967; Kira y Ogawa 1971; Rodin, Bazilevich y Rozov 1975; Golley 1975). La productividad primaria bruta para los bosques húmedos tropicales es aparentemente entre 75 y 150 toneladas por ha/año, y da una productividad neta de 25-50 toneladas ha/año. La productividad de los bosques secos es más o menos la mitad de la de los bosques húmedos y más húmedos. El total de biomasa de plantas parece ser entre 600 y 1.200 toneladas por hectárea. Los cálculos son escasos y prácticamente no nos dicen nada sobre la variabilidad de la producción primaria y el total de biomasa de las plantas en las diferentes Zonas de Vida, ni sobre la ecología del sitio.

A los estudios de productividad en El Verde, Puerto Rico (Odum y Pigeon 1970), Darién, Panamá (Golley *et al.* 1975), Brasil cerca de Manaus (Klinge *et al.* 1975), y en la región de Río Negro del Amazonas venezolano (Herrera *et al.* 1978) se les debe considerar como representativos de los bosques costarricenses. Estos cuatro estudios fueron hechos en suelos mucho más pobres en nutrientes que la mayoría de los suelos costarricenses.

La hipótesis del ciclo directo de nutrientes (Went y Stark 1968) y el hecho de que pueda haber bosques tropicales exuberantes en suelos poco fértiles ha estimulado una investigación considerable sobre el ciclo nutritivo en estos bosques. La mayoría de los estudios de la

productividad que se mencionan arriba incluyen información sobre el ciclo nutritivo (o mineral). Jordan y Kline (1972) hicieron una revisión de la literatura sobre este ciclo en los bosques tropicales. Mis advertencias anteriores sobre la generalización acerca de los estudios de productividad relacionada con los bosques costarricenses es aún más apropiada con respecto al ciclo de nutrición. Los ultisoles poco fértiles cerca de Manaus y el mosaico de las arenas blancas estériles (Espodosoles) y los suelos lateríticos (Oxisoles) en la región de Río Negro de Venezuela y Brasil, son muy diferentes a los suelos relativamente fértiles de Costa Rica (Harris, Neumann, y Stouse 1971).

En un análisis del estado nutricional sobre suelos volcánicos (andesíticos) en San Carlos, Costa Rica, Krebs (1975) encontró que la agricultura permanente no causaba fuerte desgaste a los nutrientes del suelo. En un suelo relativamente fértil, cerca de Turrialba, Costa Rica, Harcombe (1973) encontró que la sucesión temprana secundaria acumulaba nutrientes aproximadamente en proporciones iguales entre la descomposición de desechos orgánicos y los insumos foráneos, tales como la lluvia, el polvo, y la mineralización del suelo.

Como parte del estudio comparativo del ecosistema de la OTS, los investigadores del Colegio de Recursos Forestales de la Universidad de Washington recolectaron cantidades considerables de datos sobre el ciclo de nutrición, principalmente en La Selva y luego en Paloverde. Las pocas publicaciones que ha producido este proyecto están basadas en estudios relativamente cortos, de unos pocos días a pocas semanas. Cantidades relativamente grandes de nutrientes se extraen del dosel debido a la intensa lluvia y por el goteo y la escorrentía a través de los tallos, hasta el suelo y en un grado menor hasta el subsuelo (McColl 1970). Al ácido carbónico se le acusa de ser el catión lixivador primario en los suelos no calcáreos tropicales por Johnson, Cole, y Gessel (1975). Estos autores dicen que únicamente el 25-50% del CO₂ producido en el suelo se debe a la descomposición del mantillo; el resto se debe a la respiración de las raíces y a la actividad microbial. La producción y almacenaje de CO₂ se debe únicamente a la pobre difusión en el suelo. El paso de un frente húmedo crea cantidades apreciables de ácido carbónico que lixivía los cationes a través del perfil del suelo. Estos autores dicen que la evolución del CO₂ es de una magnitud mayor en La Selva que en un bosque de abetos de Douglas en el oeste del estado de Washington. La lixiviación de ácido carbónico en los suelos del bosque tropical puede ser un flujo que no se ha tomado en cuenta en las polémicas corrientes sobre si los bosques tropicales son productores o almacenadores del ciclo global del carbón.

FENOLOGIA

Los estudios fenológicos sobre la periodicidad de la producción de hojas y el envejecimiento, floración y fructificación de árboles tropicales en Costa Rica fueron estimulados por el trabajo de Janzen (1967) sobre la sincronización de la reproducción sexual con la fuerte

estación seca en Guanacaste. A pesar de las condiciones físicas adversas que causa la severa sequía anual, hay numerosas especies de árboles que florecen durante la estación seca. Janzen (1977) interpretó esta florecencia, durante la época seca, como óptima para la actividad de polinización, pero es más importante, la ventaja que hay de que estos árboles estén en su etapa reproductiva al mismo tiempo que las copas adyacentes no están en una competencia vegetativa activa, ya que están sin hojas y en un estado de latencia.

El conocimiento sobre la fenología de los árboles y bosques tropicales ha sido grandemente aumentado por los esfuerzos de Gordon Frankie, Herbert Baker, y Paul Opler (1974 a, b), quienes en 1968 iniciaron estudios fenológicos detallados sobre la mayoría de las especies de árboles en un bosque seco tropical (la parte delantera del Rancho Comelco cerca de Bagaces) y en un bosque muy húmedo tropical (La Selva). Únicamente el 8% (N=331) de las especies de árboles en La Selva son caducifolios, y virtualmente todos ellos son especies de dosel; de ahí que el dosel permanece siempre verde con algunos árboles caducifolios durante la época más seca del año. El dosel del bosque seco es casi enteramente caducifolio durante el período seco largo, mientras que el sotobosque es parcialmente caducifolio. La periodicidad de la caída de las hojas coincide también con el inicio de la estación seca primaria en cada uno de los sitios, aunque la época seca en La Selva es muy poco efectiva en febrero y marzo. En el bosque muy húmedo el pico de brote de las hojas es en enero, un mes generalmente húmedo, pero en el bosque seco este modo ocurre antes y después de la estación lluviosa.

En el bosque muy húmedo, Frankie, Baker, y Opler (1974a) encontraron una diferenciación estacionaria de florecimiento ($x=23$ semanas) en las especies de floración extensa ($x=23$ semanas), y dicen que el período de floración es muy similar para las especies del dosel y las del sotobosque. Las especies que florecen estacionalmente tienen un pequeño modo moderado durante febrero-marzo que gradualmente merma durante el resto del año. Las especies que tienen una florecencia más extendida tienen un modo mayor durante mayo-agosto y un modo definitivo de frutescencia en septiembre-octubre.

La floración en el bosque seco tiene dos modos, uno grande a la mitad de la época seca y un pico agudo inmediatamente después del inicio de la estación seca. Las lluvias livianas esporádicas, en las pocas semanas antes de las lluvias fuertes, son precursoras de la sincronización del florecimiento en muchas especies de árboles al final de la época seca (Opler, Frankie, y Baker 1976). El modo de maduración de los frutos se distribuye a lo largo de la época seca.

El estudio fenológico de las plantas superiores más completo fue hecho en la Isla de Barro Colorado, Panamá (Foster 1973; Croat 1975), en donde hay doble modo de actividad floreciente —uno en la época seca, y el otro en la época lluviosa— que corresponden muy bien con su situación intermedia (Bosque Húmedo Tropical) entre los sitios secos y muy húmedos estudiados por el equipo de

Frankie. Croat (1975) dice que la mayoría de las especies florecen y fructifican durante la estación lluviosa, ya que la mayor sincronía durante la estación seca produce un modo mayor. El estudio detallado de Foster (1973) muestra que en una "época seca" extraordinariamente húmeda en 1970 evitó que muchas especies florecieran y produjeran frutos, con consecuencias drásticas para las poblaciones frugívoras.

Los estudios fenológicos detallados sobre las especies nativas son muy pocas (v.g., Mori y Kallunki 1976) y generalmente dan cuenta de comportamientos poco comunes. El árbol de sotobosque *Jacquinia pungens* (Theophrastaceae) del bosque seco es caducifolio durante la época lluviosa, pero produce hojas, flores, y frutos durante la época seca; *Jacquinia* tiene una raíz pivotante muy larga que le permite estar cubierta de hojas por debajo del dosel caducifolio (Janzen 1970a). Al encontrarse en estado latente durante la época lluviosa, aun en plena sombra, le cuesta al árbol cerca de la tercera parte de sus reservas de almidones (Janzen y Wilson 1974).

Algunos árboles producen flores y frutos con regularidad cada dos años, (v.g., *Andira inermis* y *Hymenolobium pulcherrimum*, ambos Fabaceae); otros producen irregularmente, una vez en cada 3 a 6 años (v.g., *Licania* sp., *Chrysobalanaceae*, *Ouratea lucens*; *Ochnaceae*). Sin embargo, ninguna especie Neotropical produce, sincronizadamente, frutescencias masivas a largos intervalos como las dipterocarpaceas del Lejano Oriente (ver Janzen 1974).

Las plantas perennes que florecen una vez antes de que mueran, tales como los bambúes y algunas palmeras, durante mucho tiempo han captado la atención de los biólogos (Janzen 1976a). Entre los pocos árboles dicotiledóneos que son monocárpicos, o sea que mueren después de reproducirse una sola vez, los del grupo de *Tachigalia versicolor* (Caesalpinaceae) parecen distanciarse cada cuatro años unos de otros (Foster 1977). Algunos individuos en una población florecen, luego mueren conforme se madura una cosecha grande de frutos. En algunos árboles únicamente una rama o parte de la copa es reproductiva y luego muere, mientras que las ramas no reproductivas permanecen sanas.

Los patrones fenológicos pueden ser componentes importantes de la organización de una comunidad, como sucede con las agrupaciones de aves nectarívoras (Feinsinger 1976; Stiles 1978), o en las muy numerosas especies simpátricas (Gentry 1973, 1976).

BIOLOGIA REPRODUCTIVA

La investigación sobre la biología reproductiva en las plantas tropicales se basa en tres aspectos: sistemas de reproducción, polinización, dispersión y depredación de semillas. La teoría, generalmente aceptada, de que los individuos de una especie están hiperdispersos en los bosques tropicales ricos en especies (v.g., Richards 1952) produjo la creencia de que la mayoría de los árboles tropicales deben ser autocompatibles (v.g., Baker 1959; Fedorov 1966). Los estudios pioneros de Kamal Bawa

sobre los sistemas reproductivos en el sistema de árboles tropicales indican que los mecanismos de auto incompatibilidad son más prevalentes en los bosques tropicales secos que en los bosques de clima templado y que la dioicea es sorprendentemente más frecuente para las especies polinizadas bióticamente (Bawa 1974; Bawa y Opler 1975). Los estudios recientes demuestran que las abejas son polinizadores efectivos a larga distancia (Janzen 1971a; Frankie, Opler, y Bawa 1976). Se están acumulando pruebas de que las especies de árboles tropicales no están hiperdispersos en el espacio sino que generalmente están distribuidos al azar, u ocasionalmente en grupos (Hubbell 1979), pero, sin embargo, están mucho más separados que si hubieran crecido en igual proporción que los de la sombra de sus semillas (Janzen 1971d).

La predominancia de la polinización biótica de los bosques tropicales de bajura ha producido unos sistemas coevolucionados espectaculares que involucran unas atracciones florales muy complejas así como decepcionantes. Algunos de estos sistemas tales como las orquídeas y las abejas, han recibido mucha atención; otros no son tan conocidos, por ejemplo los de los higos y de las avispas (Janzen 1979). No es posible revisar adecuadamente el fascinante campo de la polinización aquí, pero algunos trabajos recientes sobre los sistemas tropicales de polinización deben proporcionar la entrada necesaria a la abundante literatura (Cruden *et al.* 1976; Essig 1971; Gentry 1978; Gilbert y Raven 1975; Linhart 1973; Opler, Baker, y Frankie 1975; Toledo 1977; Uhl y Moore 1977).

La relación entre la depredación de semillas y la distancia entre los árboles tropicales ha recibido atención considerable, particularmente debido a la prolífica investigación de Janzen sobre la depredación de semillas por insectos en el bosque seco tropical. Los depredadores con especificidad hacia el hospedero arrasarían cosechas de semillas a menos que las semillas pudieran liberarse en el espacio o en tiempo, o en ambos, por medio de la dispersión o de la toxicidad, o satisfaciendo el hambre de los depredadores (Janzen 1969; 1971b, c, e, 1972, 1975a, b; Janzen y Wilson 1977; Silander 1978). El alto grado de depredación de semillas y plántulas evita la regeneración cerca del árbol progenitor, de ahí que los herbívoros pueden tener un efecto importante sobre la cantidad de especies en los bosques tropicales (Janzen 1970b, 1971d). Se conoce mucho menos acerca de la depredación de semillas por los vertebrados (*v.g.*, Higgins 1979).

Los vertebrados son vectores muy importantes en la dispersión de semillas en los bosques tropicales. El 31% de la dispersión de las semillas de los árboles del bosque tropical se lleva a cabo por efecto del viento (Frankie, Baker, y Opler 1974a) y únicamente en el 8% de los casos en los árboles de la Selva (Hartshorn 1978). Si se tomara en cuenta la dispersión por el viento de los bejucos del dosel y de las epifitas, habría un aumento de unos pocos puntos en el porcentaje, pero muy poco se conoce aún de la flora para poder permitir un análisis más completo de los métodos de dispersión. Para los árboles de La Selva (N=320 especies) Hartshorn (1978) estimó que el 50% tiene diásporas que se dispersan por aves y 13% las tiene

del tipo que se difunden por murciélagos. La dispersión del resto de las semillas se hace por intermedio de los arbóreos y terrestres o por el viento. Aparentemente, únicamente la especie riparia *Ficus glabrata* (Moraceae) es dispersada por peces. Esto contrasta, como es de esperar, con el papel importante que juegan los peces del Amazonas en la dispersión de las semillas de varzea en el bosque (Gottsberger 1978).

En Costa Rica se han hecho unos pocos estudios detallados sobre la dispersión de semillas de *Casearia corymbosa* (Flacourtiaceae) por las aves (Howe y Primack 1975; Howe 1977; Howe y Vande Kerckhove 1979) y sobre *Stemmadenia donnell-smithii* de la familia Apocynaceae (McDiarmid, Ricklefs, y Foster 1977; Cant 1979). Los murciélagos son agentes eficaces de dispersión de frutos agregados, como *Ficus* y *Piper*, así como de los frutos de una única semilla grande, tales como *Dipteryx* y *Ardira* (*v.g.*, Morrison 1978; Vásquez-Yañes *et al.* 1975). La propensión de los murciélagos de llevarse las diásporas hacia sus comederos nocturnos a menudo produce sobras de visibles semillas (Janzen *et al.* 1976; Janzen 1978a,b). También he encontrado concentraciones grandes de semillas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae) y *Calophyllum brasiliense* (Guttiferae) debajo de los árboles de diferentes especies, obviamente usados como comederos por los murciélagos.

Los mamíferos terrestres pueden ser agentes importantes de dispersión de semillas, por ejemplo, el almacenamiento y la dispersión por las guatusas (Smythe 1970) o de las diásporas que se adhieren con facilidad a los transeúntes (Bullock y Primack 1977).

Las especies características de los pantanos y de los hábitats costeros, a menudo tienen diásporas que flotan (*v.g.*, *Carapa guianensis*, Meliaceae; *Prioria copaifera*, Caesalpinaceae). Los de mangles tienen propiedades dispersantes que están bien adaptadas a sus hábitats preferidos (Rabinowitz 1978).

ARQUITECTURA DE LOS ARBOLES

La caracterización de Hallé y Oldeman (1970) de los árboles tropicales por modelos arquitectónicos, aparecida recientemente en una versión en inglés (Hallé, Oldeman, y Tomlinson 1978), es una verdadera mina de oro de información sobre árboles tropicales. Para los miles de especies de árboles tropicales se han encontrado únicamente veintitrés modelos arquitectónicos. Cada uno de estos modelos arquitectónicos se basa en un juego de caracteres morfológicos que abarca la vida de los meristemas, el grado y tipo de diferenciación de los meristemas vegetativos; esto último involucra la diferenciación sexual de la vegetativa, la plagiotropía (ejes horizontales) de la ortotropía (ejes verticales), el crecimiento rítmico (episódico) del continuo y la cronología de desarrollo de las ramas.

Algunos buenos ejemplos arquitectónicos son el modelo de Corner (*Carica papaya*, *Cocos nucifera*, *Welfia georgii*); el de Tomlinson (banano); el de Koriba (*Hura crepitans*); el de Nozeran (*Theobroma cacao*); el de

Aubreville (*Terminalia catappa*); el de Masart (*Araucaria heterophylla*, *Ceiba pentandra*); y el de Cook (*Castilla elastica*).

Los modelos arquitectónicos se determinan más fácilmente en los árboles jóvenes, de crecimiento libre. Es más difícil categorizar árboles maduros en el bosque debido a la plasticidad vegetativa, a las respuestas a la competencia y a los daños; sin embargo, la reiteración del modelo arquitectónico básico es evidente en los brotes vegetativos.

El uso potencial de los modelos arquitectónicos está en la investigación de la dinámica forestal y del manejo. ¿Representan las especies de árboles pioneros, las de los claros, y los árboles "clímax" diferentes modelos? ¿Son modelos mutuamente exclusivos las especies tolerantes a la sombra y las no tolerantes? ¿Existen mezclas óptimas de modelos arquitectónicos para la eficiencia fotosintética? ¿Están los estratos del bosque ocupados por árboles con diferentes modelos arquitectónicos? El uso de análisis arquitectónico debe estimular algunas áreas espectaculares de nueva investigación, sobre los árboles y los bosques tropicales.

Debido a que existe un desconocimiento grande acerca de los sistemas radicales de los árboles tropicales (ver Longman y Jenik 1974; Jenik 1978), los modelos arquitectónicos se refieren únicamente al sistema radical, muy someramente. En los bosques Neotropicales, las gambas, y las raíces pivotantes parecen ser mutuamente exclusivas. Los árboles del dosel sin gambas—por ejemplo *Bertholletia excelsa*, *Lecythis costaricensis* (ambos de Lecythidaceae), *Sterculia recordiana* (Sterculiaceae), *Chaunochiton kappleri* (Olacaceae), y *Sacoglottis trichogyna* (Humiriaceae)—tienen un sistema de raíces absorbentes bien desarrollado cerca de la superficie del suelo. Al contrario, los árboles del subdosel sin gambas, con una raíz pivotante grande y cónica, por ejemplo *Naucleopsis naga* (Moraceae) y *Grias fendleri* (Lecythidaceae), no tienen un sistema radical grande de esas raíces superficiales. Los árboles del dosel, de lento crecimiento, tolerantes a la sombra, pueden obtener sus nutrimentos desde el subsuelo y no compiten por aquellos producidos por la descomposición del mantillo. Aún menos se conoce con respecto a los sistemas radicales de los árboles del sotobosque, pero nunca he visto raíces pivotantes en las especies tolerantes a la sombra. Los árboles y arbolitos del sotobosque, de rápido crecimiento, intolerantes a la sombra aparentemente tienen sistemas radicales superficiales.

Janzen (1976b) sugiere que los árboles de tronco hueco pueden tener un carácter adaptativo ya que proveen un sitio de albergue para los murciélagos, cuyo guano puede ser luego usado por las raíces del árbol "hospedero". Hay algunas evidencias que los árboles huecos explotan los recursos nutricionales debajo del tronco hueco (Dickenson y Tanner 1978).

DOMINANCIA Y DIVERSIDAD

La dominancia por especies únicas es más pronunciada en el bosque pluvial de Montano Tropical, en el

Cerro (cuadro 7.14) en donde *Quercus costaricensis* (Fagaceae) tiene un valor de importancia de 41%, precisamente el triple del valor de la segunda especie más importante, *Miconia bipulifera* (Melastomataceae). El único roble de bajura tropical, *Quercus oleoides*, domina el bosque seco tropical sobre los suelos de pómez y cenizas riolíticas, con un valor de importancia de 37% (cuadro 7.2), más de tres y media veces el valor de *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae), la segunda especie en importancia.

Pentaclethra macroloba (Mimosaceae) domina en los bosques vírgenes de La Selva (cuadros 7.9-12) (Hartshorn 1972), con valores de importancia entre 18% y 23%, más del doble de los valores de la segunda especie en importancia, excepto en los pantanos (cuadro 7.10) en donde *Carapa guianensis* (Meliaceae) tiene un valor de importancia de 11%. En el bosque de Paloverde, *Calyco-phyllum candidissium* (Rubiaceae) es casi dos veces tan importante (11%) como la segunda especie (cuadro 7.3).

De los cuatro sitios en donde hay datos adecuados sobre las parcelas, los bosques de Corcovado demuestran la dominancia más débil. Las especies dominantes se encuentran en donde los factores restrictivos del sitio reducen sustancialmente la diversidad de especie (cuadros 7.7 y 7.8; también Janzen 1978c). Está claro (cuadros 7.4 y 7.5) que no hay dominancia en los bosques de las alturas de Corcovado.

La diversidad de especies es mayor en los bosques de la parte alta de Corcovado—sin duda, los bosques más ricos de América Central. La dominancia *Pentaclethra macroloba* reduce grandemente la diversidad alfa de los árboles de los bosques de La Selva, debido a la menor riqueza de especies en los bosques secos. Es de esperar que habrá más datos sobre las parcelas de Monteverde, Corcovado, Santa Rosa que permitan un análisis más detallado sobre los patrones de diversidad de especies en los árboles costarricenses analizando la gran cantidad de datos sobre la diversidad de especies de árboles y la fertilidad del suelo. Este patrón de una menor diversidad de especies en los suelos más fértiles parece igualmente válido dentro de cada sitio (v.g., Corcovado) y entre cada uno de los sitios ya la vez que es característico de los bosques de Amazonia. Aún los bosques ricos en especies de Corcovado (100 a 120 especies/ha)* son pobres, comparados con los del Amazonas, en donde hay 150-200 especies mayores de 10 cm de diámetro por hectárea.

SUCESION Y DINAMICA DEL BOSQUE

Varios trabajos que resumen los aspectos importantes de los bosques secundarios de sucesión Neotropicales han aparecido en un suplemento de *Biotropica* (Ewel 1980), de modo que sería presuntuoso tratar aquí este tema

* N. del E. Recientemente se han registrado en Corcovado áreas con hasta 145 spp/ha.

tan amplio. Se le ha puesto menos atención a los procesos avanzados de sucesión y de dinámica en los bosques secundarios y maduros. En el mismo suplemento de *Biotropica*, revisé la situación actual de la dinámica de los bosques Neotropicales (Hartshorn 1980).

Basado en mis viajes a muchos bosques de América tropical, creo que La Selva está al final del ámbito de la dinámica de los bosques Neotropicales; o sea que la caída de los árboles es mucho más frecuente en La Selva que en ningún otro bosque maduro que he visitado en América tropical. Esto obviamente excluye los bosques de sucesión, producto de los huracanes, como los de palmeras *Euterpe* sobre las cimas de barlovento en Puerto Rico. En Corcovado, la caída de los árboles no parece ser tan prevalente como en la La Selva. En los bosques más secos (v.g., Paloverde, Santa Rosa) y en los bosques de mediana altura (v.g., Monteverde) no parece tan dinámica como en La Selva; sin embargo, será necesario hacer estudios más amplios para determinar si los claros son de menor importancia para la regeneración de especies en otros lugares que en La Selva.

Los procesos de dinámica forestal en la Amazonia Occidental (el este de Brasil, el norte de Bolivia, el este de Perú y Ecuador, y el sur de Colombia) aparentemente son similares a aquellos que se cree son importantes en los bosques de Costa Rica (ver Hartshorn 1978, 1980). Sin embargo, en la Amazonia Central y el noreste, sobre suelos mucho más pobres, la dinámica de la fase de los claros es mucho más diferente. Cerca de San Carlos de Río Negro, Venezuela, sobre suelos arenosos blancos noté que muchos árboles se mueren mientras aún permanecen en pie y no han sido volcados o que no se les han quebrado las copas. El desgaste gradual de las ramas secas de las copas, seguido de la caída de un tronco sin ramas no abre un claro sustancial en el dosel, ni tampoco causa una mortalidad grande de los árboles vecinos. Un claro pequeño de una sola copa se llena por la competencia de los árboles vecinos que sobreviven la muerte de un árbol del dosel. Este tipo de regeneración de los rodales sugiere que la mayoría de las especies de árboles son tolerantes a la sombra, que es algo diferente de la cantidad de especies intolerantes a la sombra en el bosque de La Selva. Una mayor proporción de árboles de especies del dosel tolerantes a la sombra indicaría una dinámica forestal más determinística que la que ocurre en la mayoría de los bosques estocásticos de América Central y de Amazonia Occidental.

Allen, P. H. 1956. *The rain forests of Golfo Dulce*. Gainesville: University of Florida Press.

Anderson, R., and Mori, S. 1967. A preliminary investigation of *Raphia* palm swamps, Puerto Viejo, Costa Rica. *Turrialba* 17:221-24.

Baker, H. G. 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24:177-91.

Baur, G. N. 1968. *The ecological basis of rainforest management*. Sydney: Forest Commission of New South Wales, Australia.

Bawa, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28:85-92.

Bawa, K. S., and Opler, P. A. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29:167-79.

Beard, J. S. 1945. *The natural vegetation of Trinidad*. Oxford Forest Memoir no. 20. Oxford: Oxford University Press.

Black, H. L., and Harper, K. T. 1979. The adaptive value of buttresses to tropical trees: Additional hypotheses. *Biotropica* 11:240.

Boza, M. A., and Bonilla, A. 1978. Los parques nacionales de Costa Rica. Madrid: INCAFO.

Brieger, F. G. 1969. Patterns of evolutionary and geographical distribution in Neotropical orchids. *Biol. J. Linn. Soc.* 1:197-217.

Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15:40-42.

Bullock, S. H., and Primack, R. B. 1977. Comparative experimental study of seed dispersal on animals. *Ecology* 58:681-86.

Burger, W., ed. 1971. Flora costaricensis. *Fieldiana, Bot.* 35:1-227.

———, ed. 1977. Flora costaricensis. *Fieldiana, Bot.* 40:291.

Cain, S. A.; Oliveira Castro, G. M. de; Murça Pires, J.; and Tomas de Silva, N. 1956. Application of some phytosociological techniques to Brazilian rain forest. *Am. J. Bot.* 43:911-41.

Cant, J. G. H. 1979. Dispersal of *Stemmadenia donnell-smithii* by birds and monkeys. *Biotropica* 11:122.

Corner, E. J. H. 1940. *Wayside trees of Malaya*. 2 vols. Singapore: Government Printing Office.

Croat, T. B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* 7:270-77.

Cruden, R. W.; Kinsman, S.; Stockhouse, R. E., II; and Linhart, Y. B. 1976. Pollination, fecundity, and the distribution of moth-flowered plants. *Biotropica* 8:204-10.

Daubenmire, R. 1972. Ecology of *Hyparrhenia rufa* (Nees) in derived savanna in north-western Costa Rica. *J. Appl. Ecol.* 9:11-23.

Davis, T. A. W., and Richards, P. W. 1933. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: An ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part I. *J. Ecol.* 21:350-84.

———. 1934. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: An ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part 2. *J. Ecol.* 22:106-155.

Dean, J. M., and Smith, A. P. 1978. Behavioral and morphological adaptations of a tropical plant to high rainfall. *Biotropica* 10:152-54.

DeFillips, R. 1969. Parasitism in *Ximena*. *Rhodora* 71:439-43.

Dickinson, T. A., and Tanner, E. V. J. 1978. Exploitation of hollow trunks by tropical trees. *Biotropica* 10:231-33.

- Edmisten, J. 1970. Preliminary studies of the nitrogen budget of a tropical rain forest. In *A tropical rain forest*, ed. H. T. Odum and R. F. Pigeon, chap. H-211-215. Washington, D.C.: USAEC.
- Essig, F. B. 1971. Observations on pollination in *Bactris*. *Principes* 15:20-24.
- Ewel, J. 1980. Special issue on tropical succession. *Biotropica* 12 (suppl.):1.
- Fedorov, A. A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. *J. Ecol.* 54:1-11.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monogr.* 46:257-91.
- Foreman, R. T. T. 1975. Canopy lichens with blue-green algae: A nitrogen source in a Colombian rain forest. *Ecology* 56:1176-84.
- Foster, R. B. 1973. Seasonality of fruit production and seed fall in a tropical forest ecosystem in Panama. Ph.D. diss., Duke University.
- . 1977. *Tachigalia versicolor* is a suicidal Neotropical tree. *Nature* 268:624-26.
- Frankie, G. W.; Baker, H. G.; and Opler, P. A. 1974a. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881-919.
- . 1974b. Tropical plant phenology: Applications for studies in community ecology. In *Phenology and seasonality modeling*, ed. H. Lieth, pp. 287-96. New York: Springer-Verlag.
- Frankie, G. W.; Opler, P. A.; and Bawa, K. S. 1976. Foraging behaviour of solitary bees: Implications for outcrossing of a Neotropical forest tree species. *J. Ecol.* 64:1049-57.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6:64-68.
- . 1976. Bignoniaceae of southern Central America: Distribution and ecological specificity. *Biotropica* 8:117-31.
- . 1978. Anti-pollinators for mass-flowering plants? *Biotropica* 10(1):68-69.
- Gilbert, L. E., and Raven, P. H., eds. 1975. *Coevolution of animals and plants*. Austin: University of Texas Press.
- Givnish, T. J. 1978. On the adaptive significance of compound leaves, with particular reference to tropical trees. In *Tropical trees as living systems*, ed. P. B. Tomlinson and M. H. Zimmermann, pp. 351-80. London: Cambridge University Press.
- Givnish, T. J., and Vermeij, G. J. 1976. Sizes and shapes of liane leaves. *Am. Nat.* 110:743-78.
- Golley, F. B. 1975. Productivity and mineral cycling in tropical forests. In *Productivity of world ecosystems*, pp. 106-15. Washington, D.C.: NAS.
- Golley, F. B.; McGinnis, J. T.; Clements, R. G.; Child, G. I.; Duever, M. J.; plus Duke, J.; Ewel, J.; and Gist, C. 1975. *Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem*. Athens: University of Georgia Press.
- Gottsberger, G. 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaita, Amazonia. *Biotropica* 10:170-83.
- Greig-Smith, P. 1952. Ecological observations on degraded and secondary forest in Trinidad, British West Indies. I. General features of the vegetation. *J. Ecol.* 40:283-315.
- Grubb, P. J.; Lloyd, J. R.; Pennington, T. D.; and Whitmore, T. C. 1963. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. 1. The forest structure, physiognomy and floristics. *J. Ecol.* 51:567-601.
- Grubb, P. J., and Whitmore, T. C. 1966. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. 2. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. *J. Ecol.* 54:303-33.
- Hallé, F., and Oldeman, R. A. A. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris: Masson.
- Hallé, F.; Oldeman, R. A. A.; and Tomlinson, P. B. 1978. *Tropical trees and forests: An architectural analysis*. New York: Springer-Verlag.
- Harcombe, P. A. 1973. Nutrient cycling in secondary plant succession in a humid tropical forest region (Turrialba, Costa Rica). Ph.D. diss., Yale University.
- Harris, S. A.; Neumann, A. M.; and Stouse, P. A., Jr. 1971. The major soil zones of Costa Rica. *Soil Sci.* 122:439-47.
- Hartshorn, G. S. 1972. The ecological life history and population dynamics of *Pentaclethra macroloba*, a tropical wet forest dominant and *Stryphnodendron excelsum*, an occasional associate. Ph.D. diss., University of Washington.
- . 1977. *Criterios para la clasificación de bosques y la determinación del uso potencial de tierras en Paraguay*. Informe técnico 8. Asunción: FAO/FO:DP/PAR/72/001.
- . 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In *Tropical trees as living systems*, ed. P. B. Tomlinson and M. H. Zimmermann, pp. 617-38. London: Cambridge University Press.
- . 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (suppl.):23-30.
- Hazen, W. E. 1966. Analysis of spatial pattern in epiphytes. *Ecology* 47:634-35.
- Heithaus, E. R. 1979. Community structure of Neotropical flower visiting bees and wasps: Diversity and phenology. *Ecology* 60:190-202.
- Henwood, K. 1973. A structural model of forces in buttressed tropical rain forest trees. *Biotropica* 5:83-93.
- Herrera, R.; Jordan, C. F.; Klinge, H.; and Medina, E. 1978. Amazon ecosystems: Their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. *Inter-ciencia* 3:223-31.
- Herwitz, S. 1979. The regeneration of selected tropical wet forest tree species in Corcovado National Park, Costa Rica. M.A. thesis, University of California, Berkeley.

- Higgins, M. L. 1979. Intensity of seed predation on *Brosimum utile* by mealy parrots (*Amazona farinosa*) *Biotropica* 11:80.
- Holdridge, L. R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 367–68.
- . 1967. *Life zone ecology*. Rev. ed. San José: Tropical Science Center.
- Holdridge, L. R.; Grenke, W. C.; Hatheway, W. H.; Liang, T.; and Tosi, J. A., Jr. 1971. *Forest environments in tropical life zones: A pilot study*. Pergamon Press.
- Horn, H. S. 1971. *The adaptive geometry of trees*. Princeton: Princeton University Press.
- Howe, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology* 58:539–50.
- Howe, H. F., and Primack, R. B. 1975. Differential seed dispersal by birds of the tree *Casearia nitida* (Flacourtiaceae). *Biotropica* 7:278–83.
- Howe, H. F., and Vande Kerckhove, G. S. 1979. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology* 60:180–89.
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299–1309.
- Huston, M. 1980. Soil nutrients and community structure in Costa Rican forests. *J. Biogeogr.* 7:147–57.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21:620–37.
- . 1968. Reproductive behavior in the Passifloraceae and some of its pollinators in Central America. *Behaviour* 32:33–48.
- . 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23:1–27.
- . 1970a. *Jacquinia pungens*, a heliophile from the understory of tropical deciduous forest. *Biotropica* 2:112–19.
- . 1970b. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104:501–28.
- . 1971a. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171:203–5.
- . 1971b. Escape of *Cassia grandis* L. beans from predators in time and space. *Ecology* 52:964–79.
- . 1971c. The fate of *Scheelea rostrata* fruits beneath the parent tree: Predisersal attack by bruchids. *Principes* 15:89–101.
- . 1971d. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2:465–92.
- . 1971e. Escape of juvenile *Dioclea megacarpa* (Leguminosae) vines from predators in a deciduous tropical forest. *Am. Nat.* 105:97–112.
- . 1972. Escape in space by *Sterculia apetala* seeds from the bug *Dysdercus fasciatus* in a Costa Rican deciduous forest. *Ecology* 53:350–61.
- . 1973. Rate of regeneration after a tropical high elevation fire. *Biotropica* 5:117–22.
- . 1974. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6:69–103.
- . 1975a. Intra- and interhabitat variations in *Guzuma ulmifolia* (Sterculiaceae) seed predation by *Amblycerus cistelinus* (Bruchidae) in Costa Rica. *Ecology* 56:1009–13.
- . 1975b. Behavior of *Hymenaea courbaril* when its predisersal seed predator is absent. *Science* 189: 145–47.
- . 1976a. Why bamboos wait so long to flower. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7:347–91.
- . 1976b. Why tropical trees have rotten cores. *Biotropica* 8:110.
- . 1978a. The size of a local peak in a seed shadow. *Biotropica* 10:78.
- . 1978b. A bat-generated fig seed shadow in rainforest. *Biotropica* 10:121.
- . 1978c. Description of a *Pterocarpus officinalis* (Leguminosae) monoculture in Corcovado National Park, Costa Rica. *Brenesia* 14–15:305–9.
- . 1979. How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:13–51.
- Janzen, D. H.; Miller, G. A.; Hackforth-Jones, J.; Pond, C. M.; Hooper, K.; and Janos, D. P. 1976. Two Costa Rican bat-generated seed shadows in *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology* 57:1068–75.
- Janzen, D. H., and Wilson, D. E. 1974. The cost of being dormant in the tropics. *Biotropica* 6:260–62.
- . 1977. Natural history of seed predation by *Rossella sickingiae* Whitehead (Curculionidae) on *Sickingia maxonii* (Rubiaceae) in Costa Rican rainforest. *Coleopt. Bull.* 31:19–23.
- Jeník, J. 1978. Roots and root systems in tropical trees: Morphologic and ecologic aspects. In *Tropical trees as living systems*, ed. P. B. Tomlinson and M. H. Zimmermann, pp. 323–49. London: Cambridge University Press.
- Johnson, D.; Cole, D. W.; and Gessel, S. P. 1975. Processes of nutrient transfer in a tropical rain forest. *Biotropica* 7:208–15.
- Jordan, C. F., and Kline, J. R. 1972. Mineral cycling: Some basic concepts and their application in a tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3:33–50.
- Kira, T., and Ogawa, H. 1971. Assessment of primary production in tropical and equatorial forests. *Proc. UNESCO Brussels Symp.*, pp. 309–21.
- Klinge, H.; Rodrigues, W. A.; Brunig, E.; and Fitthau, E. J. 1975. Biomass and structure in a central Amazonian rain forest. In *Tropical ecological systems: Trends in terrestrial and aquatic research*, ed. F. B. Golley and E. Medina, pp. 115–22. New York: Springer-Verlag.
- Krebs, J. E. 1975. A comparison of soils under agriculture and forests in San Carlos, Costa Rica. In *Tropical ecological systems: Trends in terrestrial and aquatic research*, ed. F. B. Golley and E. Medina, pp. 381–90. New York: Springer-Verlag.

- Lawton, R., and Dryer, V. 1980. The vegetation of the Monteverde Cloud Forest Reserve. *Brenesia* 18: 101-16.
- Lee, D. W.; Lowry, J. B.; and Stone, B. C. 1979. Abaxial anthocyanin layer in leaves of tropical rain forest plants: Enhancer of light capture in deep shade. *Biotropica* 11:70-77.
- Lewis, B. E. 1982. Land-use and conservation on the Osa Peninsula, Costa Rica. Ph.D. diss., University of California, Berkeley.
- Linhart, Y. B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. *Am. Nat.* 107:511-23.
- Longman, K. A., and Jenik, J. 1974. *Tropical forest and its environment*. London: Longman.
- McCull, J. G. 1970. Properties of some natural waters in a tropical wet forest of Costa Rica. *Bioscience* 20:1096-1100.
- McDiarmid, R. W.; Ricklefs R. E.; and Foster, M. S. 1977. Dispersal of *Stemmadenia donnell-smithii* (Apocynaceae) by birds. *Biotropica* 9:9-25.
- Montoya Maquín, J. M. 1966. Notas fitogeográficas sobre el *Quercus oleoides* Cham. y Schlecht. *Turrialba* 16:57-66.
- Mooney, H. A.; Björkman, O.; Hall, A. E.; Medina, E.; and Tomlinson, P. B. 1980. The study of the physiological ecology of tropical plants—current status and needs. *Bioscience* 30:22-26.
- Mori, S. A., and Kallunki, J. A. 1976. Phenology and floral biology of *Gustavia superba* (Lecythidaceae) in central Panama. *Biotropica* 8:184-92.
- Morrison, D. W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59:716-23.
- Odum, H. T., and Pigeon, R. F., eds. 1970. *A tropical rain forest: A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*. Washington, D.C.: U.S. Atomic Energy Commission.
- Oersted, A. S. 1871. *L'Amérique centrale, recherches sur sa flore et sa géographie physique: Résultats d'un voyage dans les Etats de Costa Rica et de Nicaragua, exécuté pendant les années 1846-1848*. Copenhagen.
- Opler, P. A.; Baker, H. G.; and Frankie, G. W. 1975. Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica* 7:234-47.
- Opler, P. A.; Frankie, G. W.; and Baker, H. G. 1976. Rainfall as a factor in the synchronization, release, and timing of anthesis by tropical trees and shrubs. *J. Biogeogr.* 3:231-36.
- Perry, D. R. 1978. Factors influencing arboreal epiphytic phytosociology in Central America. *Biotropica* 10: 235-37.
- Petriceks, J. 1956. Plan de ordenación del bosque de la Finca "La Selva." M. Agr. thesis, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Turrialba.
- Pittier, H. 1957. *Ensayo sobre plantas usuales de Costa Rica*. 2d ed. San José: University of Costa Rica. Originally published 1908.
- Pool, D. J.; Snedaker, S. C.; and Lugo, A. E. 1977. Structure of mangrove forests in Florida, Puerto Rico, Mexico and Costa Rica. *Biotropica* 9:195-212.
- Rabinowitz, D. 1978. Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica* 10:47-57.
- Richards, P. W. 1952. *The tropical rainforest: An ecological study*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rodin, L. E., and Bazilevich, N. I. 1967. *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Edinburgh: Oliver and Boyd.
- Rodin, L. E.; Bazilevich, N. I.; and Rozov, N. N. 1975. Productivity of the world's main ecosystems. In *Productivity of world ecosystems*, pp. 13-26, Washington, D.C.: NAS.
- Sawyer, J. O.; and Lindsey, A. A. 1971. Vegetation of the life zones of Costa Rica. *Indiana Acad. Sci. Monogr.* no. 2.
- Schimper, A. R. W. 1903. *Plant geography upon a physiological basis*. Oxford: Clarendon Press.
- Silander, J. A., Jr. 1978. Density-dependent control of reproductive success in *Cassia biflora*. *Biotropica* 10: 292-96.
- Smith, A. P. 1972. Buttressing of tropical trees: A descriptive model and new hypotheses. *Am. Nat.* 106:32-46.
- . 1979. Buttressing of tropical trees in relation to bark thickness in Dominica, B.W.I. *Biotropica* 11: 159-60.
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a Neotropical forest. *Am. Nat.* 104:25-35.
- Spruce, R. 1908. *Notes of a botanist on the Amazon and Andes*. 2 vols. London.
- Standley, P. C. 1937-38. *Flora of Costa Rica*. Chicago: Field Museum of Natural History.
- Stiles, F. G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10:194-210.
- Strong, D. R., Jr.; and Ray, T. S., Jr. 1975. Host tree location behavior of a tropical vine *Monstera gigantea* by skototropism. *Science* 190:804-6.
- Sugden, A. M., and Robins, R. J. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests. I. The distribution of the epiphytic flora. *Biotropica* 11:173-88.
- Tasaico, H. 1959. La fisionomía de las hojas de árboles en algunas formaciones tropicales. M. Agr. thesis, IICA, Turrialba.
- Toledo, V. M. 1977. Pollination of some rain forest plants by non-hovering birds in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 9:262-67.
- Tosi, J. A., Jr. 1969. *Mapa ecológico, República de Costa Rica: Según la clasificación de zonas de vida del mundo de L. R. Holdridge*. San José: Centro Científico Tropical.
- . 1973. *The Corcovado basin on the Peninsula de Osa*. San José: Tropical Science Center.

———. 1976. *La zonificación ecológica preliminar de la región de Darién en la República de Colombia*. San José: Centro Científico Tropical.

Uhl, N. W., and Moore, H. E., Jr. 1977. Correlations of inflorescence, flower structure, and floral anatomy with pollination in some palms. *Biotropica* 9:170-90.

Vasquez-Yanes, C.; Orozco, A.; Francois, G.; and Trejo, L. 1975. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 7:73-76.

Vaughan, C. 1979. Plan maestro para el manejo y desarrollo del Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica. M.S. thesis, CATIE, Turrialba.

Wagner, M., and Scherzer, C. 1856. *La República de Costa Rica en Centro America* (1974 transl.) Vol. 1. San José: Ministera de Cultura, Juventud y Deportes.

Walter, H. 1973. *Vegetation of the earth in relation to climate and the ecophysiological conditions*. New York: Springer-Verlag.

Weber, H. 1959. Los páramos de Costa Rica y su concatenación fitogeográfica con los Andes Suramericanos. San José: Instituto Geografico.

Went, F. W., and Stark, N. 1968. Mycorrhiza. *Bioscience* 18:1035-39.

Wercklé, C. 1909. La subregion fitogeográfica costarricense. San José: Sociedad Nacional de Agronomía.

Werth, C. R.; Baird, W. V.; and Musselman, L. J. 1979. Root parasitism in *Schoepfia* Schreb. (Olacaceae). *Biotropica* 11:140-43.

Whitmore, T. C., and Burnham, C. P. 1975. *Tropical rain forests of the Far East*. London: Oxford University Press.

U = sotobosque
 T = árbol pequeño (de 10 cm de diámetro a la altura de pecho ó 5 m de alto)

2. Abundancia de individuos maduros
 c = común (de 10/ha)
 f = frecuente (1-10/ha)
 o = ocasional (0,1-1/ha)
 r = raro (0,1-0,1/ha o entre 1/10 ha y 1/100 ha)
 v = muy raro (0,01/ha o 1/100 ha)
3. Hábitats
 R = ripario (a lo largo de las quebradas y ríos)
 A = aluvional (inundable pero con buen drenaje)
 W = pantano (inundable pero de drenaje pobre)
 P = mesetas o tierras planas (pendientes 5%, drenaje moderado)
 L = pendientes (5%, buen drenaje)
 I = cimas (bien drenadas a excesivamente drenadas)
 O = campo abierto, áreas cultivadas, potreros, etc.
 G = bosques secundarios.

La información se presenta en la lista como una clave en tres partes: la categoría 1 por una letra mayúscula, la categoría 2 por una minúscula y la categoría 3 por una o más letras mayúsculas. Por ejemplo, *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae) tiene la clave de CcWLI, que significa son individuos maduros (1) son árboles del dosel, (2) son comunes, y (3) viven en pantanos, y sobre pendientes y cimas. En algunos casos no estamos seguros sobre la abundancia o sobre la preferencia de hábitats de una especie; de modo que, simplemente, dejamos sin anotarestas partes de la clave.

Debemos destacar el hecho de que la lista no está completa para ningún sitio en particular. Un sitio como La Selva se conoce mucho mejor florísticamente que el de Corcovado o Monteverde. Estas diferencias son más evidentes cuando uno ve las listas de las familias con gran cantidad de especies de árboles pequeños y plántulas, tal como Rubiaceae, Piperaceae, o Melastomataceae.

La extensión superficial y la diversidad de los hábitats también afectan la riqueza de especies en un sitio determinado: La Selva es pequeña pero los árboles son bastante conocidos; aunque Corcovado es enorme y debería tener por lo menos unas 500 especies de árboles. En Monteverde, hay tres zonas de vida y también debería tener unas 500 especies de árboles; Las Cruces es muy pequeño y no muy bien conocido. Debe ser evidente que no es válido usar los datos de inventario en nuestras listas para hacer comparaciones detalladas de la flora arbórea en cada uno de los sitios. Damos las gracias a Luis Diego Gómez por facilitarnos su comprensiva lista de helechos arborescentes en los siete sitios. También le damos las gracias a Valerie Dryer y a Bill Haber por su gran ayuda con respecto a los árboles de Monteverde. Finalmente, recibiríamos de muy buen grado las críticas y adiciones a esta lista.

LISTA DE ESPECIES ARBORESCENTES

G. S. Harshorn y L. J. Poveda

Aquí tratamos de proveer una lista más o menos actualizada de las especies de árboles que se conocen de los principales sitios descritos en la sección anterior. En lugar de limitar nuestros esfuerzos a una simple lista, hemos incorporado información sobre la estatura del dosel y la abundancia de individuos maduros, además de los hábitats principales en donde existen las especies. Estas tres categorías y sus clases son:

1. La posición fisionómica típica alcanzada por individuos maduros.
 C = dosel (o emergente)
 S = subdosel

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
Acanthaceae							
<i>Aphelandra deppeana</i> Schlecht. & Cham.	TfPL			TfA	TvO		
<i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.			CoA	CfA			
<i>Justicia aurea</i> Schlecht.				TrAG	ToLG		
<i>Razisea spicata</i> Oerst.				ToPL	TePLG		
Actinidiaceae							
<i>Saurauia veraguasensis</i> Seem.					UFLIO		
Anacardiaceae							
<i>Anacardium excelsum</i> (Bert. & Balb.) Skeels		CfRA	CfRA				
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	CfL	CfPLI	CrLI				
<i>Mauria heterophylla</i> HBK.					SoOGI		
<i>Spondias mombin</i> L.	CfPLO	CfPLO	CfA	CrA			
<i>Spondias purpurea</i> L.	UoPLO	UoPLOAP	UrO				
<i>Spondias radlkoferi</i> Donn. Smith		CfRA		CoA			
<i>Spondias</i> sp.			CrI				
<i>Tapirira brenesii</i> Standl.			SrR		CoPL		
Annonaceae							
<i>Anaxagorea crassipetala</i> Hemsl.			UfPL	UfPLI			
<i>Anaxagorea phaeocarpa</i> Mart.				UfLI			
<i>Annona holosericea</i> Safford		UrA	SrPLI				
<i>Annona purpurea</i> Moc. & Sessé	SoPL	SfPL					
<i>Annona reticulata</i> L.	SoPL	SoPL					
<i>Annona</i> sp.				UoLI			
<i>Crematospermum</i> sp.			SrL				
<i>Cymbopetalum costaricense</i> (Donn. Smith) Fries			UrA	UrA			
<i>Cymbopetalum</i> sp.				TrAPL			
<i>Desmopsis bibracteata</i> (Rob.) Safford	TrA				UoP		
<i>Desmopsis maxonii</i> Safford				UrAWP			
<i>Desmopsis microcarpa</i> Fries					UoL		
<i>Guatteria aeruginosa</i> Standl.				SoPL			
<i>Guatteria amplifolia</i> Triana & Planch.			UrPL				
<i>Guatteria consanguinea</i> Klotzsch.					SoWPL		
<i>Guatteria costaricensis</i> Fries					UoO		
<i>Guatteria inuncta</i> Fries				UfPL			
<i>Guatteria tonduzii</i> Diels						UoOL	
<i>Guatteria verrucosa</i> Fries					ToLP		
<i>Rollinia microsepala</i> Standl.			CoAL	CoAP; fG			
<i>Sapranthus campechianus</i> (HBK.) Standl.				UoAW			
<i>Sapranthus palanga</i> Fries	SoPL	SoPL		SrAPL			
<i>Unonopsis pittieri</i> Safford							
<i>Xylopiya sericophylla</i> Standl. & L. Wms.			CrLI	CrPL			

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
Apocynaceae							
<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Muell. Arg.			CfPL	CvP			
<i>Aspidosperma myrsiticifolium</i> (Markgr.) Woodson			CvLI				
<i>Lacmellea panamensis</i> (Woods.) Markgr.			CrPL	CoPL			
<i>Plumeria rubra</i> L. var. <i>acutifolia</i> (Ait.) Woods.	SoPLI	SoLI					
<i>Rauvolfia purpurascens</i> Standl.				SoPL			
<i>Stemmadenia alfari</i> (Donn. Sm.) Woodson					ToL		
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson			UoA	SoAP			
<i>Stemmadenia glabra</i> Benth.					UvPLOG		
<i>Stemmadenia macrantha</i> Standl.				TvP			
<i>Stemmadenia obovata</i> (Hook. & Arn.) Schum.	UoPL	UfPLRO					
<i>Tabernaemontana arborea</i> Rose				CrP			
<i>Tabernaemontana chrysocarpa</i> Blake	ToPR						
<i>Tabernaemontana</i> sp. (Dryer 1349)					S		
<i>Thevetia ovata</i> (Cav.) A. DC.	ToPL	TfPL					
Aquifoliaceae							
<i>Ilex lamprophylla</i> Standl.					SoPL		
<i>Ilex skutchii</i> Edwin				CrPL			
<i>Ilex vulcanicola</i> Standl.					SrP		
Araliaceae							
<i>Dendropanax albertii-smithii</i> Nevl.					SrLI		
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Dcne. & Planch.			SoPL	SfPL	SoPLI	SoPL	
<i>Dendropanax gonatopodus</i> (D. Sm.) A. C. Smith					SoPL	SoPL	
<i>Dendropanax praestans</i> Standl.					SrI		
<i>Dendropanax stenodontus</i> (Standl.) A. C. Smith				UrR			
<i>Didymopanax pittieri</i> March.					CfLI		CfLI
<i>Oreopanax nubigenum</i> Standl.					SoLI		
<i>Oreopanax oerstedianum</i> March.					UoPL		UoPL
<i>Oreopanax xalapensis</i> (HBK.) Dcne. & Pkanch.					CoLI	SrPL	
<i>Sciadodendron excelsum</i> Griseb.	CoL	SrLI					
Betulaceae							
<i>Alnus acuminata</i> HBK.					SrRG		CcLIG

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
Bignoniaceae							
<i>Crescentia alata</i> HBK.	CfWO						
<i>Enallagma latifolia</i> (Mill.) Small	UoA		UfA				
<i>Enallagma</i> sp. (Dryer #1160)					UvPL		
<i>Godmania aesculifolia</i> (HBK.) Standl.	SoLI	SoPI					
<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D. Don			CrPL	CvL			
<i>Parmentiera valerii</i> Standl.			UoA				
<i>Tabebuia guayacana</i> (Seem.) Hemsl.			CrL	CrL			
<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart.) Standl.	CoP	CfPL					
<i>Tabebuia ochracea</i> (Cham.) Standl.	CfPL	CfPL					
<i>Tabebuia rosea</i> (Vertol.) DC.	CfPL	CfAPL	CrW	CrW		CrPL	
Bixaceae							
<i>Bixa orellana</i> L.	UoOG	UoO					
Bombacaceae							
<i>Bombacopsis quinatum</i> (Jacq.) Dugand	CfPL	CfPL					
<i>Ceiba aesculifolia</i> (HBK.) Britt. & Baker	CvA						
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	CrAL	CoAP	CoA	CrAL		CoL	
<i>Huberodendron patinoi</i>			CvPLI				
<i>Ochroma lagopus</i> Swartz	CoAP		CfA; cG	CoWA		CoL	
<i>Pachira aquatica</i> Aubl.			CoAW	CrWA			
<i>Pseudobombax septenatum</i> (Jacq.) Dugand	CfPL	CfPL	CvW; fi				
<i>Quararibea asterolepis</i> Pittier			CfWA				
<i>Quararibea bracteolosa</i> (Ducke) Cuatr.				SfPL			
<i>Quararibea</i> sp.				UvR			
<i>Quararibea parvifolia</i> Standl.				TvR			
<i>Quararibea platyphylla</i> Pitt. & D. Sm.					SoLPG		
Boraginaceae							
<i>Bourreria costaricensis</i> (Standl.) A. Gentry					CoP		
<i>Bourreria quirosii</i> Standl.	SrPL	CvL					
<i>Cordia alliodora</i> (R. & P.) Oken	SfPL	SoPL		CcA			
<i>Cordia bicolor</i> DC.			SoPL	CoPL			
<i>Cordia collococca</i> L.		SrPL; cOG					
<i>Cordia cymosa</i> (D. Sm.) Standl.					SoPLG	SoPL	
<i>Cordia dwyeri</i> Nowicke			SoPL	SoPL			
<i>Cordia gerascanthus</i> L.	SfPL	SfPL	CrA				
<i>Cordia lucidula</i> I. M. Johnston				SrPL			
<i>Cordia nitida</i> Vahl.				ToPL			
<i>Cordia panamensis</i> Riley	UfPL	UoPL					
<i>Ehretia austin-smithii</i> Standl.					SoPO		

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Tournefortia glabra</i> L.			ToLO		ToPLG		
<i>Tournefortia ramonensis</i> Standl.					TrO		
Brunelliaceae							
<i>Brunellia costaricensis</i> Standl.					SoIL		ScPL
<i>Brunellia standleyana</i> Cuatr.						SfPLR	
Burseraceae							
<i>Bursera graveolens</i> (HBK.) Triana	TrI	SrI					
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	CfLI	CfPLI	CrA; fl	CrA			
<i>Bursera permollis</i> Standl. & Steyerm.	Ufl	Ufl					
<i>Bursera tomentosa</i> (Jacq.) Triana & Planch.	SoPL						
<i>Protium costaricense</i> (Rose) Engler					UrPL		
<i>Protium glabrum</i> (Rose) Engler					SrPL		
<i>Protium panamense</i> (Rose) I. M. Johnston			SoAPL		SfPL		
<i>Protium pittieri</i> (Rose) Engler			SoPL		SfPL		
<i>Protium</i> sp.					UrAR		
<i>Protium</i> sp.					CoLI		
<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) O. Kuntze			SfPL				
<i>Tetragastris tomentosa</i> D. M. Porter					CrLI		
<i>Trattinnickia aspera</i> (Standl.) Swart.			CrAL				
Cactaceae							
<i>Lemaireocereus aragonii</i> (Weber) Britt. & Rose	UoLI	UoI					
Caesalpiniaceae							
<i>Ateleia herbert-smithii</i> Pittier	ScP						
<i>Bauhinia unguolata</i> L.	UfPLO						
<i>Caesalpinia coriaria</i> (Jacq.) Willd.	SfR; rP						
<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth.		CfPL					
<i>Caesalpinia exostemma</i> DC.	TrR						
<i>Cassia emarginata</i> L.	ToPL	TrPL					
<i>Cassia fruticosa</i> Mill.			UoA	UoAP			
<i>Cassia grandis</i> Lf.	CoL	CrAP	CvL				
<i>Cassia papillosa</i> (B. & R.) Standl.	UrRPL	UoRPL					
<i>Cassia reticulata</i> Willd.			UfRAO			UrO	
<i>Copaifea aromatica</i> Dwyer			CoL				
<i>Cynometra hemitomophylla</i> (D. Sm.) Britt. & Rose			CoL				
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Steud.			CoPL				

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Haematoxylon brasiletto</i> Karst.	SoAI	SrI					
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	CfPL		CrPL				
<i>Macrobium costaricense</i> W. Burger				SoL			
<i>Mora oleifera</i> (Triana) Ducke			CcRA				
<i>Parkinsonia aculeata</i> L.		CcA					
<i>Peltogyne purpurea</i> Pittier			CrL				
<i>Schizolobium parahybum</i> (Vell.) Blake			CoG				
<i>Sclerobium</i> sp.				CrL			
<i>Swartzia cubensis</i> (Britt. & Wils.) Standl.	UrI			CrPL			
<i>Swartzia simplex</i> (Swartz) Spreng.			UrPL	UfPL			
<i>Tachigalia versicolor</i> Standl. & L. Wms.			CoPLI				
Capparidaceae							
<i>Capparis baducca</i> L.		TrG					
<i>Capparis indica</i> (L.) Fawc. & Rendle	UoAP	UoA	UfA				
<i>Capparis odoratissima</i> Jacq.	UoAW	UfAW					
<i>Capparis pittieri</i> Standl.				UfPL			
<i>Capparis pseudocacao</i> Schum.					SrP		
<i>Crataeva tapia</i> L.	UoA	UoA	SoW	SfR			
<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm.	CoA						
<i>Morisonia americana</i> L.	TrRA						
Caprifoliaceae							
<i>Sambucus mexicana</i> Presl.					UoR		
<i>Viburnum costaricanum</i> (Oersted.) Hemsl.					UfIG		
Caricaceae							
<i>Jacaratia dolichaula</i> (D. Sm.) I. M. Johnston			UoL	UoPL			
<i>Jacaratia costaricensis</i> I. M. Johnston			SrAL	CvAPL			
Caryocaraceae							
<i>Anthodiscus</i> sp.			CrPL				
<i>Caryocar costaricense</i> Donn. Smith			CfAPLI				
Celastraceae							
<i>Alzatea verticellata</i> R. & P.					CrL		
<i>Crossopetalum tonduzii</i> (Loes) Lundell					SrL		
<i>Cuervea kappleriana</i> (Miq.) A. C. Smith		UrP					
<i>Euonymus costaricensis</i> Standl.					TrP		
<i>Maytenus woodsonii</i> Lundell							TrLI
<i>Maytenus</i> sp. (Hartshorn 1470)					SoLO		
<i>Maytenus</i> sp. (Dryer #1125)					CoPLG		
<i>Perrottetia longistylis</i> Rose					SrPL	CoL	
<i>Zinowiewia integerrima</i> Turcz.					CoPL		

PLANTAS

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
Chloranthaceae							
<i>Hedyosmum costaricense</i> C. E. Wood						UoLI	
<i>Hedyosmum montanum</i> W. Burger						UoLI	
<i>Hedyosmum scaberrimum</i> Standl.				UoPL			
Chrysobalanaceae							
<i>Chrysobalanus icaco</i> L.			ToA				
<i>Couepia polyandra</i> (Kunth.) Rose				CvPL			
<i>Hirtella lemsii</i> L. Wms. & Prance			UoPL	UoPL			
<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	UrPL						
<i>Licania arborea</i> Seem.	CfAL	CcAP	CrL				
<i>Licania hypoleuca</i> Benth.				SrL			
<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch			CoA				
Clethraceae							
<i>Clethra lanata</i> Mart. & Gal.			CoL	CrL	SoPL	CoLI	
Cochlospermaceae							
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng	SoPL; fO	SoP; fO					
Combretaceae							
<i>Conocarpus erecta</i> L.	SoA	SoRA	SoA				
<i>Laguncularia racemosa</i> (L.) Gaertn.	SfA	SfRA	SfA				
<i>Terminalia amazonia</i> (J. F. Gmel.) Exell			CoL	CoL			
<i>Terminalia bucidoides</i> Standl. & L. Wms.			CrAL	CvAL			
<i>Terminalia oblonga</i> (R. & P.) Steud.	CoRA	CrR	CoA	CfA			
Compositae							
<i>Clibadium leiocarpum</i> Steetz					TrLOG		
<i>Critonia daleoides</i> DC.					UrPL		
<i>Eupatorium angulare</i> Rob.					ToPLIOG		
<i>Eupatorium hebabotryum</i> (DC.) Hemsl.					UrLP		
<i>Eupatorium hylonomum</i> Robinson					UoLP		
<i>Eupatorium morifolium</i> Mill.	ToP			TrR			
<i>Eupatorium pittieri</i> Klatt					TrLPG		
<i>Lasianthaea fruticosa</i> (L.) K. Becker	ToPG			ToO	ToOG		
<i>Senecio arborescens</i>					UrL		
<i>Senecio cooperi</i> Greenm.					TrFOG	TrFOG	
<i>Verbesina oerstediana</i> Benth.					TrOGI		
Cornaceae							
<i>Cornus disciflora</i> DC.					CrPL		

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
Cunoniaceae							
<i>Weinmannia pinnata</i> L.					CoPLGO		CoPL
<i>Weinmannia wercklei</i> Standl.					CoPLGO		
Cyatheaceae (sensu lato)							
<i>Cnemidaria choricarpa</i>			T	T	T	T	
<i>Cnemidaria cochleana</i>			T				
<i>Cnemidaria grandifolia</i>					T		
<i>Cnemidaria horrida</i>				T			
<i>Cnemidaria mutica</i>			T	T	T	T	
<i>Culcita coniiifolia</i>						T	T
<i>Cyathea divergens</i>			T	T			
<i>Cyathea fulva</i>					T	T	
<i>Cyathea holdridgeana</i>							T
<i>Cyathea multiflora</i>			T	T	T	T	
<i>Cyathea suprastrigosa</i>							T
<i>Dicksonia gigantea</i>					T	T	T
<i>Dicksonia lobulata</i>							T
<i>Metaxya rostrata</i>			T				
<i>Nephelea cuspidata</i>				T			
<i>Nephelea erinacea</i>				T	T	T	
<i>Nephelea mexicana</i>	UrR		UoL	UoPL		UfL	
<i>Nephelea polystichoides</i>				T	T		
<i>Sphaeropteris brunei</i>					T		T
<i>Sphaeropteris elongata</i>				T			
<i>Sphaeropteris horrida</i>					T		
<i>Trichipteris costaricensis</i>	T						
<i>Trichipteris microdonta</i>				T	T		
<i>Trichipteris schiedeana</i>				T		T	
<i>Trichipteris stipularis</i>	T			T	T	T	T
<i>Trichipteris trichiata</i>				T			
<i>Trichipteris ursina</i>				T			
<i>Trichipteris wendlandii</i>				T		T	
<i>Trichipteris williamsii</i>						Tr	
Dichapetalaceae							
<i>Dichapetalum axillare</i>							
Woodson				ToWAP	UrL		
<i>Dichapetalum brenesii</i> Standl.				UfPL			
<i>Dichapetalum nervatum</i> Cuatr.				TrL			
Dilleniaceae							
<i>Curatella americana</i> L.	CfPO						
Ebenaceae							
<i>Diospyros nicaraguensis</i>							
Standl.	SrP	SrP					
<i>Diospyros</i> sp (Dryer #1178)					UrGO		
Elaeocarpaceae							
<i>Muntingia calabura</i> L.	SrPL; fO	SrP; fO	SoR				
<i>Sloanea faginea</i> Standl.				SoAP			
<i>Sloanea fragrans</i> Rusby				CrL			
<i>Sloanea laurifolia</i>							
(Benth.) Benth			CvL	CvP			

PLANTAS

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Sloanea medusula</i> Schum. & Pitt.					CrPL		
<i>Sloanea picapica</i> Standl.			CrPL				
<i>Sloanea terniflora</i> (Moc. & Sessé) Standl.	CoPL	CfP					
<i>Sloanea zuliaensis</i> Pittier			SvL				
Ericaceae							
<i>Vaccinium consanguineum</i> Klotzch							CfL; Ccl
Erythroxylaceae							
<i>Erythroxylon amplum</i> Benth.				UrAP UrPL	UoPL		
<i>Erythroxylon fimbriatum</i> Peyr.							
<i>Erythroxylon havanense</i> Jacq.	ToP	TcL					
<i>Erythroxylon lucidum</i> HBK.		TrAPI					
<i>Erythroxylon rotundifolium</i> Lunan	SrL						
Euphorbiaceae							
<i>Acalypha diversifolia</i> Jacq.			TfG	TfG			
<i>Acalypha macrostachya</i> Jacq.			UoAG	UfAG			
<i>Acalypha schiedeana</i> Schlecht.	T						
<i>Adelia triloba</i> (Muell. Arg.) Hemsl.					UfAW		
<i>Alchornea costaricensis</i> Pax & Hoffm.			SoRL	SoA			
<i>Alchornea latifolia</i> Swartz					CoPL	SoL	
<i>Croton gossypifolius</i> Vahl.					SfO	SoL	
<i>Croton killipianus</i> Croisat					SvL		
<i>Croton reflexifolius</i> HBK.	UfLR	UfPL					
<i>Croton schiedeanus</i> Schlecht			SoAL	SfA			
<i>Drypetes standleyi</i> Webster				SrRL			
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	TrPI	UfI					
<i>Garcia nutans</i> Rohr	UoA	UcAL					
<i>Gymnanthes lucida</i> Swartz	UoPL						
<i>Hieronyma guatemalensis</i> Donn. Smith						CrIL	
<i>Hieronyma oblonga</i> var. <i>bentharii</i> (Tul.) Muell. Arg.			CoPL	CoPL			
<i>Hieronyma poasana</i> Standl.					CoLI		
<i>Hippomane mancinella</i> L.	CoA	CoRA	CrA				
<i>Hura crepitans</i> L.	CrAL	CrL	CrA	CrA			
<i>Jatropha aconitifolia</i> Mill.	ToA						
<i>Jatropha curcas</i> L.	ToP						
<i>Mabea occidentalis</i> Benth.			ToL	ToL			
<i>Manihot carthagensis</i> (Jacq.) Muell. Arg.	ToP						
<i>Margaritaria nobilis</i> (L. f.) Muell. Arg.	SoA	SoA					
<i>Phyllanthus valerii</i> Standl.					TrWG		
<i>Richeria</i> cf. <i>racemosa</i> (P. & E.) Pax & Hoffm.				SrPL			

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Sapium jamaicense</i> Swartz			CoAL	CoAP			
<i>Sapium macrocarpum</i> Muell.	CoPL	CfPL					
<i>Sapium oligoneuron</i> Schum. & Pitt.				CrW	CoLPO		
<i>Sapium pachystachys</i> Schum. & Pitt.					CoPL		
<i>Sapium thelocarpum</i> Schum. & Pitt.					CoP		
<i>Stillingia zelayensis</i> (HBK.) Muell. Arg.		TrL					
<i>Tetrorchidium euryphyllum</i> Standl.				SrPL			
<i>Tetrorchidium</i> sp. (Dryer #1071)					SoILW		
<i>Veconcibea pleiostemona</i> (D. Sm.) Pax. & Hoffm.			CoL	CoPL		CrPL	
Fabaceae							
<i>Acosmium panamense</i> (Benth.) Yakoul.	CoP	CrPL					
<i>Andira inermis</i> (Swartz) HBK.	SoPL	SoAP	SoWA	UrAPL			
<i>Dalbergia retusa</i> Hemsl.	CoPL	CoLI					
<i>Dalbergia tucurrensis</i> Donn. Smith				CvL			
<i>Diphysa robinoides</i> Benth.	CoPL						
<i>Dipteryx panamensis</i> (Pitt.) Record				CfP			
<i>Dussia cuscatlanica</i> (Standl.) Standl. & Steyerm.				CrPL			
<i>Dussia macropophyllata</i> (D. Sm.) Harms			CfP; oL SoA	CoPL CoA	CoPLI		
<i>Erythrina cochleata</i> Standl.							
<i>Erythrina fusca</i> Lour.		CfW					
<i>Erythrina lanceolata</i> Standley			UrW		UoPLRO	TrL	
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud.	SoPLO	SoPO					
<i>Lonchocarpus acuminatus</i> (Schlecht.) Sousa	Ur						
<i>Lonchocarpus costaricensis</i> (D. Sm.) Pittier	CoP	CfP					
<i>Lonchocarpus minimiflorus</i> Donn. Smith	SfPO	SoP					
<i>Lonchocarpus oliganthus</i> Hermann				SoRA			
<i>Lonchocarpus orotinus</i> Pittier	UoPL						
<i>Lonchocarpus pentaphyllus</i> (Poir.) DC				UoP			
<i>Lonchocarpus eriocarinalis</i> Micheli	SrRA						
<i>Lonchocarpus rugosus</i> Benth.	TrPI						
<i>Lonchocarpus velutinus</i> Benth.				CvA			

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Machaerium biovulatum</i>							
Micheli	SoPL	SoP					
<i>Muelleria</i> sp.				SvL			
<i>Myrospermum frutescens</i> Jacq.	UoP	UrP					
<i>Ormosia velutina</i> Rudd				CrL			
<i>Ormosia</i> sp.			CoPL				
<i>Ormosia</i> sp.					CoPL		
<i>Piscidia carthagenensis</i> Jacq.	SoL	UoP					
<i>Platymiscium pinnatum</i> (Jacq.) Dugand			CoAL				
<i>Platymiscium pleiostachyum</i> Donn. Smith	CrPL	CrPL					
<i>Pterocarpus hayesii</i> Hemsl.			CoPL	CoPL			
<i>Pterocarpus officinalis</i> L.			CcW	CfW			
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl.	CrPL	CrP					
<i>Sweetia</i> (see <i>Acosmium</i>)							
<i>Uribea tamarindoides</i> Dugand & Romero			CvL				
<i>Willardia schiedeana</i> (Schlecht.) Hermann	CrPL						
Fagaceae							
<i>Quercus brenesii</i> Trel.					CoLI		
<i>Quercus copeyensis</i> C. H. Mull.							CcLIO
<i>Quercus corrugata</i> Hooker					CoPL		
<i>Quercus costaricensis</i> Liebmann					CfPLI	CcLIO	CcLIO
<i>Quercus guiguelmi-treleasei</i> C. H. Muller						CoL	
<i>Quercus insignis</i> Mart. & Gal.					CrLI		
<i>Quercus oleoides</i> Schlecht. & Cham.	CcP						
<i>Quercus oocarpa</i> Liebm.					CoPL	CoL	
<i>Quercus pilarius</i> Trel.					CrLI		
<i>Quercus seemannii</i> Liebmann					CoPL		
Flacourtiaceae							
<i>Abatia parviflora</i> Ruíz & Pavón							UcPLO
<i>Banara guianensis</i> Aubl.	UoPL						
<i>Carpotroche platyptera</i> Pittier			ToPL	ToPL			
<i>Casearia aculeata</i> Jacq.	ToPL	ToPL					
<i>Casearia arborea</i> (Rich.) Urban				SfPL			
<i>Casearia arguta</i> HBK.	TfPL	TfPL					
<i>Casearia corymbosa</i> HBK.	ToPL	UrR		SoA			
<i>Casearia sylvestris</i> Swartz	ToPL	ToPL			SrPL		
<i>Casearia tremula</i> (Griseb.) Wright	SrPL						
<i>Hasseltia floribunda</i> HBK.			UoPL	UrALP	SoPL	SoL	
<i>Laetia procera</i> (Poeppig) Eich.			CoPL	CfPL			
<i>Laetia thamnina</i> (L.) Amoen.		SfP					
<i>Lozania</i> (see <i>Lacistemaceae</i>)							

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Lunania mexicana</i> Brandg.							UoL
<i>Macrohasseltia macroterantha</i> (Standl. & L. Wms.) L. Wms.					CrPL		
<i>Pleuranthodendron mexicana</i> (Gray) L. O. Wms.			SoAP				
<i>Prockia crucis</i> L.	ToLI						
<i>Ryania speciosa</i> var. <i>panamensis</i> Monach.				SfLI			
<i>Samyda</i> sp. (Dryer #1155)					SrPL		
<i>Tetrathylacium costaricense</i> Standl.			UoAL				
<i>Xylosma flexuosa</i> (HBK.) Hemsl.	UoPL	SoP					
<i>Xylosma hemsleyana</i> Standl.				UrL			
<i>Xylosma intermedium</i> (Tr. & Pl.) Griseb.					SoPL		
<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britt. & Millsp.	SrPL						
Garryaceae							
<i>Garrya laurifolia</i> Hartweg							SoPL
Guttiferae							
<i>Calophyllum brasiliense</i> var. <i>rekoii</i> Standl.			CoLI	CrAL		CfLI	
<i>Calophyllum longifolium</i> Willd.			CoAP				
<i>Chrysochlamys</i> sp.			UfPL				
<i>Hypericum</i> sp.							TcPL
<i>Marila pluricostata</i> Standl. & L. Wms.				TvR			
<i>Rheedia edulis</i> Triana & Planch.	UrR		SoAPL		SrP	UoL	
<i>Rheedia intermedia</i> Pittier				SoAP			
<i>Symphonia globulifera</i> Lf.			CfWAPL	ToPL	ToPLR	UoRL	
<i>Tovomita glauca</i> (Oerst.) L. Wms.						UoL	
<i>Tovomita macrophylla</i> L. Wms.			UoPL				
<i>Tovomita nicaraguensis</i> (Oerst.) L. Wms.			ToPL		UoLIPW	UoL	
<i>Tovomita pittieri</i> Engler				Uoi			
<i>Tovomitopsis multiflora</i> Standl.				ToPL			
<i>Tovomitopsis</i> sp. (Dryer #640)					TrPR		
<i>Vismia baccifera</i> (L.) Tr. & Pl.	TrP		UoO	UrO			
<i>Vismia latifolia</i> Choisy				SrPL			
<i>Vismia</i> sp.					SrWO		
Hernandiaceae							
<i>Hernandia didymanthera</i> Donn. Smith				CfAPL			
<i>Hernandia stenura</i> Standl.				CoAP			
Hippocastanaceae							
<i>Billia colombiana</i> Planch. & Lind.			CoPL		CoPL		

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Billia hippocastanum</i> Peyritsch					CoPLW	CoPL	
Hippocrateaceae							
<i>Hemiangium excelsum</i> (HBK.) A. C. Smith	UoPL	UfPL					
Humiriaceae							
<i>Sacoglottis trichogyna</i> Cuatr.			C	CrAWL			
<i>Vantanea barbourii</i> Standl.			CfP; oL				
Icacinaceae							
<i>Calatola costaricensis</i> Standl.			CrL		SrP		
Juglandaceae							
<i>Alfaroa costaricensis</i> Standl.					CrLI		
<i>Alfaroa williamsii</i> Molina					Cr		CoLI
Lacistemaceae							
<i>Lacistema aggregatum</i> (Berg.) Rusby				UoPL			
<i>Lozania montana</i> Standl.					TrIL		
<i>Lozania mutisiana</i> R. & S.			UoAL	TrA			
Lauraceae							
<i>Aiouea costaricensis</i> (Mez) Kostermans					SrPL		
<i>Beilschmiedia costaricense</i>					CoL		
<i>Beilschmiedia mexicana</i> (Mez) Kostermans					CoPL		
<i>Licaria</i> sp.			CoL				
<i>Nectandra davidsoniana</i> C. K. Allen					SoP		
<i>Nectandra gentlei</i> Lundell				SrP	SoLP		
<i>Nectandra reticulata</i> (R. & P.) Mez				CoA			
<i>Nectandra salicina</i> C. K. Allen					CoLP		
<i>Nectandra smithii</i> C. K. Allen					SoP		
<i>Ocotea atirrhensis</i> Mez & Donn. Smith				TfPL			
<i>Ocotea austinii</i> C. K. Allen					CfPL		
<i>Ocotea bernoulliana</i> Mez				UoAP	UoPL		
<i>Ocotea cernua</i> (Nees) Mez				SoA	CoPL		
<i>Ocotea cooperi</i> C. K. Allen				SoPL			
<i>Ocotea endresiana</i> Mez					S		
<i>Ocotea ira</i> Mez & Pittier			CoL	CrP	SoPL		
<i>Ocotea mollifolia</i> Mez & Pittier				CfPL			
<i>Ocotea nicaraguensis</i> Mez				SvRAL			
<i>Ocotea pedalifolia</i> Mez				TfPL			
<i>Ocotea stenoneura</i> Mez & Pittier					SrLP		
<i>Ocotea tonduzii</i> Standl.					C		
<i>Ocotea veraguensis</i> (Meissn.) Mez	UrRA	UrR					
<i>Ocotea wachenheimii</i> R. Benoist				CrL			

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Persea americana</i> Mill.			CrLI	CvL	CoPL		
<i>Persea caerulea</i> (R. & P.) Mez					SoPL		
<i>Persea schiedeana</i> Nees					CfPLWI		
<i>Phoebe mexicana</i> Meissn.			SoPL			CoL	
<i>Phoebe neurophylla</i> Mez & Pittier					CrPL		
<i>Phoebe valeriana</i> Standl.				SrL	SoPL		
Lecythidaceae							
<i>Cariniana pyriformis</i> Miers			CfPL				
<i>Couratari panamensis</i> Standl.			CoPL				
<i>Eschweilera calyculata</i> Pittier			CrPL	SrPL			
<i>Grias fendleri</i> Seem.			SoWAP	SvWP			
<i>Gustavia brachycarpa</i> Pittier			UrP				
<i>Lecythis ampla</i> Miers				CrPL			
<i>Lecythis minor</i> Jacq.			CoPL				
Leguminosae (see Mimosaceae, Caesalpiniaceae, and Fabaceae)							
Loganiaceae							
<i>Buddleia alpina</i> Oerst.							CoPL;cO
Loranthaceae							
<i>Gaiadendron poasense</i> Donn. Smith							SoL
Magnoliaceae							
<i>Magnolia poasana</i> (Pitt.) Dandy					CvW		CoPL
<i>Talauma sambuensis</i> Pittier			SoPL	UvL	CvP		
Malpighiaceae							
<i>Bunchosia biocellata</i> Schlecht.	UoPL						
<i>Bunchosia macrophylla</i> Rose				UrPL			
<i>Bunchosia pilosa</i> HBK					ToPL		
<i>Bunchosia swartziana</i> Griseb.				ToA			
<i>Bunchosia ternata</i>					TfPL		
<i>Bunchosia</i> sp. (Hartshorn 1904)					SrPL		
<i>Byrsonima aerugo</i> Sagot				CvL			
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) DC.	CoPO	CoI	CrIO				
<i>Malpighia glabra</i> L.	UrA	TfP			UoPL		
<i>Malpighia lundellii</i> Morton		TvL					
<i>Spachea</i> sp.				CvL			
<i>Tetrapteris schiedeana</i>					ToPLG		
Malvaceae							
<i>Hampea appendiculata</i> (D. Sm.) Standl.			CrPL; cG	CrPL; cG	CfG	CfPL	
<i>Hibiscus tiliaceus</i> L.	UcA		UcA				
<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.	ToG	ToG	ToG	ToG	UoPLRG		
<i>Wercklea insignis</i> Pittier & Standl.					SrLI		
Melastomataceae							
<i>Centronia phlomoides</i> Triana					ToPIW		

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Conostegia formosa</i> Macf.				SrAP	SoLI		
<i>Conostegia hirtella</i> Cogn.					ToLI		
<i>Conostegia macrantha</i> Berg					T		
<i>Conostegia oerstediana</i> Berg					UfPL		
<i>Conostegia pittieri</i> Cogn.					UoPLI		
<i>Conostegia vulcanicola</i> Donn. Smith					ToLI		
<i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don					SoLIO		
<i>Graffenrieda micrantha</i>					UrI		
<i>Henriettella tuberculosa</i> Donn. Smith				UoPL			
<i>Miconia affinis</i> DC.				UfG			
<i>Miconia appendiculata</i> Tr.				ToG			
<i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC.	SoPL	SoPL	UvA				
<i>Miconia bipulifera</i> Cogn.							U
<i>Miconia brenesii</i> Standl.					TrL		
<i>Miconia calvescens</i> DC.				SoPL			
<i>Miconia centrodesma</i> Naud.				ToG			
<i>Miconia costaricensis</i> Cogn.					TrLI		
<i>Miconia elata</i> (Sw.) DC.				SrG			
<i>Miconia flavida</i> Cogn.					TrL		
<i>Miconia glaberrima</i> (Schlecht.) Naud.					ToLIO		
<i>Miconia gracilis</i> Triana				ToG			
<i>Miconia serrulata</i> (DC.) Naud.				TrG			
<i>Miconia tonduzii</i> Cogn.					TrL		
<i>Mouriri parvifolia</i> Benth.	T						
<i>Mouriri</i> sp.			UfPW				
<i>Topobea brenesii</i> Standl.	UoOP						
Meliaceae							
<i>Carapa guianensis</i> Aubl.			CoAPL; fw	CrAl; cW			
<i>Cedrela mexicana</i> Roem.	CoAPL	CoPL	CrAW	CrAW			
<i>Cedrela tonduzii</i> C. DC.					CrPLR	CoPL	
<i>Guarea brevianthera</i> C. DC.				UvA			
<i>Guarea bullata</i> Radlk.				SfPL			
<i>Guarea chichon</i> C. DC.				CrA			
<i>Guarea excelsa</i> HBK.	UoPL	UoR					
<i>Guarea glabra</i> Vahl.					UrWL		
<i>Guarea microcarpa</i> C. DC.				UrL	SrPL		
<i>Guarea rhopalocarpa</i> Radlk.				UfPL	SoPL		
<i>Guarea tonduzii</i> C. DC.					SoPL		
<i>Guarea trichiloides</i> L.				CfPL			
<i>Guarea tuisana</i> C. DC.					CrPL		
<i>Ruarea caoba</i> (C. DC.) Harms					CoPLI		
<i>Swietenia macrophylla</i> King	CrPL	CrP					
<i>Trichilia colimana</i> C. DC.	SfPL	SfPL					
<i>Trichilia cuneata</i> Radlk.	SfPL	SoPL					
<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.					SoPLI		
<i>Trichilia hirta</i> L.	SoPL	SfPL					
<i>Trichilia moritzii</i> C. DC.			SoL	SoPL			
<i>Trichilia trifolia</i> L.	ToPL	TrP					

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
Menispermaceae							
<i>Hyperbaena tonduzii</i> Diels		UfPL					
<i>Hyperbaena</i> sp.			UoLI				
Mimosaceae							
<i>Acacia collinsii</i> Safford	UcOPLIG	UcOPLIG					
<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	UcOPL	UcOPL					
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	ToO	ToO					
<i>Albizia adinocephala</i> (D. Sm.) Britt. & Rose	SrP			CvL			
<i>Albizia caribaea</i> (Urban) Britt. & Rose	CoA	CoP					
<i>Albizia guachapele</i> (HBK.) Little		CrP					
<i>Calliandra costaricensis</i> (Britt. & Rose) Standl.	SoP		U				
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	CoPLO	CoPO					
<i>Inga coruscans</i> Willd.			CoPL	CoP			
<i>Inga densiflora</i> Benth.				SfAP	SrPL		
<i>Inga goldmanii</i> Pittier					SrLI		
<i>Inga longispica</i> Standl.				CoL	CoPLWI		
<i>Inga marginata</i> Willd.			SoWA	UoWA			
<i>Inga mortoniana</i> J. León						UrPL	
<i>Inga oerstediana</i> Benth.				CfA	SrPO		
<i>Inga paterno</i> Harms					SrP		
<i>Inga punctata</i> Willd.					SoPL		
<i>Inga ruiziana</i> G. Don				SoRA			
<i>Inga sapindoides</i> Willd.			SoAPL	SfPL			
<i>Inga thibaudiana</i> DC.				CfPL			
<i>Inga tonduzii</i> Donn. Smith						CrPLO	
<i>Inga venusta</i> Standl.				UrL			
<i>Inga vera</i> var. <i>spuria</i> (Willd.) J. León	UfR	UfR	UoA; cW				
<i>Lysiloma desmostachys</i> Benth.	UoPL	UoP					
<i>Lysiloma seemannii</i> Britt. & Rose	CoPL	CfPL					
<i>Parkia pendula</i> Benth.			CrPL				
<i>Pentaclethra macroleoba</i> (Willd.) Kuntze.					CcWPL		
<i>Pithecellobium arboreum</i> (L.) Urban			CrL				
<i>Pithecellobium brenesii</i> Standl.						UrLR	
<i>Pithecellobium catenatum</i> Donn. Smith				UrPL			
<i>Pithecellobium costaricense</i> (Britt. & Rose) Standl.						UoLPI	
<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	SfP	SfPL					
<i>Pithecellobium gigantifolium</i> (Schery) J. León				UoPL			
<i>Pithecellobium longifolium</i> (Humb. & Bonpl.) Standl.		SoR		CcR			
<i>Pithecellobium macradenium</i> Pittier			C	CvPL			

PLANTAS

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Mierte
<i>Pithecellobium mangense</i> (Jacq.) MacBr.	SvP						
<i>Pithecellobium pedicellare</i> (DC.) Benth			CrLI	CoLI			
<i>Pithecellobium saman</i> (Jacq.) Benth	CfOAP	CoOP					
<i>Pithecellobium valerioi</i> (Britt. & Rose) Standl.				SoW			
<i>Prosopis juliflora</i> (Sw.) DC.	UoA						
<i>Stryphnodendron excelsum</i> Harms				CoPL			
Monimiaceae							
<i>Mollinedia costaricensis</i> Donn. Smith				TrP			
<i>Siparuna nicaraguensis</i> Hemsl.				ToPL	ToIL		
<i>Siparuna pauciflora</i> (Beurl.) A. DC.				ToPL			
<i>Siparuna tonduziana</i> Perkins				TrAP	ToPLG		
<i>Siparuna</i> sp. (Dryer #600)					TrPG		
Moraceae							
<i>Batocarpus costaricensis</i> Standl. & L. Wms.			SoLI				
<i>Brosimum alicastrum</i> Swartz	CfAL	CfAL	CoAL	CrA			
<i>Brosimum costaricanum</i> Liebm.			CoAL				
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	CoA						
<i>Brosimum lactescens</i> (Moore) Berg				CoPL			
<i>Brosimum utile</i> (HBK.) Pittier			CfLI				
<i>Castilla elastica</i> Sessé	CoA			CfA; rP			
<i>Castilla tuna</i> Hemsl.			SoAPL				
<i>Cecropia insignis</i> Liebm.			SrPL	CrPLI			CfLG
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.			SrAPL; CG	CrPL; fG	SoPLGO		CfLG
<i>Cecropia peltata</i> L.	CfG	CfG					
<i>Cecropia polyphlebia</i> Donn. Smith					CfGO		
<i>Chlorophora tinctoria</i> (L.) Gaud.	CfPL	CfPL	SvA				
<i>Clarisia biflora</i> R. & P.				CvAPL			
<i>Ficus brevibracteata</i> Burger				SrA			
<i>Ficus crassiuscula</i> Warb.					CoPLI	CoL	
<i>Ficus dugandii</i> Standl.				CrO			
<i>Ficus glabrata</i> HBK.	CoR	CrR		CcR			
<i>Ficus goldmanii</i> Standl.	CfO	CfO					
<i>Ficus hartwegii</i> (Miq.) Miq.					CrL	CrL	
<i>Ficus insipida</i> Willd.				SvR			
<i>Ficus macbridei</i> Standl.			CrLI		CrL		
<i>Ficus maxima</i> P. Miller			SrL		SrL		
<i>Ficus ovalis</i> (Liebm.) Miq.	CoP	CoPL					
<i>Ficus schippii</i> Standl.			UvW	UvR			
<i>Ficus tonduzii</i> Standl.			SrAP	SrA			
<i>Ficus tuerckheimii</i> Standl.					CoPL		
<i>Ficus turrialbana</i> Burger				CrPL			
<i>Ficus velutina</i> H. & B.					CrPL		
<i>Ficus yoponensis</i> Desv.					SrPL		

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Maquira costaricana</i> (Standl.) C. C. Berg				UoPL			
<i>Naucleopsis naga</i> Pittier			SoPL	SoPL			
<i>Perebea angustifolia</i> (Poep. & Endl.) C. C. Berg			UoPL	UfPL			
<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.			CfAPL				
<i>Pourouma aspera</i> Trecul			SoPL	CoPL			
<i>Pourouma minor</i> Benoist				SoPL			
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Smith					SoL	SoL	
<i>Sorocea cufodontisii</i> W. Burger			UfLI				
<i>Sorocea pubivena</i> Hemsl.				UoP			
<i>Sorocea trophoides</i> W. Burger					UoL		
<i>Trophis involucrata</i> W. Burger				TcLI			
<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urban	SrP	SrP		SoA			
Myricaceae							
<i>Myrica phanerodonta</i> Standl.					UrI		
<i>Myrica pubescens</i> Humb. & Bonpl.					ToI		
Myristicaceae							
<i>Compsonaura sprucei</i> (A. DC.) Warb.			UoPL	UoPL			
<i>Dialyanthera otopa</i> (Humb. & Bonpl.) Warb.			CoPL	CrPW		CoPL	
<i>Iryanthera</i> sp.			SrAL				
<i>Virola guatamalensis</i> (Hemsl.) Warb.			CoPL				
<i>Virola koschnyi</i> Warb.			CoPL	CoAWPL			
<i>Virola sebifera</i> Aubl.				SoPL			
Myrsinaceae							
<i>Ardisia auriculata</i> Donn. Smith				ToL			
<i>Ardisia compressa</i> HBK.					UoPLIWG		
<i>Ardisia cutteri</i> Standl.			UfLI				
<i>Ardisia dodgei</i> Standl.			S				
<i>Ardisia glanduloso-marginata</i> Oerst.					ToPL		
<i>Ardisia granatensis</i> Mez				UvPL			
<i>Ardisia nigropunctata</i> Oerst.				ToAP			
<i>Ardisia palmana</i> Donn. Smith					UoPLW		
<i>Ardisia pittieri</i> Mez					ToL		
<i>Ardisia revoluta</i> HBK.	UfRA	UfR					
<i>Parathesis adenanthera</i>					UrLIG		
<i>Parathesis chrysophylla</i> Lundell				SoPL			
<i>Parathesis glabra</i> Donn. Smith				ToPL			
<i>Rapanea ferruginea</i> (R. & P.) Mez					SfPLOG		

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Rapanea juergensenii</i> Mez					UrIG		
<i>Weigeltia spectabilis</i> (Standl.) Lundell				TrAP			
Myrtaceae							
<i>Calyptranthes pallens</i> Griseb.	ToR						
<i>Eugenia salamensis</i> Donn. Smith	SfPL	SfPL					
<i>Eugenia</i> sp.				SrL			
<i>Myrcia carnea</i> DC.				UoAPL			
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.				UrRA	UrPL		
<i>Myrcianthes fragrans</i> (Sw.) McVaugh			I I				SrPOG
Nyctaginaceae							
<i>Neea amplifolia</i> Donn. Smith			UrLI	UoPL	ToPL		
<i>Neea laetevirens</i> Standl.				TfG			
<i>Pisonia aculeata</i> L.							UfP
<i>Pisonia macranthocarpa</i> Donn. Smith	UoPL	UfPL					
<i>Torrubia costaricana</i>							TfPL
Ochnaceae							
<i>Cespedesia macrophylla</i> Seem.			SrL	CrPL			
<i>Ouratea crassinervia</i> Engl.				ToL			
<i>Ouratea lucens</i> (HBK.) Engler	ToPL		SoW	SvPL			
<i>Ouratea valerii</i> Standley			WA				
Olacaceae							
<i>Chaunochiton kappleri</i> (Sagot) Ducke			CrLI				
<i>Heisteria acuminata</i> Humb. & Bonpl.							TfPL
<i>Heisteria concinna</i> Standl.					SrAP		
<i>Heisteria longipes</i> Standl.			UcLI				
<i>Minquartia guianensis</i> Aubl.			CrL	CrL			
<i>Schoepfia schreberi</i> Gmel.	UoPL	UoPL					
<i>Ximenia americana</i> L.	SrL	SrL	SoA				
Oleaceae							
<i>Linociera panamensis</i> Standl.							CoLP
Opiliaceae							
<i>Agonandra macrocarpa</i> L. O. Wms.	CvPL						
Palmae							
<i>Acrocomia vinifera</i> Oerst.	CoPO	CoPLO					
<i>Asterogyne martiana</i> Wendl.			TcPL	TcPL			
<i>Astrocaryum alatum</i> Loomis			UoW	UcAW			
<i>Astrocaryum standleyanum</i> L. H. Bailey			UoPL	SrPL			
<i>Bactris guinensis</i> (L.) H. E. Moore	ToA	TcO					
<i>Bactris longiseta</i> Wendl.					TfAW		
<i>Bactris major</i> Jacq.			UfW				

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Bactris porschiana</i> Burret				UoPL			
<i>Calyptrogyne sarapiquensis</i> Wendl.				TcAW UfAW UoWPL			
<i>Chamaedorea exorrhiza</i> Wendl.							
<i>Cryosophila albiba</i> Bartlett							
<i>Cryosophila guagara</i> Allen			UfA				
<i>Elaeis melanococca</i> Oerst.			UcA				
<i>Euterpe macrospadix</i> Oerst.				ScI			
<i>Geonoma ferruginea</i> Wendl.				TvL			
<i>Geonoma interrupta</i> Ruíz & Pavón				UvA UoPL			
<i>Geonoma longevaginata</i> Wendl.							
<i>Geonoma seleri</i> Burret					TbPLW	TbL	
<i>Iriartea gigantea</i> Wendl.			SfPL	ScL			
<i>Oenocarpus panamensis</i> L. H. Bailey			SoPL				
<i>Pholidostachys pulchra</i> Wendl.				UfL			
<i>Raphia taedigera</i> Martius			UcAW				
<i>Scheelea rostrata</i> (Oerst.) Burret	SvA		SfI				
<i>Socratea durissima</i> (Oerst.) Wendl.			SfPL	ScPL			
<i>Synecanthus warszewiczianus</i> Wend.			UoPL	UfL			
<i>Welfia georgii</i> Wendl.			SoPL	ScPL			
Papaveraceae							
<i>Bocconia frutescens</i> L.					UfGO		
Piperaceae							
<i>Piper amalago</i> L.	TcPL	TcPL					
<i>Piper arboreum</i> Aublet			TrL	UrL			
<i>Piper augustum</i> Rudge				ToPL			
<i>Piper auritum</i> HBK.			TcO	TcO	TfO		
<i>Piper biolleyi</i> C. DC.				TrL			
<i>Piper biseriatum</i> C. DC.				ToPL	TrLP		
<i>Piper carrilloanum</i> C. DC.				ToPL			
<i>Piper cenocladum</i> C. DC.				TcAW			
<i>Piper colonense</i> C. DC.				UoPL			
<i>Piper euryphyllum</i> C. DC.				TfPL	TrIL		
<i>Piper imperiale</i> (Miq.) C. DC.				UoPL			
<i>Piper obliquum</i> Ruíz & Pavón				UoPL			
<i>Piper reticularum</i> L.			ToPL	ToPL			
<i>Piper sancti-felicis</i> Trel.			TcO	TcO			
<i>Piper sinugaudens</i> C. DC.				ToPL			
Podocarpaceae							
<i>Podocarpus oleifolius</i> Don.					CoIW		
Polygonaceae							
<i>Coccoloba caracasana</i> Meissn.	UrP	UfRW					
<i>Coccoloba floribunda</i> (Benth.) Lindau	UoALO	SoAW					
<i>Coccoloba padiformis</i> Meissn.	SoA	UrP					

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Coccoloba tuerckheimii</i> Donn. Smith				SvPA			
<i>Ruprechtia costata</i> Meissn.		SrR					
<i>Triplaris melaenodendron</i> (Bertol.) Standl. & Steyerm.	SoPL	SoPL					
Proteaceae							
<i>Panopsis costaricensis</i> Standl.					CoPL		
<i>Panopsis</i> sp.			SrP				
<i>Roupala glaberrima</i> Pittier					CoPL		
<i>Roupala montana</i> Hubl.	CoOP						
Quiinaceae							
<i>Lacunaria panamensis</i> Standl.				UoL			
<i>Quiina</i> sp.			UrA	UrL			
Rhamnaceae							
<i>Colubrina spinosa</i> Donn. Smith				UfAWPL; cG			
<i>Karwinskia calderoni</i> Standl.	CoPL	CoPLI					
<i>Zizyphus guatemalensis</i> Hemsl.	SrRA	CrPL					
Rhizophoraceae							
<i>Cassipourea elliptica</i> Poir.				UfPL			
<i>Cassipourea guianensis</i> Aubl.					UoPL		
<i>Rhizophora mangle</i> L.	CcA	CcRA	CcA				
Rosaceae							
<i>Prunus annularis</i> Koehne					SrL	CrL	
<i>Prunus cornifolia</i> Koehne					SrLPI		
Rubiaceae							
<i>Alibertia edulis</i> (L. Rich.) A. Rich.	ToPL		ToA				
<i>Bertiera guianensis</i> Aubl.				TfPL			
<i>Calycophyllum candidissimum</i> (Vahl) DC.	CfPL	CcPL					
<i>Cephaelis elata</i> Swartz				UoL	ToPLI		
<i>Cephaelis tomentosa</i> (Aubl.) Vahl				ToO			
<i>Chimarrhis latifolia</i> Standl.			CrL				
<i>Chimarrhis parviflora</i> Standl.	S			SrAW			
<i>Chione costaricensis</i> Standl.			U	UfPL	UoPL		
<i>Chomelia spinosa</i> Jacq.	UcPL	UcPL					
<i>Coussarea austin-smithii</i> Standl.				UoLW			
<i>Coussarea impetiolearis</i> Donn. Smith				UrPW			
<i>Coussarea talamancana</i> Standl.				ToPL			
<i>Coussarea taurina</i> Standl. & Wms.				UoPL			
<i>Duroia panamensis</i> Dwyer				UrL			
<i>Elaeagia auriculata</i> Hemsl.					SoL	SoPL	

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Exostema mexicana</i> Gray	SoPL						
<i>Faramea occidentalis</i> (L.) Rich.				UfPL	UoP		
<i>Faramea quercetorum</i> Standl.					UoPL		
<i>Faramea suerrensii</i> Donn. Smith				UcPL			
<i>Faramea talamancarum</i> Standl.				ToL			
<i>Ferdinandusa panamensis</i> Standl. & L. Wms.				UcL			
<i>Genipa americana</i> L.	SoP	SoPL	SrA	CvA			
<i>Gonzalagunia rosea</i> Standl.					UoPLG		
<i>Guettarda macrosperma</i> Donn. Smith	SoPL	SfPL					
<i>Guettarda poasana</i> Standl.					SoLIG		
<i>Hamelia patens</i> Jacq.	ToA	UrL	TeAO	UcAO	ToOG	ToO	
<i>Hamelia xerocarpa</i> Kuntze				TrAP			
<i>Hillia valerii</i> Standl.					SfLI		
<i>Ixora nicaraguensis</i> Standl.				ToPL			
<i>Ladenbergia valerii</i> Standl.					SrWI		
<i>Palicourea</i> sp. <i>angustifolia</i> HBK.					ToPL		
<i>Pentagonia donnell-smithii</i> Standl.				UoAPL			
<i>Pentagonia gymnopoda</i> Standl.			ToAP				
<i>Posoqueria grandiflora</i> Standl.				UoPL			
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. & Schult.			UoR	UoR	SrP		
<i>Psychotria carthaginensis</i> Jacq.	T						
<i>Psychotria chiapensis</i> Standl.				UfA			
<i>Psychotria grandistipula</i> Standl.				UoPL	ToPL		
<i>Psychotria luxurians</i> Rusby				UoPL			
<i>Randia armata</i> (Swartz) DC.				ToPL			
<i>Randia grandifolia</i> Standl.				UvA			
<i>Randia karstenii</i> Polak	ToL	ToPL					
<i>Randia lasiantha</i> Standl.	UoPL	UfPL					
<i>Rondeletia amoena</i> (Planch.) Hemsl.					TrILG		
<i>Rondeletia buddleioides</i> Benth.					UrPLIR		
<i>Rondeletia calycosa</i> Donn. Smith					ToPLI		
<i>Rondeletia torresii</i> Standl.					UoIL		
<i>Rudgea cornifolia</i> (Humb. & Bonpl.) Standl.				UrPL			
<i>Simira maxonii</i> Standl.			SoA	SfAP			
<i>Tocoyena pittieri</i> (Standl.) Standl.			UrA				
<i>Warszewiczia coccinea</i> (Vahl) Klotzsch.			SoPL	ScPL			
Rutaceae							
<i>Casimiroa edulis</i> Llave & Lex.					SrPL		
<i>Esenbeckia litoralis</i> Donn. Smith	U						

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Zanthoxylum belizense</i> Lundell			† CAL				
<i>Zanthoxylum elephantiasis</i> Macfad.				SfA	SvP		
<i>Zanthoxylum mayanum</i> Standl.				CrA			
<i>Zanthoxylum melanostichum</i> Schlecht. & Cham.					UoPL		
<i>Zanthoxylum panamense</i> P. Wilson				SfAPL			
<i>Zanthoxylum setulosum</i> P. Wilson	SoPL	SfPL			UoP		
Sabiaceae							
<i>Meliosma donnell-smithii</i> Urb.				UoPL			
<i>Meliosma glabrata</i> (Liebm.) Urb.					UoPL		
<i>Meliosma ira</i> (Liebm.) L. Wms.					TfP		
<i>Meliosma vernicosa</i> (Liebm.) Griseb.				CrL	CrPL		
Sapindaceae							
<i>Allophylus occidentalis</i> (Sw.) Radlk.	UoAL	UoAP					
<i>Allophylus psilospermus</i> Radlk.				UrA			
<i>Cupania costaricensis</i> Radlk.				UrA			
<i>Cupania glabra</i> Swartz					SoPL		
<i>Cupania guatemalensis</i> Radlk.	UrPL	UrPL					
<i>Dipterodendron costaricense</i> Radlk.	SrPL		CrWA				
<i>Exothea paniculata</i> (Juss.) Radlk.					CoP		
<i>Matayba oppositifolia</i> (A. Rich.) Britt.					CrP		
<i>Matayba</i> sp.				UoPL			
<i>Sapindus saponaria</i> L.	CoAL	CfAPL					
<i>Talisia nervosa</i> Radlk.			UoPL				
<i>Thouinidium decandrum</i> (Humb. & Bonpl.) Radlk.	CfPL	CcPL					
Sapotaceae							
<i>Calocarpum mammosum</i> (L.) Pierre			SoO		CoP		
<i>Calocarpum viride</i> Pittier					CfPL		
<i>Chrysophyllum brenesii</i> Cron.	CrP						
<i>Chrysophyllum panamense</i> Pittier			CrL				
<i>Dipholis parvifolia</i> Standl.					CoPL		
<i>Manilkara zapota</i> (L.) van Royan	CcA	CfPL	CoL				
<i>Mastichodendron capiri</i> (A. DC.) Cron.	CoAPL	CoPL					

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Mastichodendron</i> sp.					CoP		
<i>Pouteria campechiana</i> (HBK.) Baehni				SoPL			
<i>Pouteria lucentifolia</i> (Standl.) Baehni				UfPL			
<i>Pouteria lucuma</i> (R. & P.) Ktze. & Baehni					SrL		
<i>Pouteria neglecta</i> Cronquist			CoL	CoPL			
<i>Pouteria standleyana</i> (Pitt.) Baehni				CfPL			
<i>Pouteria unilocularis</i> (D. Sm.) Baehni					CoPL		
Saxifragaceae							
<i>Escallonia poasana</i> Donn. Smith							CeLI
Simaroubaceae							
<i>Alvaradoa amorphoides</i> Liebm.			SoPL				
<i>Picramnia allenii</i> D. M. Porter	TrA						
<i>Picramnia carpintera</i> Polak					TfPL	TfL	
<i>Picramnia latifolia</i> Tulasne				UrRA UoAP	UrL		
<i>Simaba cedron</i> Planch.				CrL			
<i>Simarouba amara</i> Aubl.					CrAPL		
<i>Simarouba glauca</i> DC.	CoPL	CoPL					
Solanaceae							
<i>Acnistus arborescens</i> (L.) Schlecht.					UfOG	UfO	
<i>Cestrum megalophyllum</i> Lingelsh.							
<i>Cestrum racemosum</i> Standl.				UoA	ToPL UoAP	ToPLOG UoPLOG	
<i>Cestrum rugulosum</i>						TrPLR	
<i>Cyphomandra hartwegii</i> Donn. Smith					UrAPL		
<i>Solanum accrescens</i> Standl. & Morton						ToPLOG	
<i>Solanum antillarum</i> O. E. Schulz	ToRG						
<i>Solanum arboreum</i> H. & B.						ToPLOG	
<i>Solanum brenesii</i> Morton & Standl.				ToGO		ToPLOG	
<i>Solanum hazenii</i> Britt.	TrPOG						
<i>Solanum nudum</i> HBK.						TrPOG	
<i>Solanum rugosum</i> Dunal.				UfG	UfG		
<i>Witheringia cuneata</i> (Standl.) Hunz.						ToPLG	
<i>Witheringia riparia</i> HBK.						ToPLG	
Staphyleaceae							
<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) Don.							SrPL

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
Sterculiaceae							
<i>Basiloxylon excelsum</i> Standl. & L. Wms.			CrAL				
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	ScPLO	ScPLO					
<i>Herrania purpurea</i> (Pitt.) R. E. Schultes			TrPL	TfL			
<i>Sterculia apetala</i> (Jacq.) Karst.	CoAL	CoPL					
<i>Sterculia mexicana</i> R. Br.			CrPL				
<i>Sterculia recordiana</i> Pittier			CrAL	CrAP			
<i>Theobroma bicolor</i> Humb. & Bonpl.				SvL			
<i>Theobroma mammosum</i> Cuatr. & J. León				UoPW			
<i>Theobroma simiarum</i> Donn. Smith			SrLI	SrAP			
Styracaceae							
<i>Styrax argentea</i> Presl.	SoL				CoP		
<i>Styrax glabrescens</i> Benth.					UrL		
Symplocaceae							
<i>Symplocos</i> sp.				UrL			
Theaceae							
<i>Freziera candicans</i> Tulasne					UrOP		
<i>Freziera friedrichsthaliana</i> (Syzs.) Kobuski					SrOGIL		
<i>Laplacea semiserrata</i> (Murt. & Succ.) Cambess.						CfPL	
<i>Pelliciera rhizophorae</i> Triana & Planch.			ScA				
<i>Symplocarpon brenesii</i>					SrLPI		
<i>Ternstroemia tepezapote</i> Schlecht. & Cham.					SrLO		
Theophrastaceae							
<i>Jacquinia pungens</i> Gray	UfPL	UcPL					
Thymelaeaceae							
<i>Daphnopsis americana</i>					CoPL		
Tiliaceae							
<i>Apeiba membranacea</i> Spruce			CoAL	CoPL			
<i>Apeiba tibourbou</i> Aubl.	SoPL	SoP	SoAP				
<i>Goethalsia meiantha</i> (D. Sm.) Burret				CfPL			
<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.			CfG	CfG		CfOG	
<i>Heliocarpus popayanensis</i> HBK.					CfPG		
<i>Luehea candida</i> (DC.) Mart.	UfL	UcPL					
<i>Luehea seemanii</i> Triana & Planch.			CoWA	CoWA			
<i>Luehea speciosa</i> Willd.	UfL	UrPL					

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corcovado	La Selva	Monteverde	La Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Mortoniodesdron anisophyllum</i> (Standl.) Standl. & Steyerm.			CoA				
<i>Mortoniodesdron costaricense</i> Standl. & Wms.				UvA	UoPL		
Ulmaceae							
<i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.				CrPL CrRA			
<i>Celtis schippii</i> Standl.							
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	SrL	CoA	CoAP I	CoAP	SoPLOG		
<i>Ulmus mexicana</i> (Liebm.) Planch.						CoPL	
Umbelliferae							
<i>Myrrhidendron donnell-smithii</i> Coult. & Rose							SoLI
Urticaceae							
<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm.				UcAG			
<i>Urera alceifolia</i> Gaud.					UrG		
<i>Urera bacçifera</i> (L.) Gaud.	T			TfGO		ToL	
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Griseb.				ToG			
<i>Urera elata</i> (Sw.) Griseb.				TrA	ToPL		
Verbenaceae							
<i>Aegiphila facata</i> Donn. Smith				UoG			
<i>Aegiphila martinicensis</i> Jacq.	T			TrPL			
<i>Aegiphila paniculata</i> Moldenke	T						
<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.	CcA		CcA				
<i>Citharexylum costaricense</i> Moldenke					SrPL		
<i>Citharexylum donnell-smithii</i> Greenm.					SoP		
<i>Citharexylum macradenium</i> Greenm.					SrPL; fG		
<i>Citharexylum macrophyllum</i> Poir.					CoPL		
<i>Citharexylum viride</i> Moldenke			UrO				
<i>Cornutia grandifolia</i> (Schlecht. & Cham.) Schau.	TrLI						
<i>Lippia torresii</i> Standl.						CoOG	
<i>Rehdera trinervis</i> (Blake) Moldenke	CoPL	CoPL					
<i>Vitex cooperi</i> Standl.			CoPL	CoPL			
Violaceae							
<i>Amphirrhox longifolia</i> Spreng.				TrL			
<i>Gleospermum diversipetalum</i> Standl. & L. Wms.				ToPL			
<i>Rinorea pubipes</i> Blake				UcPL			
Vochysiaceae							
<i>Qualea paraense</i> Ducke			CfPLI	CvLI			

Taxa	Santa Rosa	Palo Verde	Corocovado	La Selva	Monteverde	Las Cruces	Cerro de La Muerte
<i>Vochysia ferruginea</i> Mart.			CoPLI	CoPLI			
<i>Vochysia hondurensis</i> Sprague			CoAPL	CrAP			
Winteraceae							
<i>Drimys winteri</i> Forst.					UrOI		Ucl
Zygophyllaceae							
<i>Guaiacum sanctum</i> L.		UfLI					

ESPECIES SELECTAS

Acrocomia vinifera (Palmae) (Coyol)

D. H. Janzen

En las bajuras de Guanacaste hay dos palmeras grandes de tronco único *Acrocomia vinifera* (coyol) y *Scheelea rostrata* (palma real). *S. rostrata* alcanza a una altura de hasta 20 m (en su mayoría de 10 a 15 m), tiene frutos y semillas ovalados, las hojas pequeñas están en un arreglo de un solo plano, y se presenta únicamente en la vegetación a lo largo de las corrientes permanentes (por lo que está casi extinta en Guanacaste; cf. Janzen 1971; Wilson y Janzen 1972). *S. rostrata* se encuentra en el centro de Panamá (en donde se le llama *S. zonensis*), y en Costa Rica se encuentra en los hábitats de mayor altura y montañosos en donde hay más lluvia.

A. vinifera (fig. 7.13a) es más común en las bajuras de Guanacaste (en alturas menores de 500 m) pero se extiende hacia el sur en los potreros. Su distribución es desde México (donde se le conoce como *A. mexicana*), por lo menos hasta Panamá. Yo creo que fue introducida a Costa Rica por los indios precolombinos ya que no se encontró en ningún hábitat, excepto en sitios perturbados por el hombre: potreros, terrenos abandonados, a las orillas de los caminos, y alrededor de las casas. Invade rápidamente los potreros que no se queman anualmente, las plantas jóvenes tienen gran cantidad de espinas largas sobre las hojas (fig. 7.13b) y no son muy apetecidas por el ganado. Las semillas son llevadas a los potreros por el ganado (cf. Janzen y Martin 1982). Estos animales consumen los frutos (fig. 7.13c) enteros cuando tienen mucha hambre y las pasan intactas y viables en la boñiga. *A. vinifera* se distingue fácilmente de todas las palmeras costarricenses por las pocas espinas en el tronco y por la

gran cantidad en las partes inferiores del raquis (3-10 cm de largo); también tiene pocas espinas en el lado superior, y por los pecíolos densamente espinosos, por los frutos glabros perfectamente esféricos, de 3 cm de diámetro y por sus hojas fuertemente compuestas de 2 a 3 m de largo y cuyas hojas pequeñas se apartan del raquis en cuatro direcciones diferentes, de modo que parecen un hisopo para limpiar botellas. Cada fruto individual contiene una semilla esférica de 20 a 28 mm de diámetro ($x = 7.64$ g de peso fresco, $d.e. = 0.48$, $N = 20$), que consta de un endocarpo óseo muy duro de 3 a 5 mm de grueso; y el interior es un líquido pastoso, blanco, traslúcido, moderadamente duro ($X = 2.41$ g de peso, $d.e. = 0.20$, $N = 20$). El contenido de la semilla tiene sabor a coco pero sin azúcar. Estas semillas formaban parte de la dieta de los indígenas precolombinos y los ratones del género *Liomys* pueden mantener su peso corporal sin otros alimentos.

Se pueden encontrar inflorescencias de coyol recién abiertas desde marzo hasta finales de junio, con el período de floración mayor entre abril y mayo (Parque Nacional Santa Rosa). Al reventar, la inflorescencia es inmediatamente visitada por abejas *Trigona* colectando polen en las flores masculinas. Estas abejas probablemente son las polinizadoras puesto que el coyol puede tener una cosecha grande de frutos aunque los árboles más cercanos estén a varios cientos de metros de distancia. En Santa Rosa, una inflorescencia representativa, de apariencia sana, tenía cerca de 22.500 flores masculinas en 95 ramificaciones (promedio de 550 flores en cada una, $d.e. = 36,0$), y 449 flores femeninas (4,47 c/una, $d.e. = 1,05$). Todas las ramificaciones eran muy similares (con las flores femeninas en la base y las masculinas hacia los extremos) excepto en las ramificaciones terminales (final del eje central de la inflorescencia) en donde había 743 flores

masculinas y 29 femeninas. La inflorescencia produce polen por lo menos dos días y quizá por más tiempo, y además hay una infestación por diminutos gorgojos amarillos, aunque no se conoce su modo de subsistencia.

Las inflorescencias bien desarrolladas del coyol producen de 20 a 250 frutas cada una, que maduran y caen en marzo o junio al año siguiente (de 1-10 inflorescencias por planta). Donde el ganado no llega, las nueces pueden permanecer debajo del árbol sin podrirse. En algunos casos algunos roedores pequeños desconocidos (probablemente *Liomys salvini* o *Sigmodon hispidus*) comen la pulpa exterior de las semillas, compuesta por un almidón algo húmedo y dulcete, pero no pueden quebrar la cáscara. Los pécaris además de comer la pulpa quiebran las nueces con sus poderosos molares. Aparentemente nunca se tragan las nueces enteras. Sin embargo, si el ganado tiene acceso a los árboles de coyol los frutos rara vez permanecen debajo del árbol por mucho tiempo. Las semillas pasan a través del tracto digestivo del ganado pero es muy poco probable que las digieran; creo que no digieren ninguna, ya que hay otras semillas duras y grandes que pasan por el mismo trayecto sin daño aparente. Las nueces de *Scheelea rostrata* también son atacadas por dos especies de coleópteros brúquidos (ponen el huevo en la nuez y luego la larva penetra a través de la cáscara hasta la semilla); en raras ocasiones uno de estos brúquidos también ataca las nueces de *A. vinifera*, pero, aparentemente, no parecen salir de su interior en su forma larval o como adultos jóvenes. Sin embargo, en el Parque Nacional Santa Rosa hay una infestación grande de 1 a 2% de las nueces de coyol por uno de los brúquidos (*Caryobruchus buscki*) en los árboles del bosque secundario. Curiosamente, nunca llega a los altos niveles de infestación que se encuentran en las

nueces de *Scheelea rostrata*, pero, tiene la habilidad de escapar de la nuez. Sospecho que el contenido de la pulpa de la fruta y de la nuez formaban parte importante en la dieta de algunos mamíferos grandes del Pleistoceno (Janzen y Martín 1982). La nuez es tan dura que para abrirla, hay que darle varias veces con un martillo pesado. La vaca, al comer ávidamente estos frutos y al pasar hasta 15 nueces en una sola bofiiga, es quizás ecológicamente un buen sustituto de estos animales.

Las quemadas iniciadas por el hombre dañan seriamente los hábitats ocupados por *A. vinifera*. Aunque las quemadas superficiales en los charrales afectan muy poco la planta, los fuegos más intensos a menudo queman y hasta consumen las hojas, pero no dañan el ápice del tallo, que se encuentra muy profundo entre de las bases de las hojas. Un mes después aparece una hoja nueva en la parte superior de la copa. Un fuego fuerte puede quemar el tronco, que por carecer de cambio no es capaz de regenerarse. Las quemadas repetidas intensas, aún en intervalos de varios años, pueden matar la palmera por la erosión gradual de su capacidad conductora de agua, y a veces perforando el tronco.

Los recursos necesarios para producir frutos y flores se almacenan en el tronco. En algunas especies de palmeras se corta el árbol, se le hace un canal a lo largo del tronco y al fermentarse el líquido que ahí se acumula, rico en carbohidratos, produce el vino de coyol. Sin embargo, se decía tradicionalmente que el vino se hacía trepando al árbol, y cortando y sacando el ápice del tallo y colectando el líquido que ahí se acumula. Este líquido, que contiene los nutrimentos para el desarrollo de las flores o los frutos, entonces se fermentaba hasta varios grados antes de ser consumido. Además de este uso, sospecho que los indios

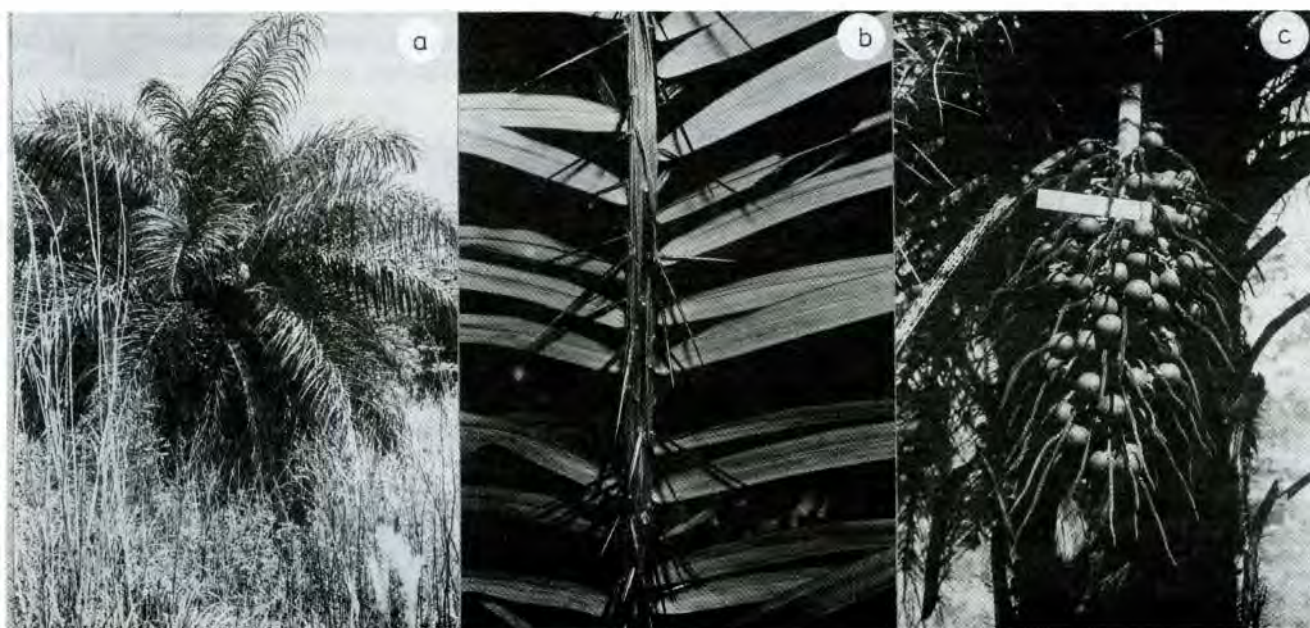


Fig. 7.13 *Acrocomia vinifera*. a) planta adulta cerca de un pastizal de jaragua; la parte superior de la hoja más alta es de 6 m. b) espinas en el lado inferior de la vena central en un mamón. c) racimo de frutos maduros; la longitud de la regla es de 15 mm. Mayo de 1980, Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos de D. H. Janzen).

eran importantes depredadores de las nueces de *A. vinifera* tanto por el mesocarpo, rico en nutrimentos, como por el aceite de la semilla. El aceite se extrae fácilmente, quebrando la nuez entre dos piedras.

Janzen, D. H. 1971. The fate of *Scheelea rostrata* fruits beneath the parent tree: Predispersal attack by bruchids. *Principes* 15:89–101.

Janzen, D. H., and Martin, P. S. 1982. Neotropical anachronisms: The fruits the gomphotheres left behind. *Science* 215:19–27.

Wilson, D., and Janzen, D. H. 1972. Predation on *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles: Seed density and distance from the parent palm. *Ecology* 53:954–59.

Acrostichum aureum (Pteridophyta) (Negra forra, helecho mangle, marsh fern)

L. D. Gómez

Acrostichum aureum, descrito por Linneo en su *Species plantarum* de 1753, se encuentra en todos los litorales tropicales y en algunos subtropicales. Es un helecho terrestre con un rizoma corto, grueso, leñoso, y erecto, cubierto por escamas. Sus frondes son muy largas (hasta 2 m), pinnados, con pinnas enteras grandes, gruesas y coriáceas, glabrescentes y con una fina venación reticulada uniformemente.

Los esporangios se encuentran sobre toda la superficie dorsal de las pinnas fértiles (fig. 7.14), produciendo una capa densa de esporangios, al contrario de lo que sucede en otros helechos tales como *Polypodium*, en que los soros son individuales. Esa condición es llamada el estado “acrosticoide”. Los esporangios están mezclados con paráfisis cúpito-lobulados, que son interpretados como esporangios abortivos. Las esporas son grandes, diminutamente tuberculadas y tetraédricas.

El género consiste de muy pocas especies, de las cuales se encuentran en Costa Rica: *A. aureum*, con todas las pinnas de un mismo fronde fértil y nunca imbricadas, y *A. danaefolium*, con únicamente las pinnas distales fértiles y todas las pinnas algo traslapadas en sus bases. La especie *aureum* se encuentra a todo lo largo de la costa del Pacífico, mientras que *danaefolium* es más abundante en el litoral del Caribe. No se conocen poblaciones mixtas o de híbridos.

Los pteridólogos no se han puesto de acuerdo sobre la delimitación de los grupos mayores de helechos, pero, Copeland (1947) coloca este género en su Pteridaceae, Holttum (1949) la coloca en su subfamilia Pteridoideae de Dennstaedtiaceae, y Ching (1940) la coloca en una familia propia, los Acrostichaceae, esto para citar tres de los más importantes intentos de sistemática de los helechos.

No obstante, su distribución panoceánica, las especies de *Acrostichum* tienen biología similares. En un pantano salobre en el norte de Australia o de las islas

vecinas se presentará *A. speciosum* en el mismo papel de *aureum* o *danaefolium* en los trópicos americanos. El helecho de marisma, *A. aureum*, sintetiza la biología de estas plantas especiales: son típicamente parte de la “franja” de vegetación litoral, en donde los organismos están sujetos constantemente a los depósitos de sal de la atmósfera, como es el caso de San Ramón en las Filipinas (Copeland 1907) o que son decididamente helechos de los pantanos salobres en lo que Schimper (1903) llama la “formación de *Nipa*” y sujetos a la influencia directa de las mareas por lo menos parte del año, como en el frente terrestre de los manglares, los estuarios, y las playas arenosas.

Acrostichum está muy bien adaptado, estructuralmente, a su hábitat, que es en parte húmedo y en parte árido (altas temperaturas, vientos desecantes, y exposición masiva al sol y a los suelos calientes). El número de estomas por mm² puede ser tan alto como 220, equivalente al 35% en la superficie de los frondes. Tiene capas gruesas de tejido epidérmico irregular y hialino por encima y, por debajo, una endodermis incompleta, en capas. Esto es característico de los helechos adaptados a hábitats xerofíticos, pero, en este caso parece que es más bien dirigido hacia la insolación que hacia el equilibrio del agua, a juzgar por la alta densidad de estomas.

Aunque las capas de epidermis están desprovistas de cloroplastos, esto no interfiere con las tasas fotosintéticas, ni tampoco con la estructura xerofítica, si habremos de juzgar el desarrollo abundante o de las plantas.

Los pecíolos de *Acrostichum* a veces tienen una franja angosta, longitudinal, de tejido de color claro, cerca de la base. A esto se le llama pneumatóforo y sirve en la misma capacidad que las estructuras sinónimas de los árboles del manglar: o sea que regula el intercambio gaseoso. Solo ocasionalmente, y en suelos muy limosos, una o dos raíces de cada cepa de helecho de marisma crece hacia arriba, por encima del nivel de la tierra.

Nunca se ha estudiado ni explicado la regulación de las sales en los fluidos celulares del helecho. Los helechos



Fig. 7.14 *Acrostichum aureum*, frondas fértiles con gotas de agua salada excretadas temprano en la mañana. Llorona, Parque Nacional de Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

de pantano no tienen glándulas secretoras de sales como las de *Rhizophora* y otras plantas superiores del mangle pero presentan gutulación abundante. Aparentemente, las sales se acumulan en los tejidos, haciendo que sean poco combustibles, una propiedad descubierta por los aborígenes centroamericanos, quienes a veces usaban las frondas de *Acrostichum* para techar aquellas áreas de sus viviendas en donde colocarían el fogón. Los nuevos colonos adaptaron esta costumbre y llamaron a este helecho "negra forra," refiriéndose a la apariencia negra causada por el hollín en los frondes después de varios meses de uso.

Como en la mayoría de los helechos, aparentemente no hay daños por insectos en las poblaciones de helechos de pantano, debido a la presencia de varios compuestos secundarios y posiblemente a la alta concentración de sales, además de tener una epidermis gruesa. Sin embargo, en algunas áreas en donde hay lirio del pantano (*Crinum erubescens*) o lirio del Caribe (*Hymenocallis caribaea*) o ambos, con los helechos, las formas juveniles de un saltamontes grande, de color rojo y negro, se alimentan de esas monocotiledóneas, y dañan los tallos tiernos de *Acrostichum*.

A menudo se ve en las costas continentales a los cangrejos violinistas (*Uca* spp.) y los de playa (*Ocypode* sp), podando los tallos que crecen muy cerca de sus madrigueras. Todavía queda por explicar el porqué *Cardisoma crassum* o de *Uca panamensis* en los pantanos salobres en la Isla del Coco, bajo las mismas densidades de población y de microtopografía, no hacen podas.

En la Isla del Coco, los frondes (pecíolos, raquis, y pinnas) son severamente parasitadas por un hongo de la familia Hypocreales, *Nectria* sp. No he encontrado literatura sobre el parasitismo por hongos en otros hábitats continentales o insulares.

Por ser un género pantropical, parece lógico pensar que la distribución amplia de las especies de *Acrostichum* se debe a que las esporas son llevadas por el viento, o a la propagación vegetativa cuando fragmentos de los rizomas son llevados a largas distancias por las corrientes marinas después de tormentas, aludes, o inundaciones por los ríos. Los helechos de pantano pioneros, se pueden establecer cerca de la línea de la marea alta y de ahí se difunden con la primera esporulación, colonizando espacios abiertos en donde pueden crecer tan abundante que excluyen al establecimiento de la demás vegetación. Nunca se ha encontrado *Acrostichum* en suelos en transición, como dunas de arena, aun si éstas están próximas a grandes poblaciones de este helecho, lo que podría sugerir la posibilidad de usar el resistente helecho de pantano para estabilizar los terrenos arenosos y controlar así la erosión.

En la mayoría de las floras de helechos tropicales, las especies de este género están clasificadas como plantas típicas de las costas, y Gams (1938) asegura que es una halófito obligada, aunque se encuentran poblaciones exuberantes aisladas muy lejos del mar y en alturas considerablemente mayores. Por ejemplo, en los alrededores de Desamparados, en el Valle Central de Costa Rica, y en Salitral de Santa Ana, al extremo oeste del Valle, se le ha

encontrado en alturas que van de 800 a 1.200 m por lo menos a 100 km de la costa más cercana. La única explicación posible se relaciona con las condiciones edáficas: a la abundancia de sales minerales, principalmente cloratos y nitratos de sodio y potasio, y a los microclimas.

Varios experimentos con *Acrostichum* nos ayudarían a comprender mejor su biología. Por ejemplo, ¿por qué razón los millones de esporas que produce cada planta en cada población no producen miles de gametofitos alrededor del progenitor? ¿Qué proporción de estas esporas es estéril, y favorece el establecimiento de poblaciones clonales, estoloníferas? ¿Cuáles gradientes de salinidad afectan la viabilidad de los rizomas y de las esporas? ¿Cómo es que las esporas de *Acrostichum*, sin perisporio, resisten el transporte a largas distancias, a través de los océanos y el gran trauma fisiológico de las altas temperaturas y de los climas desecadores?

La biología de las fases gametofíticas, como en la mayoría de los otros helechos, puede arrojar datos valiosos sobre la biología de población de las especies del helecho de pantano.

Ching, R. C. 1940. On the natural classification of the family Polypodiaceae. *Sunyatsenia* 5(4):201-5.

Copeland, E. B. 1907. The comparative ecology of San Ramón Polypodiaceae. *Philippine J. Sci.* 2(1):1-76.

———. 1947. *Genera filicum*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica.

Gams, H. 1938. Okologie der extratropischen Pteridophyten. In *Manual of pteridology*, ed. Fr. Verdoorn, pp. 382-419. The Hague: M. Nijhoff.

Holttum, R. E. 1949. The classification of ferns. *Biol. Rev.* 24:267-96.

Schimper, A. F. W. 1903. *Plant-geography upon a physiological basis*. English ed. Oxford: Clarendon Press.

Adiantum concinnum (Pteridophyta) (Alientos, Culantrillos, Common Maidenhair Fern)

W. H. Wagner

Adiantum concinnum, el helecho de este tipo más abundante en América Central, está muy diseminado y se le encuentra aún en las paredes y en las ciudades.

Este helecho es pequeño y delicado, con pequeños frondes bi-o tripinnadas (fig. 7.15), de color verde pálido y hasta de 40 cm de largo y 10 cm de ancho.

Los frondes pueden convertirse en fértiles y producir esporangios cuando muy jóvenes y pequeñas. El tallo es compacto y generalmente tiene de 5-15 frondes, tornándose las mayores parduscas después de muertas. Los frondes nuevos son rojizos o aurantíacos durante el desarrollo. Los pecíolos son cortos y los ejes negros, brillantes, y parecidos a alambres. Las partes de la lámina se traslapan y los segmentos interiores traslapan la vena

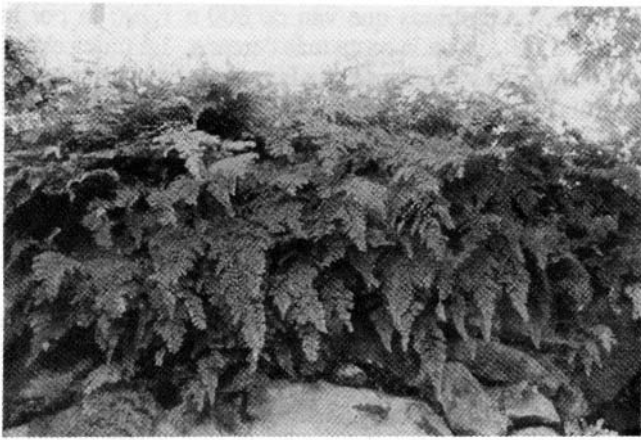


Fig. 7.15 *Adiantum concinnum* sobre una pared de piedra. Parque Nacional de Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto de W.H. Wagner).

central. Los segmentos individuales son aovados y en forma de abanico y son más o menos hondamente párreados, con proyecciones de 1 a 2 mm de ancho.

La reproducción es por esporas, en soros abundantes, en forma de riñón, con un seno angosto en el borde exterior, a lo largo del margen de la lámina. Los esporangios están cubiertos por una lengüeta especializada que está en el margen de la lámina, o sea el falso indusio. Las esporas obtienen una madurez adecuada si se secan las frondas sobre papel; son tetraédricas, bastante lisas, y de 30 a 40 de diámetro.

Los estados protálicos jóvenes son abundantes en los grietas sombreados en la tierra y sobre superficies rocosas. Es fácil encontrar las diminutas plantas sexuales — muy delicadas, de color verde opaco y de cerca de 1 a 3 mm de diámetro— sobre las que se adhieren los esporofitos jóvenes. El contorno de la planta sexual es acorazonado y ancho.

Adiantum concinnum prefiere suelos rocosos y hendeduras en las piedras. En sus hábitats naturales se le encuentra más comúnmente sobre afloramientos rocosos y en las orillas de los riachuelos, pero a menudo se le encuentra abundantemente en sitios alterados por el hombre, tales como los cortes de los caminos y en tapias de piedra.

Hay unas 30 especies de “alientos” o “culantrillos” en Costa Rica, la mayoría en los bosques de bajura, muchos de ellos en hábitats más o menos similares a aquellos de *A. concinnum*. Algunas de las especies gigantes de este helecho alcanzan hasta 1 m de altura y tienen segmentos hasta de 6 X 10 cm. Una gran cantidad de especies se han hecho muy populares como plantas ornamentales en jardines botánicos en las zonas templadas.

***Alfaroa costaricensis* (Juglandaceae)**
(Gaulín, Gavillán)

D. E. Stone

El género *Alfaroa* se encuentra desde México a Colombia en elevaciones medias, en hábitats de Bosque Lluvioso de Premontano. En Costa Rica, hay cuatro

miembros de esta familia de nogales, junto con dos especies del fruto alado *Oreomunnea* (*Engelhardia*). N. del E. Apropiadamente conocido como “volador”, además de “campano”. Curiosamente, no hay nogales (*Juglans*) nativos aquí; el grupo del nogal negro salta desde Guatemala a Colombia y Venezuela, y luego al sur hasta Bolivia y Argentina. *J. boliviana* (C. DC.). Donde fue introducido a Turrialba en 1948 y desde entonces se le ha sembrado con gran éxito, en San José y San Vito de Coto Brus.

A. costaricensis es un árbol grande (hasta 23 m de altura y 90 cm de diámetro), con una copa bien desarrollada y gambas débiles. Es uno de las 21 especies de árboles de Costa Rica con hojas opuestas, y pinnadamente compuestas, según Holdridge y Poveda (1975) (fig. 7.16a). Las hojas nuevas son densamente serradas y pubescentes en la superficie inferior. Los brotes nuevos aparecen en enero al comienzo de la estación seca y son de color rojizo fuerte, y el máximo de florecencia es en febrero. Las flores masculinas, muy reducidas y hasta 50 (fig. 7.16b) se encuentran apiñadas en un eje que forma numerosos amentos, que se encuentran ya sea terminales sobre los brotes o lateralmente, subtendiendo la espiga femenina. Las diminutas flores femeninas carecen de pétalos, pero tienen cuatro lóbulos sepalinos en el ápice (fig. 7.16c). La espiga femenina, a menudo, persiste después de la florecencia (fig. 7.16a). Los frutos que alcanzan a madurar son de 8 cámaras, ovoides, hasta de 22 cm de diámetro y 3 cm de largo, y tienen una densa capa de vellos finos (fig. 7.16d). La cáscara y la corteza son delgadas, y la carne de la semilla es amarga. Al germinar, los cotiledones de la semilla permanecen enterrados en el suelo, dejando únicamente el joven epicótilo expuesto a la depredación; produciendo raíces adventicias nuevas si es destruido el epicótilo. Esta característica, de los cotiledones hipógeos, es derivada en Juglandaceae. Todos los miembros más

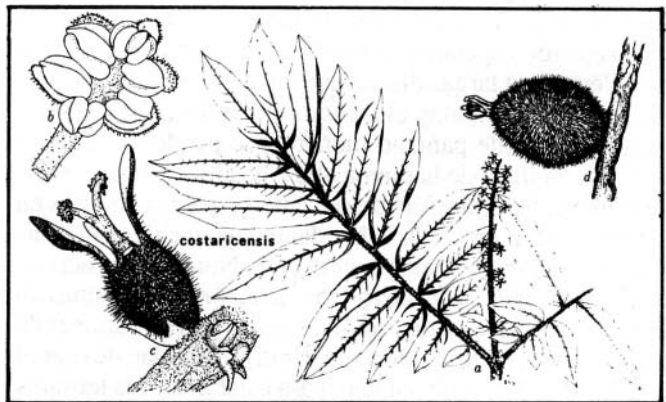


Fig. 7.16 *Alfaroa costaricensis*. a) Rama* con hojas opuestas, pinnadas-compuestas; serradas, truncadas y revolutas en la base; inflorescencia terminal pistilada, con varias flores de tamaño reducido. b) flor masculina separada del amento estaminado, con 6 estambres parcialmente envueltos y subtenidos por los segmentos florales. c) flor femenina subtenida por una bráctea séssil trilobulada; pétalos ausentes; 4 sépalos fusionados en la base para formar una envoltura y libres en los extremos para proteger los estigmas bifurcados y el estilo. d) fruto de cerca de 25 mm de longitud, elipsoidal, pubescente; cáliz persistente en el ápice y bráctea trilobulada en la base.

primitivos del Viejo Mundo, tales como *Engelhardia*, *Platycarya*, y *Pterocarya* tienen plántulas con cotiledones epígeos.

La polinización en *Alfaroa* y en todos los demás miembros de la familia es por viento aunque se ha detectado un olor parecido a gardenias, en los gametos masculinos frescos, de una de las especies costarricenses (*A. guanacastensis*). Los granos pequeños (ca. 25 μ) triesporados, con ornamentación de espínulas diminutas son típicos del polen transportado por el viento, aunque puede ser que los individuos de *Alfaroa* sean autocompatibles. Un taxon muy cercano, *Oreomunnea pterocarpa*, está representado por un espécimen floreciente en el jardín botánico de la Universidad de Costa Rica en San José, y este árbol aislado produce frutos viables.

La madera de *A. costaricensis* es de grano fino, con la corteza exterior blanca, el corazón rosado. Es muy usada en ebanistería, y aún existen algunos rodales extensos. Ocasionalmente, se encuentran árboles aislados entre 600 y 2.220 m de altura. El rodal más grande que he visto fue en la región de Muñeco al sur de Cartago, pero la industria maderera en los últimos años ha reducido considerablemente la población. Aún quedan numerosos árboles en un potrero en las faldas al norte de Varablanca, y se han visto magníficos ejemplares en el exquisito bosque nuboso de Monteverde.

Holdridge, L. R., and Poveda A., L. J. 1975. *Arboles de Costa Rica*. Vol. 1. San José: Centro Científico Tropical.

Manning, W. E. 1957. A Bolivian walnut from Peru growing in Costa Rica. *Brittonia* 9:131.

———. 1959. *Alfaroa* and *Engelhardtia* in the New World. *Bull. Torrey Bot. Club* 86:190–98.

Stone, D. E. 1972. New World Juglandaceae. III. A new perspective of the tropical members with winged fruits. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 59: 297–321.

———. 1973. Patterns in the evolution of amentiferous fruits. *Brittonia* 25:371–84.

———. 1977. Juglandaceae. In *Flora costaricensis*, ed. W. C. Burger. *Fieldiana, Bot.* 40:28–53.

Stone, D. E., and Broome, C. R. 1975. Juglandaceae A. Rich. ex Kunth. *World Pollen and Spore Flora* 4:1–35.

Whitehead, D. R. 1969. Wind pollination in the angiosperms: Evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23:28–35.

Alnus acuminata (Betulaceae) (Jaúl, Alder) W. C. Burger

Betulaceae, una familia principalmente de climas norteños templados que incluye alisos y abedules, está representada por una única especie nativa en Costa Rica. Estos árboles (fig. 7.17), llegan a tener una altura de cerca de 20 m y se les encuentra entre 1.500 y 3.100 m de altitud; a menudo dominan áreas de segundo crecimiento sobre



Fig. 7.17 *Alnus acuminata* en un potrero después de la corta del resto del bosque, cerca de 15 km norte de Heredia, Costa Rica (foto de D. H. Janzen).

cicatrices antiguas de aludes en los bosques de robles. Sus ramas abiertas y bien espaciadas y sus hojas pequeñas (verde-grisáceas) son características de los árboles de crecimiento secundario y sugieren una tasa bastante rápida. Sin embargo, sabemos muy poco sobre su biología. Si es el caso que fueran similares a sus congéneres del norte, podríamos decir que las especies de Costa Rica se polinizan por el viento y que tienen nódulos en las raíces asociados a bacterias fijadoras de nitrógeno (las plantas pequeñas tienen nódulos, D. H. Janzen com. pers.) N. del E. Además, hay corallizas formadas por un simbionte micorrízico obligado, *Alnicola* spp. (Basidiomycetes: Agaricales). Este último aspecto permite a las especies del norte actuar como pioneros en suelos recientemente perturbados, pobres en nitrógeno, tales como arenales y pedregales, explica el porqué las especies centroamericanas se encuentran a menudo en viejos taludes de caminos y aludes, en donde las capas superiores ricas en humo han sido removidas. La polinización por viento aparentemente es rara en los trópicos y está asociada a especies que se encuentran en rodales casi puros, o que son codominantes

en bosques con relativamente pocas especies de árboles, como en los bosques de las alturas de Costa Rica. En los montes arriba de Heredia la población de *Alnus* está, ocasionalmente, sujeta a defoliación extensiva por larvas de insectos cortadores de hojas (D. H. Janzen, com. pers.).

No se conoce que haya *A. acuminata* al norte del Volcán Barva (Barva), aunque la especie se encuentra hacia el norte hasta México. La falta de poblaciones en Tilarán, y a lo largo de la parte norte de la Meseta Central puede reflejar el hecho que para que sea eficaz la polinización por el viento esta especie debe tener una concentración grande de árboles maduros. También, la especie puede faltar al noroeste de Costa Rica debido a que las áreas superiores a 1.500 m son más pequeñas de modo que, como ocurre en las islas pequeñas, el peligro de una extinción es mayor y la oportunidad para una inmigración es menor. *A. acuminata* es un árbol maderero de importancia en las alturas alrededor de San José.

Anacardium excelsum
(*Anacardiaceae*) (*Espavel, Espavé Acajou*).
G. S. Hartshorn y A. H. Gentry

La familia *Anacardiaceae* es principalmente una familia tropical de 73 géneros y aproximadamente 600 especies. El género tipo, *Anacardium*, es nativo de América tropical y cuenta con 8 ó 9 especies, únicamente dos de las cuales se encuentran en América Central. *A. excelsum* se extiende desde Ecuador y las Guyanas a través de la parte norte de América del Sur hasta Honduras. En América Central es un árbol ribereño de la zona de vida del seco bosque tropical, sobre las faldas y aluviones y en las zonas de vida tropicales de Premontano y las húmedas subtropicales, y únicamente sobre aluviones en las zonas de vida del bosque muy húmedo tropical.

A. excelsum es uno de los verdaderos árboles gigantes en América Tropical, alcanzando 50 m de altura y 3 m de diámetro, sobre suelos aluvionales en bosques muy húmedos tropicales, tales como en la planicie de Corcovado. El eje cilíndrico no tiene gambas, aunque la base puede ser algo más ancha. La corteza exterior es de color gris a negro y agrietada verticalmente, no tan prominente como en *Caryocar costaricense* o *Calophyllum* spp. La corteza interior es gruesa, de color rosado, y algo resinosa, con un olor parecido a trementina, típico de la familia. La madera se usa en construcciones, pero, no adquieren un buen acabado, por ser muy fibrosa. Las camas hechas de madera de espavel pueden causar reacciones alérgicas en la piel, como bien lo saben los estudiantes en algunos cursos iniciales de la OET.

Las hojas son simples, alternas, y obovadas, de 30 cm de largo, en manojos en los extremos de las ramas. Hay panículas terminales de flores grandes, abiertas, y pequeñas, de color crema, desde febrero a mediados de abril en Guanacaste (Frankie, Baker, y Opler 1974). Estas flores pequeñas, inconspicuas, son típicas de una gran cantidad de árboles tropicales de cuya biología de polinización se

conoce muy poco y menos aún, sobre su significado para la organización de la comunidad florística.

El fruto consiste de una única nuez, curva, similar a la semilla del marañón (*A. occidentale*), distalmente sobre un receptáculo carnoso o hipocarpo que es un pedicelo acrescente (fig. 7.18). Las semillas crudas de ambas especies son altamente tóxicas. Hay reportes de casos de ceguera y de severas reacciones alérgicas entre los obreros que tuestan estas semillas, por efecto de los vapores tóxicos. El receptáculo grande, carnoso, del marañón (*A. occidentale*) es delicioso cuando se le come crudo y se le usa mucho en una bebida enlatada que lleva el mismo nombre. El receptáculo carnoso de *Anacardium* es llevado por los murciélagos frugívoros a sus comederos, donde dejan caer las semillas intactas.

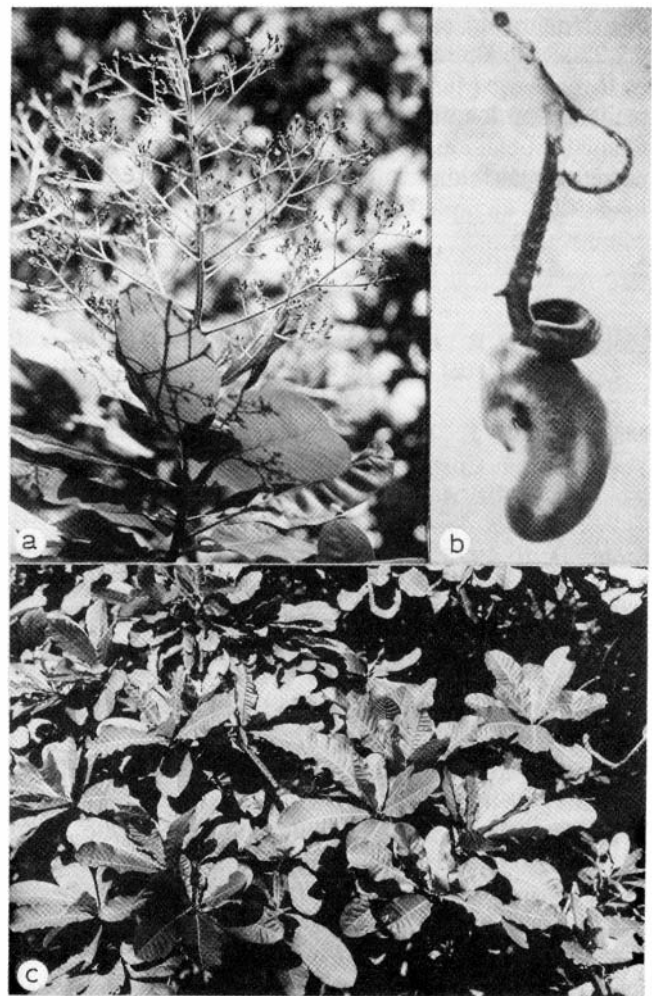


Fig. 7.18 a) inflorescencia de *Anacardium excelsum* (longitud aproximada de 40 cm). b) fruto maduro; el objeto grande curvado es una cubierta rica en resinas que circunda la semilla silvestre (Cashew), mientras que la estructura fuertemente enroscada en el plano horizontal es el receptáculo de la fruta, (homólogo del "marañón" de *Anacardium occidentale*, de valor comercial) y es parte de lo que comen los murciélagos al dispersar las semillas. c) follaje maduro de *A. excelsum*; la longitud de las hojas inferiores es cerca de 25 mm. Parte meridional de Guanacaste, Costa Rica (fotos de D. H. Janzen).

Bentley, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8:407–27.

Elias, T. S. 1972. Morphology and anatomy of foliar Frankie, G. W.; Baker, H. G.; and Opler, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881–919.

Record, S. J., and Hess, R. W. 1943. *Timbers of the New World*. New Haven: Yale University Press.

Anguria y *Gurania* (*Cucurbitaceae*) (Pepinos de Monte)

L. E. Gilbert

Entre las pocas especies de cucurbitáceos polinizadas por aves y mariposas hay dos géneros de bejucos, primordialmente de los bosques muy húmedos, *Anguria* (algunas especies conocidas, hoy como *Psiguria*) y *Gurania*.

Estos géneros necesitan una revisión taxonómica, de modo que los nombres que se usan aquí pueden cambiar en el futuro. En Costa Rica, sin embargo, no hay problema para separar las cuatro especies coexistentes, dos en cada género. Típicamente, en las especies de *Gurania* (fig. 7.19b) las flores están en unos pedúnculos largos y erectos y se producen continuamente durante varios meses a una tasa de 0,3 a 1,0 flores por día. Las flores femeninas se producen dos en cada nudo sobre ramas que en algún período fueron masculinas. El cambio es tan completo, que los botánicos han mirado estas plantas como dioicas en lugar de monoicas tardías, como realmente son.

Las flores tienen cálices de un color anaranjado brillante y los pétalos son amarillos y que al principio parecen anteras. El polen se dispersa en tétradas de 100. Las especies más comunes, en Costa Rica, son *Gurania leyvana*, una especie polinizada por colibríes que puede convertirse en un bejuco robusto en el dosel del bosque pluvial, y *Gurania costaricensis*, una planta de menor tamaño que ocupa las orillas de los bosques y que es de sucesión primaria. Los lóbulos del cáliz de *G. leyvana* inhiben las visitas de las mariposas, mientras que *G. costaricensis* tiene las flores de menor tamaño y el néctar y el polen son más aseguibles, por lo que es muy visitada por las mariposas *Heliconius*, que se alimentan de su polen y, en ocasiones, por colibríes. Los frutos maduros, de color verde, son dispersados por murciélagos.

Las especies de *Anguria* (*Psiguria*) son idénticas a *Gurania* en la forma del zarcillo, en la carencia de estípulas y nectarios, en el tipo de inflorescencia masculina y femenina, y en la morfología del polen; también sus semillas son dispersadas por murciélagos. Se puede diferenciar *Anguria* por sus hojas glabras, brillantes, de color verde oscuro, y coriáceas. También, los cálices de las flores son verdes en lugar de anaranjado, y los pétalos son anaranjados o rojos (fig. 7.19a) y muy bien desarrollados en comparación con los pétalos amarillos, pequeños, de *Gurania*.



Fig. 7.19 a) *Anguria*: inflorescencia masculina con una flor abierta y botones de varias edades. Sirena, Parque Nacional de Corcovado, Península de Osa, Costa Rica. b) *Gurania*: inflorescencia masculina; parte interior del Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (fotos, D. H. Janzen).

Anguria pachyphylla es un bejuco del dosel con hojas trilobuladas —por lo general divididas en forma completa—. Las flores masculinas se pueden presentar en una inflorescencia durante 5 meses y pueden permanecer en una planta por mucho más tiempo. Un individuo muy grande de esta especie se puede ver a la orilla del bosque, inmediatamente al sureste de la estación en La Selva. Ha estado en condición femenina varias veces desde 1974. Una rama femenina estuvo alternando entre flores y frutos hasta que llegó a tener una longitud de cerca de 15 m y llegó hasta el suelo. *A. pachyphylla* es una de las fuentes principales de polen y de néctar para las mariposas *Heliconius*.

Anguria warscewiczii ocupa las orillas de quebradas y ríos pequeños. Es de menor tamaño que *A. pachyphylla*, y tiene ramas de 5 a 10 m de largo en lugar de las de 20 a 30 m. Las hojas también son trilobuladas pero tienen una característica forma angular. Los pétalos son de color anaranjado en lugar de rojo. *A. warscewiczii* es la única especie de los dos géneros que invade los bosques deciduos de Guanacaste, y se le encuentra a lo largo de las quebradas y en lugares como Taboga, cerca de Cañas.

Todas las *Anguria* ofrecen recursos fácilmente accesibles para las mariposas *Heliconius* y son muy visitadas por ellas. Aunque los colibríes no están mecánicamente

excluidos, aparentemente no compiten muy bien con los insectos. En algunas *Gurania* que no tienen dispositivos para excluir a los *Heliconius*, aparentemente tanto los colibríes como las mariposas, pueden ser polinizadores importantes. En un caso extremo, una *Gurania* peruana no solamente excluye las mariposas por medio de los lóbulos del cáliz, que son del tipo que se ve en la especie costarricense *G. leyvana*, sino que no los abre, de modo que únicamente los pájaros pueden forzar su entrada a la flor. El acceso al polen está totalmente vedado para las mariposas *Heliconius*.

Los parásitos y depredadores de *Anguria* y *Gurania* aparentemente son los mismos para ambos géneros. Un hemíptero coreido vistoso, iridescente, con una barra anaranjada en sus élitros es un parásito importante de estos bejucos. Estas especies de *Paryphes* dañan las flores, los frutos, los brotes y las hojas tiernas. Las moscas tefritidas, *Blephoneura* spp., atacan las flores masculinas y femeninas. Una especie de Pyralidae (*Lepidoptera*) emparentada con *Diaphania* spp., es un defoliador mayor de *Anguria* y posiblemente de *Gurania* y algunos pulgones también las atacan. Las ardillas y las loras parecen ser los mayores depredadores de los frutos inmaduros, y deben protegerse los experimentos de polinización con jaulas de alambre grueso alrededor de las inflorescencias femeninas.

El tiempo entre la semilla y la madurez sexual puede ser tan corto como seis meses en algunas especies de *Anguria* de sucesión primaria, en el invernadero. En algunas especies mayores del dosel, pueden transcurrir varios años entre la germinación y la producción de frutos.

Entre algunos experimentos interesantes que se puede hacer con estas plantas están: (1) una demografía comparativa de *Anguria* y *Gurania* en hábitats de diferentes sucesiones; (2) la relación de la herbivoría con la producción de flores y la condición sexual; (3) una fenología comparativa de especies simpátricas; (4) evaluación de la importancia relativa en los polinizadores aparentes.

Heywood, V. H. 1978. *Flowering plants of the world*. New York: Mayflower Books. This contains a color illustration of female flowers of *Gurania*.

***Asclepias curassavica* (Asclepiadaceae) (Bailarina, Mata Caballo, Mal Casada, Milkweed)**

M. F. Willson y M. N. Melampy

Asclepias curassavica (fig. 7.20) está ampliamente distribuida en los Neotrópicos y subtropicos, desde cerca del nivel del mar hasta alrededor de 2.000 m, y ha sido introducida al Viejo Mundo. Woodson (1954) la llama una anual, pero las matas podadas y aquellas en invernaderos pueden vivir varios años; sospechamos que probablemente es una planta perenne. Es una maleza que

florece en cualquier época del año, se encuentra a menudo a las orillas de los caminos y en potreros. Las flores son rojizas anaranjadas (corola) y amarillas (gimnostegio) y comúnmente son visitadas por mariposas (y polillas), abejas, y avispa, moscas y escarabajos.

Las flores tienen cinco "capuchas" que contienen néctar y que separan cinco cámaras estigmáticas alrededor de los gimnostegios. Por encima de cada cámara estigmática hay una "mancha" oscura que es el corpúsculo que conecta cada par de polinios entre sí, que a su vez se encuentran en cavidades a ambos lados de la cámara estigmática. Cuando los insectos visitan la flor en busca de néctar, a menudo hacen resbalar sus patas o su proboscis a un lado del gimnostegio entre las capuchas, de modo que cuando retiran estos apéndices, frecuentemente traen consigo un par de polinios, estos se secan y se retuercen para, supuestamente, facilitar su inserción en la cámara estigmática, cuando el vector se posa sobre otra flor; aparentemente para que haya una fertilización exitosa debe insertarse el polinio en forma adecuada, o sea que el lado más convexo del polinio debe entrar primero.

Generalmente hay de siete a diez flores (cerca de 2-15) en una inflorescencia de *A. curassavica*, y no encontramos variación geográfica entre todos los sitios que visitamos en Costa Rica. La concentración de néctar en cuatro muestras en San Vito, en julio de 1973, era entre 8 y 24% de azúcares (P. Hoch, com. pers.). Aunque en cada inflorescencia (en julio de 1973) se inicia el crecimiento de varias "vainicas" (folículos), rara vez llega a madurar más de una; sin embargo, en enero y febrero de 1975, cerca de Monteverde eran muy comunes las vainicas múltiples, con un promedio de 1,9 por inflorescencia en Río Negro; 1,3 en Pensión, y 1,7 en San Luis (en donde el máximo fue cuatro). Cada flor contiene dos ovarios con numerosos óvulos, pero rara vez ambos llegan a convertirse en frutos maduros.

El inicio de la producción de vainas, aumentó levemente con el tamaño de la inflorescencia en algunos lugares pero no en todos. No hubo patrones aparentes en San Vito de Coto Brus, ni en Virgen (Sarapiquí) en julio de 1973. En enero y febrero de 1975 estudiamos tres lugares cerca de Monteverde: San Luis a más o menos 900 m, Pensión a 1.400 m, y Río Negro a 1.600 m. En San Luis y Pensión, obtuvimos un coeficiente de correlación de 0,22 para vainicas que tuvieron su inicio como una función del número de flores por inflorescencia. Obviamente, esto explica la poca variación que hay en el número de vainas jóvenes; y en Río Negro la correlación no fue significativa. La relación del tamaño de la inflorescencia fue aún menor que con la maduración de la vainas: en San Luis el coeficiente de correlación fue 12; y en los otros dos sitios no hubo una correlación significativa (Willson y Price 1977).

El número total de semillas por vaina (en julio de 1973) fue: Cartago $x = 96$ (*D.E.*, 2,62, *N* = 15); San Vito de Java, $x = 102$ (*D.E.*, 1,96, *N* = 77); La Pacífica, cerca de Cañas, $x = 97$ (*D.E.*, 2,05, *N* = 20); La Virgen, cerca de Puerto Viejo, $x = 62$ (*D.E.*, 4,70, *N* = 16); en enero y febrero de 1975 cerca de Monteverde, los números fueron como



Fig. 7.20 *Asclepias curassavica*: planta adulta cerca de canal de irrigación. Finca La Pacífica, cerca de Cañas, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

siguen: San Luis, $x = 81$ (*D.E.*, 1,7, $N = 152$); Pensión $x = 66$ (*D.E.*, 3,0, $N = 40$); Río Negro, $x = 57$ (*D.E.*, 4,3 $N = 18$).

En un estudio de tres poblaciones norteamericanas en Illinois (*Asclepias syriaca*, *A. verticillata*, *A. incarnata*) se demostró que la producción de vainas (para evaluar el éxito femenino de la planta) fue limitado, no por la actividad del polinizador, sino por la falta de energía y de nutrimentos (v.g., Willson y Price 1977, 1980; Willson y Bertin 1979). Estas tres especies y *A. curassavica* mostraron todas un porcentaje muy bajo de iniciación de vainas, aunque la mayoría de las flores fueron polinizadas (por lo menos en las especies norteamericanas). En las tres especies norteamericanas hubo muchos abortos (generalmente cerca del 70%) de las vainas jóvenes que llegaron a formarse. Este no fue el caso con *A. curassavica*, en que maduró cerca del 40% de las vainas jóvenes (excepto en Río Negro, en donde menos del 10% sobrevivió). No sabemos si *A. curassavica* está limitada por los polinizadores o por los recursos "alimenticios". Sin embargo, las siguientes observaciones son pertinentes (y es fácil comprobarlo experimentalmente). En primer lugar, en Illinois, la inhabilidad de las inflorescencias de *A. curas-*

savica para producir vainas fue mayor que en las otras tres especies. En general menos de 40% de las inflorescencias, excepto las muy pequeñas, fallaron. Sin embargo, en *A. curassavica* generalmente sólo cerca del 50-90% de las inflorescencias no iniciaron la producción de vainas (la tasa de iniciación fue mayor únicamente en inflorescencias de 11 o más flores). En segundo lugar, la remoción de polinios en *A. syriaca* tuvo porcentaje de dos a cuatro pares de polinios por flor (Willson y Price 1977; Willson y Bertin 1979). En 1975, la remoción de polinios por cada flor de *A. curassavica* fue bastante más baja y disminuyó conforme aumentó la altitud: En San Luis, $x = 1,72$ (*D.E.*, 0,08, $N = 352$); Pensión, $x = 1,09$ (*D.E.*, 0,06, $N = 314$); Río Negro, $x = 0,09$ (*D.E.*, 0,09, $N = 155$). Supuestamente, todos los polinios removidos no fueron insertados adecuadamente en una cámara estigmática receptiva, aunque los antecedentes indicaran lo contrario. De modo que estos datos sugieren que las limitaciones en la producción de vainas por el polinizador son más aparentes en *A. curassavica* que en las especies de Illinois.

La gradiente de desarrollo de vainas y la remoción de polinios de Río Negro a San Luis en Monteverde probablemente refleja las diferencias, sorprendentes, en el clima entre estos dos lugares. Río Negro y, en menor grado, Pensión, están sujetos a neblinas y temperaturas bajas (cerca de 60°F) durante los días nublados y ventosos durante la época seca. Río Negro está cerca de la división continental, y Pensión está más abajo y adyacente al poblado de Monteverde. El sitio de San Luis es mucho más seco y más cálido, ya que está situado en un valle sobre el lado pacífico de la división continental, por debajo de Monteverde. Por ser los vientos en San Luis secos y calientes, los herbívoros, como los áfidos, que no pueden tolerar la desecación, no se encuentran sobre *A. curassavica*. Pero en lugares de clima más benigno como Pensión y Río Negro, los áfidos son comunes. Otros herbívoros, como las larvas de las mariposas monarca, también parecen ser más abundantes y causar mayores daños en Pensión y en Río Negro; los polinizadores, especialmente las mariposas, también parecen ser menos activos en Pensión y Río Negro que en San Luis, lo que se puede atribuir a las temperaturas más bajas en alturas mayores.

Otro factor que afecta la producción en *A. curassavica* es la interacción de los ladrones de néctar con los legítimos polinizadores. Wyatt (1974), encontró que en Paloverde las inflorescencias de *A. curassavica* protegidas contra los ladrones de néctar por una sustancia pegajosa, tenían una tasa algo menor de remoción de polinios que las inflorescencias que no tenían esa protección. Sin embargo, las inflorescencias protegidas, que contenían cantidades relativamente grandes de néctar, tenían una inserción de polinios más alta que las inflorescencias no protegidas. El robo de néctar parece obligar a los legítimos polinizadores a visitar una cantidad mayor de flores, pero los volúmenes altos de néctar probablemente resultan de visitas más largas por el polinizador, lo que aumenta la probabilidad de la inserción de los polinios. Por lo tanto, los ladrones de néctar pueden reducir la producción de vainas en *A. curassavica*.

- Willson, M. F., and Bertin, R. I. 1979. Flower visitors, nectar production, and inflorescence size of *Asclepias syriaca* L. *Can. J. Bot.* 57:1380-88.
- Willson, M. F., and Price, P. W. 1977. The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). *Evolution* 31:495-511.
- . 1980. Resource limitation of fruit and seed production in some *Asclepias* species. *Can. J. Bot.* 58: 2229-33.
- Woodson, R. E. 1954. The North American species of *Asclepias* L. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 41:1-211.
- Wyatt, R. 1974. The impact of nectar-robbing ants on the pollination system of *Asclepias curassavica*. OTS Coursebook 74-1.

***Bixa orellana* (Bixaceae) (Achiote, Annatto)**
B. L. Bentley

Bixa orellana, un género monoespecífico de la familia *Bixaceae*, es un arbusto atractivo, grande (hasta 10 m de alto) con hojas verdes, brillantes, ovadas. Las flores, grandes (5-8 cm), de color rosado o blancuzcas (fig. 7.21), en panículas terminales, aparecen al final de la estación húmeda (octubre-noviembre en Guanacaste) o por períodos más largos en lugares más húmedos.

Las flores se abren antes del amanecer y son visitadas por abejas grandes, euglosas y ptiloglosas. Más avanzada la mañana, las abejas más pequeñas, como *Trigona*, también visitan las flores. Ya que las flores no



Fig. 7.21 *Bixa orellana*: Flor y botones florales (esferas). Finca la Pacífica, cerca de Cañas, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto, D. H. Janzen).

tienen nectarios, la “recompensa” para los polinizadores es el polen —que es copioso. Las flores se marchitan al mediodía y la corola cae ya avanzada la tarde.

Por considerársele un árbol ornamental y una fuente de un colorante rojo (achiote o anatto), *Bixa* es muy común en toda Costa Rica por debajo de 1.500 m. Es muy común en Guanacaste, cerca de los ríos, y en las bajuras del Atlántico, en las orillas de los caminos, especialmente cerca de las casas rurales (v. g., en la carretera, cerca de Puerto Viejo). Si no es nativa en Guanacaste, está completamente naturalizada allí.

Los frutos espinosos son algo variables en tamaño (1,5 - 5 cm de diámetro) y en forma (de “alfiletero” a “corazón de Jesús”). Por ser los frutos a menudo de un rojo intenso, la planta puede ser fácilmente identificada, aun cuando no está en flor. Las semillas son atacadas en estado inmaduro de coreidos y por el coleóptero brúquido (*Stator championi*) después que se abre la cápsula.

La planta tiene nectarios extraflorales sobre el nudo y en el pedúnculo de la flor y del fruto. Los nectarios del tallo son activos únicamente cuando el follaje es muy joven, pero aquellos del pedúnculo son activos desde que el botón llega a la madurez hasta que la cápsula de la fruta se seca. Las hormigas atraídas a estos nectarios (notablemente *Ectatomma tuberculatum*, *E. ruidum* y varias especies de *Camponotus* y *Creमतogaster*) reducen el efecto de insectos herbívoros sobre los tallos y las frutas en desarrollo.

El colorante rojo y aceitoso de la semilla ha sido usado en toda la América tropical, desde tiempos precolombinos, para decorar el cuerpo y como colorante para los alimentos.* Hoy se les usa para dar color al arroz con pollo. Se está ensayando como un colorante “natural” para alimentos como la margarina (es amarillo cuando se le diluye) y otros productos que requieren un colorante soluble en aceite.

Bentley, B. L. 1977. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). *J. Ecol.* 65:27-38.

***Blakea* (Melastomataceae) (San Miguel)**
C. Lumer

Blakea (Melastomataceae), un género de hemiepifitas, es esencialmente del montano Neotropical con varias especies distribuidas en las bajuras de Centro y Sur América. Cinco especies se encuentran en las vecindades de la Reserva del Bosque Nuboso de Monteverde (*B. anomala*, *B. gracilis*, *B. chlorantha*, *B. grandiflora*, y *B. tuberculata*). Las plantas son amantes del sol y crecen en varios niveles del dosel incluyendo el más alto. Sin embargo, se les encuentra muy a menudo en los troncos de árboles caídos o sobre los tocones en los claros de luz causados por la caída de árboles o en claros hechos por el

* N. del E. Utilizado durante la Colonia como sustituto del azafrán.

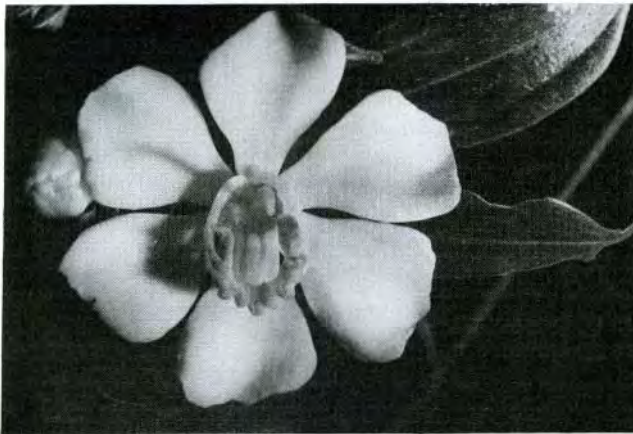


Fig. 7.22 *Blakea gracilis*: Flor con el arreglo de los estambres en forma de anfiteatro, típico de la mayoría de las especies de *Blakea* (pero no todas). Monteverde, Provincia de Puntarenas, Costa Rica (fotos, C. Lumer).

hombre. Es en estas áreas que se les encuentra para la investigación. A menudo no nos damos cuenta de que estas plantas son del dosel, a menos que nos llame la atención por los pétalos, los frutos y las hojas sobre el suelo.

Con una excepción, (*B. chlorantha*), aquellas especies que se encuentran en el área de Monteverde tienen flores relativamente grandes y vistosas (fig. 7.22) que van de blanco a rosado. Como todos los demás miembros de Melastomataceae, estas flores no tienen néctar y tienen anteras, que sueltan el polen a través de poros terminales.

Muchas especies de abejas visitan estas flores, incluyendo *Xylocopa* sp., *Epicharis* sp., *Melipona fasciata*, dos especies de *Bombus*, dos especies de *Trigona*, y tres especies de *Eulaema*. Las abejas, al posarse sobre las anteras, hacen vibrar sus músculos de vuelo indirecto, causando que el polen se suelte por los poros de las anteras; las abejas luego se limpian y recogen el polen.

Tres de estas especies (*B. anomala*, *B. gracilis*, *B. chlorantha*) tienen un período de floración bastante largo, de hasta seis u ocho meses. Mientras que el período de floración es básicamente sincrónico por especie, el inicio y la terminación pueden variar, hasta por dos meses de planta a planta dentro de una especie.

Las otras dos especies (*B. grandiflora* y *B. tuberculata*) tienen un período de floración bastante corto durante la época lluviosa.

Con excepción de *B. chlorantha*, la biología floral de las plantas es similar, o sea que son autocompatibles; que tienen flores vistosas abiertas, que carecen de nectarios, y que son polinizadas por abejas. *Blakea chlorantha*, sin embargo, tiene néctar, tiene flores verdes pequeñas, en forma de campana, y es polinizada por roedores que visitan las flores por la noche en busca de néctar. En estas flores, el polen es disparado por las flores cuando se ejerce una leve presión sobre la parte externa de los pétalos o cuando se hurga la base de las anteras. Esto ocurre cuando el roedor toma la flor con sus patas delanteras, haciendo presión sobre los pétalos, y hurgando con su lengua en busca de néctar.

Blakea gracilis no se encuentra en la reserva, pero es común en el bosque inferior más seco del valle de San Luis. En el área de Monteverde se le ve a menudo en los potreros creciendo sobre los tocones de árboles, en donde las vacas se comen los tallos, las flores, los frutos, y las hojas. Localmente, la gente le llama "San Miguel". y también encuentran que las flores y frutos son de buen sabor, algo ácidos por su contenido de ácido oxálico.

Todas las cinco especies de *Blakea* en Monteverde tienen frutos rojos y atractivos que contienen aproximadamente 1.000 semillas cada uno. Una inspección cuidadosa a menudo muestra que estas "plantas" están formadas por muchas plantas, lo que al observador casual parece ser una sola, probablemente debido al método de dispersión de la semilla. O sea, un fruto con muchas semillas es comido por un pájaro o por otro animal, que luego la defeca o la regurgita, dejando caer un número grande de semillas que germinan en un mismo lugar.

Este método de dispersión y el hábitat consecuente da lugar a una pregunta interesante acerca de la polinización y del flujo de genes. Muchas de las abejas pequeñas, tales como *Melipona fasciata*, parece que pasan largos ratos sobre "una planta" pueden estar transportando polen entre plantas que crecen muy juntas, mientras que las abejas más grandes, que visitan una cantidad menor de flores por "planta", probablemente están involucradas en el flujo de genes entre plantas muy dispersadas.

Almeda, F. 1974. A new epiphytic *Blakea* (Melastomataceae) from Panama. *Brittonia* 26:393-97.

Gleason, H. A. 1945. On *Blakea* and *Topobea*. *Bull. Torrey Bot. Club* 72:383-93.

Janzen, D. H. 1971. Euglossine bees as long distance pollinators of tropical plants. *Science* 171:203-5.

Lumer, C. 1980. Rodent pollination of *Blakea* (Melastomataceae) in a Costa Rican cloud forest. *Brittonia* 23:512-17.

Wille, A. 1963. Behavioral adaptations of bees for pollen collecting from *Cassia* flowers. *Rev. Biol. Trop.* 11: 205-10.

Bromelia pinguin y *B. karatas* (*Bromeliaceae*) (Chiras, Piñuelas)

W. Hallwachs

Como sucede con las acacias cornezuelos (*Acacia*), con sus hormigas agresivas y con "Mala mujer" (*Cnidoscolus urens*) con sus pelos urticantes, es fácil reconocer las bromelias terrestres *Bromelia pinguin* y *B. karatas* después en el primer encuentro. Estas son, entre las plantas espinosas, las más espinosas, y características de los hábitats caducifolios de Guanacaste (otras son *Randia echinocarpa*, *Bombacopsis quinatum*, *Xanthoxylum setulosum*, *Bactris minor*, *Acrocomia vinifera*, *Chomelia spinosa*, *Mimosa pigra*, *Pithecellobium mangense*, *Jacquinia pungens*, varios cactus, *Agave*, etc.

época seca, pero aún estaban vivas (mayo 1980, Parque Nacional San Rosa). Otras plantas, a varios metros, más atrás en los mismos farallones, pero bajo una sombra liviana y algo protegidos del viento, estaban tan turgentes como aquellos que estaban en las áreas abiertas en el bosque.

Como sucede con las piñas y todas las demás bromeliáceas, las hojas nuevas salen del centro de la corona. En *B. pinguin* y *B. karatas* las hojas nuevas se producen una a la vez, y en una espiral, con un poco más de 120° entre las hojas. Una hoja nueva, por lo tanto, no está directamente por encima ni le produce sombra a las hojas por debajo de ella, sino hasta varias capas hacia abajo en la espiral. En una muestra de 24 plantas, había casi igual cantidad de espirales de crecimiento tanto diestro como siniestro. Un brote lateral producido vegetativamente puede tener o no la misma cantidad de hojas espirales derechas o izquierdas, como su progenitor. En 1980, plantas ya establecidas de *B. pinguin* produjeron cerca de ocho hojas nuevas durante la estación lluviosa en San Rosa (mayo a diciembre). Las plantas que han producido un brote floral no son capaces de producir hojas nuevas, pero los brotes vegetativos de tales plantas crecen muy rápidamente; uno produjo 20 hojas en un período de 7 meses.

Las hojas maduras son casi verticales en la base pero crecen hacia afuera y hacia arriba hasta formar una curva suave hacia la tierra. En corte transversal, las hojas tienen forma de U especialmente en la base. El agua y los desechos se canalizan naturalmente por esta canoa hasta las axilas entre la base de la hoja y el centro de la planta. Aunque estas bromelias pueden recoger mucha humedad y nutrimentos que se juntan en estas axilas de la hoja, no están tan finamente diseñadas para ello, como lo están las bromelias de tanque, epifíticas, y no tienen tricomas especializados en absorber agua desde las superficies anchas de las hojas, como lo hacen muchas bromelias epifíticas (Benzing 1977; Benzing y Burt 1970; Benzing y Renfrow 1971). Sin embargo, al canalizar el agua de lluvia por las hojas pueden aprovechar al máximo la cantidad de agua que llega a las raíces.

El metabolismo del ácido crasulácico se da en *B. pinguin*, así como lo hacen todas las otras especies de la subfamilia Bromelioideae que se han estudiado (Medina 1974).

Al envejecer las hojas sanas, mueren lentamente desde el extremo hacia adentro. Las hojas nuevas, generalmente, tienen los extremos de color café. *B. pinguin* es la planta hospedera de *Dynastor darius* (Satyridae) (Aiello y Silberglied, 1978). Las orugas empiezan a comer del margen espinoso de la hoja hacia adentro; el período de alimentación larval es probablemente durante las últimas dos terceras partes de la época lluviosa. Aunque las plantas son perennifolias, no hubo pruebas de que las larvas se alimentaran en la época seca de 1980. Entre 24 plantas, dos de ellas juntas y que estaban muriendo después de producir frutas y flores, tenían túneles hechos por minadores de hojas.

B. pinguin y *B. karatas* se reproducen sexualmente y también vegetativamente. Una planta de tamaño media-

no a grande produce un brote lateral cerca de la base; este brote está conectado a la planta madre por un tallo parecido a una manguera de jardín. Los brotes laterales nuevos son fáciles de reconocer aun después de que están firmemente enraizados, por la presencia de su tallo y por lo corto de las hojas mayores en la base de los tallos ya enraizados. He visto una planta grande con un tallo fructífero que tenía dos brotes laterales muertos y uno vivo, y dos plantas vivas que eran claramente brotes laterales de una única planta que había muerto hacía mucho tiempo y casi había desaparecido pero, como regla general, un brote lateral vivo al mismo tiempo es lo común. Las ramas laterales pueden echar raíces en una distancia tan corta como de 28 cm desde la planta madre, o sea 50 cm del centro del brote lateral al centro de la planta madre.

Como en muchas otras bromelias, las hojas superiores más jóvenes de *B. pinguin* se distinguen por el color rosado cuando la inflorescencia se está desarrollando. Esta inflorescencia (fig. 7.23b) es un tallo erguido, con cerca de 100 flores rosadas que se encuentran muy hondamente en las brácteas, que son de color blancuzco a gris; cada día se abren de 1 a 4 flores durante varias semanas, que son visitadas por mariposas piéridas (*Eurema diara* y *Phoebus* spp.) y por colibríes. Cuando maduros, los frutos son de 2 a 3 cm de diámetro, esféricos, de color amarillo, diseñados para ser comidos por un vertebrado grande. Cada uno contiene una pulpa jugosa blancuzca, de un sabor agrídulce, y de cinco a quince semillas negras de 3 a 4 mm de diámetro a las que se adhiere la pulpa. Hay de 5 a 20 frutos en cada espícula. La planta muere lentamente después de fructificar, pero generalmente deja un brote lateral vivo. La inflorescencia de *B. karatas* es sésil, por lo que es fácil reconocer esta especie poco común. Las hojas parecen ser más angostas y más hondamente parreadas y no tienen el daño típico —una mancha ovalada de tejido muerto de color café posiblemente causada por un hongo— que es característica de *B. pinguin*; las espinas sobre el margen de la hoja también están separadas (de 4,5 a 5 cm vs. ca. 3 cm sobre las hojas enteramente desarrolladas).

Las manchas de *B. pinguin* y *B. karatas* se pueden formar por una gran dispersión vegetativa o por medio de una combinación de crecimiento vegetativo y por dispersión de sus semillas a corta distancia. Aunque puede haber una cantidad grande de plantas genéticamente iguales en el mismo bosque, el hecho de que las plantas deban aumentar el tamaño antes de florecer y que la fructificación no necesariamente pueda ser estacional, le da a las plantas una oportunidad de reproducirse por extra cruzamiento ("outcrossing"); es posible que dos individuos en el mismo bosque no estén floreciendo al mismo tiempo.

Bromelia pinguin es a la vez muy diseminada y común; se le encuentra en hábitats secos desde México a Venezuela, así como en las islas del Caribe (Foster 1952). En los bosques pluviales de Centro América hay una bromelia análoga terrestre, espinosa y de frutos dulces, *Aechmea magdalenae*. Las inflorescencias nuevas de *B. pinguin* son consumidas por los humanos como una legumbre (Spencer 1981). Las bromelias terrestres se

siembran para su fibra, así como en setos, y se prepara un vermífugo de algunos miembros del género *Bromelia*, así como de la piña. Todos los frutos que se conocen de las bromelias son comestibles (Spencer 1981), y algunos son deliciosos aunque es difícil para los mamíferos grandes cosecharlos, como fue descrito, en 1857, por un profesor de Middlebury College, I. F. Holton:

"Llegué a otra planta (*Bromelia karatas*) con hojas espinosas, erguidas, muy parecidas a aquellas del ágave. Las hojas interiores son rojas, y dentro de ellas hay un capítulo de flores de 6 pulgadas de diámetro, que da lugar a gran cantidad de frutos del tamaño de un dedo. Esta planta lleva el nombre de piñuela, y es una de las mejores frutas de esta tierra, estando entre las más dulces del mundo, con una buena cantidad de un ácido muy agradable. El inconveniente es que hay que pelar cada fruto y los dedos se llenan de dulce, además tiene una gran abundancia de semillas. Esta mata es un seto tan formidable, que a veces el sabor de los frutos no compensa el alto costo de abrirse paso al centro de la vigorosa mata aun con un machete muy afilado. He visto donde los muchachos han hecho una cueva de seis a ocho pies por debajo de las hojas y me pareció una operación digna del Barón Trenck* (Nally 1955).

- Aiello, A., and Silberglied, R. E. 1978. Life history of *Dynastor darius* (Lepidoptera: Nymphalidae: Brassolinae) in Panama. *Psyche* 85:331–56.
- Benzing, D. H. 1977. Bromeliad trichomes: Structure and function. *J. Bromeliad Soc.* 27:122–8, 170–9.
- Benzing, D. H., and Burt, K. M. 1970. Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. *Bull. Torrey Bot. Club* 97:269–79.
- Benzing, D. H., and Renfrow, A. 1971. The significance of photosynthetic efficiency to habitat preference and phylogeny among tillandsioid bromeliads. *Bot. Gaz.* 132:19–30.
- Burt-Utley, K., and Utley, J. F. 1975. Supplementary notes: Phytogeography, physiological ecology and the Costa Rican genera of Bromeliaceae. *Hist. Nat. Costa Rica* (Museo Nacional de Costa Rica) 1:9–30.
- Foster, M. B. 1952. Nomenclature clarification no. 3. *Bromeliad Soc. Bull.* 2:34.
- Medina, E. 1974. Dark CO₂ fixation, habitat preference and evolution within the Bromeliaceae. *Evolution* 28: 677–86.
- Nally, J. 1955. Notes from Julian Nally. *Bromeliad Soc. Bull.* 5:96–96.
- Symthe, N. D. 1970. Ecology and behavior of the agouti (*Dasyprocta punctata*) and related species on Barro Colorado Island, Panama. Ph.D. diss., University of Maryland.
- Spencer, M. 1981. Bromeliads: Edible and therapeutic. *J. Bromeliad Soc.* 31:147–51.

Bromelias (Bromeliaceae) (Piña silvestre, Piñuelas, Chiras, Wild Pineapple)

J. F. Utley y K. Burt-Utley

La familia Bromeliácea contiene cerca de 2.000 especies distribuidas desde las regiones tropicales a las cálidas templadas del Nuevo Mundo. Varían desde especies terrestres (fig. 7.23) con adaptaciones mesofíticas a fuertemente xerofíticas en taxones que están muy modificados para una existencia epifítica (fig. 7.24, 7.25). Esta variedad de estilos de vida está acompañada por varias adaptaciones morfológicas y fisiológicas concomitantes. Las especies xerofíticas y epifitas son las más modificadas de la familia y entre los variados problemas que tiene que afrontar una epifita está el adquirir y conservar el agua, y frecuentemente se cree que la primera condición fue un precursor evolutivo de la segunda. Las adaptaciones xerofíticas que uno encuentra frecuentemente incluyen tejidos almacenadores de agua en las hojas, que les da un aspecto succulento, y espinas bien desarrolladas (que quizá sean una protección contra los depredadores herbívoros en un ambiente con escasez de agua); también el metabolismo de ácido crasulácico (MAC), es una forma modificada de fijación del carbono que permite a los estomas permanecer cerrados durante el día, cuando las temperaturas elevadas resultarían en una pérdida mayor de agua durante el intercambio de gases (Medina 1974).

Las adaptaciones que se encuentran en las especies epifíticas incluyen aquellas mencionadas anteriormente y otras modificaciones que dan como resultado una serie de tipos adaptativos. Estos síndromes adaptativos van desde los atmosféricos muy reducidos, densamente pubescentes de las especies tales como *Tillandsia caput-medusae* E. Morr., *T. circinnata* Schlecht., y *T. pruinosa* Sw. hasta las especies de tanque o de cisternas (v.g., *Vriesea gladioliflora* (Wendl.) Ant. y *V. kupperiana* Suessen). El síndrome atmosférico depende de una relación reducida de superficie a volumen, aunada a un denso indumento de tricomas absorbentes, y que generalmente está asociado con un ciclo MAC. El segundo síndrome adaptativo, el de tanque o cisterna, utiliza una serie de hojas cuyas bases están fuertemente traslapadas (fig. 7.25b) sobre un tallo reducido para formar una roseta, cuya parte central, consiste en una serie de reservorios para almacenar de agua. Colectivamente, estos reservorios almacenan cantidades apreciables de agua y de desechos que pueden servir como almacén de humedad para la planta entre períodos de precipitación, así como fuente potencial de nutrimentos. Este síndrome puede estar asociado, aunque frecuentemente no lo está, a un ciclo MAC. En todos los casos, la absorción de agua y nutrimentos se facilita por los tricomas foliares absorbentes. La estructura general de los tricomas de las bromelias fue escrita por Tomlinson (1969) y Benzing (1976) e ilustrada con gran claridad por Ehler (1977). Estos pelos muy modificados tienen un patrón especializado de cutinización que dirige el agua absorbida y las demás sustancias solubles hacia el interior de la hoja, y de este modo, son parcialmente análogos a las raíces de las plantas terrestres. Además, este patrón cuticular sumado a

* N. del E. El Barón Trenck, personaje novelesco, aventurero e intrépido muy popular en la literatura juvenil anglosajona a finales del Siglo XIX.



Fig. 7.24 Bromelias. a) Plantas adultas que adornan las ramas interiores de la copa de un árbol grande; cada roseta es una planta individual de cerca de 50 cm de ancho. Puerto Viejo, distrito de Sarapiquí, Costa Rica. b) plantas adultas sobre una rama lateral pequeña en el bosque nuboso. Volcán Poás, Costa Rica. (fotos D. H. Janzen).

cambios higroscópicos en la orientación de los tricomas, permite a estas estructuras funcionar como “válvulas de una sola vía” en la absorción de agua y materiales disueltos (Benzing 1976). Además de los tricomas absorbentes, algunas formas de tanque desarrollan un sistema de reservorios o de raíces axilares que emergen desde el tallo y se ramifican dentro de las áreas de tanque formadas por las vainas de las hojas traslapadas (obs. pers.). Es probable que estas raíces extraordinarias sirvan para absorber tanto la humedad como los nutrientes disueltos en las soluciones almacenadas.

Estos dos síndromes adaptativos, el atmosférico y el de tanque, representan los extremos de un espectro integrado de adaptaciones al epifitismo en las bromeliáceas. Aunque los síndromes son algo diferentes en sus aspectos generales, de ninguna manera son mutuamente exclusivos en su distribución. Ambas especies, las atmosféricas y las de tanque pueden encontrarse en la misma área y quizás en el mismo árbol; esto fue demostrado por la presencia de *Vriesea gladioliflora* y *Tillandsia pruinosa* en la Finca La Selva, cerca de Puerto Viejo, Costa Rica. Aunque estas dos especies son simpátricas, es difícil imaginárselas como equivalentes ecológicos. Su presencia, en conjunto, puede ser el resultado de gradientes microambientales bajo el dosel.

Las modificaciones anteriores tratan especialmente con el equilibrio de agua; sin embargo, aquellos minerales obtenidos del suelo por las plantas terrestres no están al alcance directo de una epífita. Debido a esto, el ambiente epifítico es extremadamente pobre en nutrientes minerales, y las bromelias muestran una gran cantidad de adaptaciones que les ayudan a acumular estas sustancias. Además de los desechos presentes en los tanques de algunas especies, las bromelias son capaces de explotar otras fuentes de nutrientes minerales. La lluvia, que pasa a través del dosel del bosque, contiene carbohidratos y ácidos orgánicos y así como todos los requerimientos de minerales (Tukey y Mecklenburg 1964) y es una fuente de nutrientes tanto para las formas atmosféricas, como para las de tanque. Mientras que esto puede ser una fuente primaria de minerales para las especies atmosféricas, las partículas pequeñas transportadas por el viento también son otra posible fuente de minerales. Pero la adaptación más interesante para adquirir una fuente nutritiva involucra la cohabitación asociada a la fauna o potencialmente a varias de ellas. La asociación de hormigas a muchas especies de bromelias (especialmente *Tillandsia* spp., atmosférica) ha sido bien documentada por los recolectores de plantas, así como por los entomólogos (cf. Wheeler 1942), y estudios recientes indican positivamente que los productos secundarios de estas asociaciones

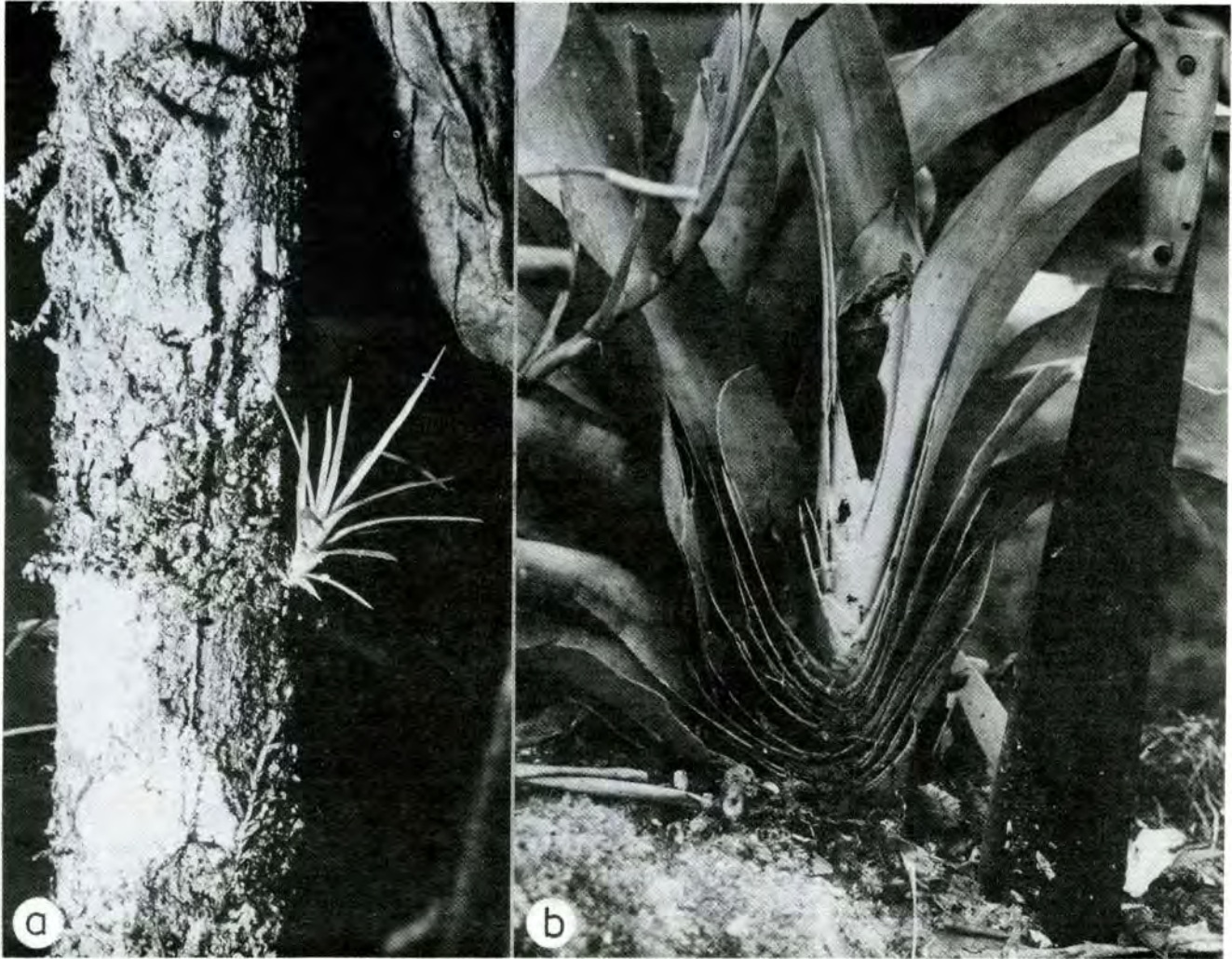


Fig. 7.25 Bromelias: a) plántula en el costado de un tronco vertical en el bosque nuboso. b) corte vertical de la roseta foliar de una planta adulta; nótese las hojas acumuladas en las axilas centrales. Finca La Selva, distrito de Sarapiquí, Costa Rica. (fotos D. H. Janzen).

faunísticas están al alcance de la planta hospedera (Benzing 1970). La asociación de una o de varias especies de animales a las bromelias es, común; Picado (1913) enumeró 250 especies de animales encontrados en los tanques de las bromelias, y McWilliams (1974) consideró brevemente el potencial de coevolución de las bromelias y las faunas asociadas. Además, el trabajo de Laessle (1961) sobre la asociación de la fauna (y la flora) a las bromelias sugiere que el ambiente de tanque puede aproximarse a un ecosistema en miniatura. Con o sin la fauna asociada, sin embargo, las bromelias epifíticas (y las epifitas en general) existen en un desierto nutritivo. Investigaciones recientes indican que algunas especies atmosféricas de *Tillandsia* se acercan a los "límites exteriores" de los nutrimentos y han desarrollado mecanismos para separar efectivamente los esfuerzos de reproducción en vista de esos y de otros factores limitantes (Benzing y Davidson 1979).

Debido a la escasez de agua y sales minerales, el ambiente epifítico es potencialmente uno de los más inhóspitos duros y menos hospitalarios que puede sufrir una planta. Las bromelias han afrontado este reto de un suministro muy escaso o efímero de agua y de nutrimentos

minerales por medio de una gran cantidad de adaptaciones morfológicas y fisiológicas. En los trabajos de Benzing (1976), Burt-Utley y Utley (1977), Smith y Downs (1974), y Pittendeirgh (1948), se discuten estos y otros aspectos de la biología de las bromelias así como los corolarios generales para una existencia epifítica.

En Costa Rica, existe la flora de bromelias más rica que pueda existir, en una área política comparable, en América Central; el ámbito entero de sus síndromes adaptativos, desde las pitcairnia mesofíticas hasta las especies atmosféricas extremas de *Tillandsia*, se pueden encontrar dentro del país (Burt-Utley y Utley 1977). Los ejemplos más obvios de la familia son las bromelias, que son representativos de las especies xerofíticas que se discutieron anteriormente. *Bromelia pinguin* L. y *B. plumieri* (Morren) L. B. Smith son nativos de las áreas estacionalmente secas del país, y debido a sus hojas formidablemente espinosas, muy a menudo se les siembra como setos. El síndrome de tanque está bien representado en Costa Rica; todas las especies de *Guzmania*, la mayoría de las especies de *Vriesea*, y muchas especies de *Tillandsia* forman tanques. Las especies de tanque más abundantes

son *Vriesea gladioliflora* y *V. ororiensis* (Mez) L. B. Smith y Pittendrieh. La primera especie se encuentra desde el nivel del mar hasta las estribaciones inferiores del montano y la última especie en todas las estribaciones de montano muy húmedo mediano y superior. El Síndrome atmosférico está mejor representado por *Tillandsia circinnata*, una de las atmoféricas más estudiadas, se encuentra en las regiones, estacionalmente secas, de la provincia de Guanacaste, especialmente entre la carretera Interamericana y los volcanes Tenorio y Miravalles.

Benzing, D. H. 1970. Foliar permeability and the absorption of minerals and organic nitrogen by certain tank bromeliads. *Bot. Gaz.* 131:23–31.

———. 1976. Bromeliad trichomes: Structure, function and ecological significance. *Selbyana* 1:330–48.

Benzing, D. H., and Davidson, E. A. 1979. Oligotrophic *Tillandsia circinnata* Schlecht (Bromeliaceae): An assessment of its patterns of mineral allocation and reproduction. *Am. J. Bot.* 66:386–97.

Burt-Utley, K., and Utley, J. F. 1977. Phytoecology, physiological ecology and the Costa Rican genera of Bromeliaceae. *Hist. Nat. Costa Rica* 1:9–29.

Ehler, N. 1977. *Bromeliestudien*. Vol. 2. *Neue Entersuchungen zur entwickling Struktur und Funktion der Bromelien-Trichome*. Tropische und subtropische Pflanzenwelt 20. Mainz: Akademie der Wissenschaften und der Literatur.

Laessle, A. M. 1961. A micro-limnological study of Jamaican bromeliads. *Ecology* 42:499–517.

McWilliams, E. L. 1974. Evolutionary ecology. In *Pitcairnioideae (Bromeliaceae)*, ed. L. B. Smith and R. J. Downs, pp. 40–55. Flora Neotropica, Monograph no. 14. New York: Hafner Press.

Medina, E. 1974. Dark CO₂ fixation, habitat preference and evolution within the Bromeliaceae. *Evolution* 28: 677–86.

Picado, C. 1913. Les Broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique. *Bull. Sci. France Belgique*, ser. 7, 47:216–360.

Pittendrieh, C. S. 1948. The bromeliad-Anopheles-Malaria complex in Trinidad. I. The bromeliad flora. *Evolution* 2:58–89.

Smith, L. B., and Downs, R. J. 1974. *Pitcairnioideae (Bromeliaceae)*. Flora Neotropica, Monograph no. 14. New York: Hafner Press.

Tomlinson, P. B. 1969. Commelinales-Zingiberales. In *Anatomy of the monocotyledons*, ed. C. R. Metcalfe. Oxford: Clarendon Press.

Tukey, H. B., Jr., and Mecklenburg, R. A. 1964. Leaching of metabolites from foliage and subsequent reabsorption and redistribution of the leachate in plants. *Am. J. Bot.* 51:737–42.

Wheeler, W. M. 1942. Studies of Neotropical ant-plants and their ants. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard* 90: 1–262.

***Brosimum utile* (Moraceae)**
(Baco, Vaca, Mastate, Milk Tree)
G. S. Hartshorn

El género *Brosimum* (Moraceae) consiste de 13 especies distribuidas desde México y las Antillas Mayores hasta el sur de Brasil. Todas las especies del género producen una gran cantidad de látex blanco, más o menos potable, madera útil y frutos comestibles.

Brosimum utile es el famoso árbol vaca (*Palo de vaca*) descubierto en Venezuela, al principio del siglo XIX por Alexander von Humboldt (ver Record Hess 1943, p. 381, para una traducción al inglés, de la descripción de Humboldt, sobre el uso del látex de *B. utile*). El ámbito de la especie es desde la cuenca del Amazonas, a través de Colombia, hasta el suroeste de Costa Rica, en donde está restringido a la zona de vida tropical muy húmedas en las bajuras del Pacífico.

En el Parque Nacional Corcovado, *B. utile* es el árbol de dosel más abundante en las vertientes y colinas bien drenadas, y llega a tener 50 m de altura y 1,5 m de diámetro a la altura del pecho. El fuste cilíndrico está moderadamente indentado en la base (fig. 7.26), con corteza gris rojiza y lenticelos grandes prominentes que



Fig. 7.26 Gambas de *Brosimum utile* en el bosque primario cerca de Llorona, Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (foto G. S. Hartshorn).

son más visibles sobre las raíces. Las raíces de color rojo anaranjado son similares a las raíces rojas características de *Clarisia* spp. (*Moraceae*).

Las hojas son simples y alternas, con estípulas unidas, hasta de 2 cm de largo. La lámina elíptica de la hoja es muy grande para el género, de 30 cm de largo y 10 cm de ancho; el ápice es agudo y la base es ampliamente redondeada; con muchas venas, secundarias y paralelas, prominente.

La inflorescencia es bisexual, subglobosa hasta de 1 cm de diámetro; las flores masculinas cubren la mayoría de la inflorescencia; la flor femenina es solitaria y se encuentra en el centro distal de la inflorescencia. El período de floración es entre noviembre y enero (Brealey 1972). El fruto se encuentra dentro de una infrutescencia globular, succulenta, hasta de 3 cm de diámetro y de color de verde a café, cuando maduro. La pulpa que rodea la semilla única es comestible, de sabor dulce (Brealey 1972).

La germinación de la semilla aparentemente es excelente, a juzgar por la densidad de las plántulas que a menudo se encuentran bajo los árboles maduros en las cimas más abiertas.

La gruesa corteza (1 a 2 cm) de *B. utile* fue usada por los indios como abrigo (F. Godínez, com. pers.). Una parte de la corteza era puesta en una quebrada durante varios días, luego era secada y golpeada para suavizarla, lo que dio como resultado una manta caliente y flexible, el mastate.

Brealey, O. 1972. *Manual de dendrología para las especies arbóreas de la Península de Osa, Costa Rica*. San José: Organization for Tropical Studies.

Burger, W. C. 1977. *Moraceae*. In *Flora costaricensis. Fieldiana, Bot.* 40:118–19.

Record, S. J., and Hess, R. W. 1943. *Timbers of the New World*. New Haven: Yale University Press.

***Bursera simaruba* (*Burseraceae*)**
(Indio Desnudo, Jiñocuave, Gumbo Limbo)
 G. Stevens

Bursera simaruba es un árbol dioico, principalmente de los bosques secos pero, ocasionalmente, se le encuentra en los bosques más húmedos en todo Costa Rica. Es muy común en el Parque Nacional Santa Rosa y también puede encontrarse en el Parque Nacional de Corcovado, en Monteverde, y Tortuguero. Su distribución va desde California y Florida hasta Argentina. Es bien conocido por los biólogos tropicales como “el árbol de corteza anaranjada”. Desde fines de noviembre hasta mayo el árbol carece de hojas (fig. 7.27a) en el Parque Nacional Santa Rosa, y durante este período continúa con la fotosíntesis, utilizando cloroplastos bajo la superficie de la corteza. Las hojas brotan a principios de mayo, antes de que empiecen las lluvias.

La florescencia es a fines de abril a mayo en el Parque Nacional Santa Rosa. Las flores son de 1 a 2 mm de



Fig. 7.27 *Bursera simaruba*. a) árbol adulto grande, sin hojas, con una cosecha grande de frutos (mes de junio). b) frutos inmaduros con semillas llenas y casi maduras (mes de enero); pared del fruto seccionado que muestra los depósitos de resina. Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos, D. H. Janzen).

diámetro, de verde, a amarillo, a blanco, y crecen en manojos en los extremos de las ramas. Las flores masculinas y femeninas son muy parecidas; los estambres de la flor femenina son estériles, pero la masculina produce mucho más néctar que la femenina y más temprano en la mañana. La producción de néctar empieza desde antes del amanecer, y las flores duran solamente un día. Las plantas masculinas producen mucho más flores (hasta 5.000 de una sola vez) que las femeninas, que rara vez producen más de 1.000 de una vez, y florecen durante períodos más largos, empezando antes y terminando después que todas las femeninas en el área. Las flores atraen grandes cantidades de las abejas sin aguijón *Trigona* e *Hypotrigona* así como moscas, hormigas, y algunos escarabajos cerambícidos, pequeños.

Una vez que las flores han sido polinizadas, los frutos se expanden a su tamaño mayor en menos de una semana (cerca de 9 mm de diámetro) y permanecen en el árbol durante 8 meses antes de que maduren y se dispersen. Los embriones de estos frutos son diminutos y permanecen así justo antes de que la fruta empiece a madurar (fig. 7.27b). Creo que esto reduce la depredación sobre las semillas, haciendo que el embrión, rico en nutrimentos, no esté al alcance de los animales que se alimentan de semillas.

En algunas especies, la cantidad de flores producidas puede alcanzar hasta 60.000, pero el promedio real es más o menos de 600 (1977, $x = 635,4$, $s^2 = 969,7$, $N = 171$), los frutos maduran a mediados de la estación seca en el Parque Nacional Santa Rosa, comenzando en enero y continuando hasta marzo, convirtiéndose en un artículo principal en la dieta de *Cebus capucinus* (mono cara blanca), en esa época (K. Overall com. pers.). Otros de los diseminadores de la semillas son *Ateles geoffroyi* (mono araña), *Sciurus svariatooides* (ardilla) y varias especies de aves. También se han encontrado semillas de estos frutos en las heces de *Tajacu* (pécari); que las comen de las ramas que quiebran los monos. Tanto los monos como los chanchos de monte comen los frutos enteros mientras que otros dispersadores de frutos quitan la cubierta exterior y dejan caer la semilla dura. No se conocen insectos depredadores de las semillas que coman los frutos de *B. simaruba* (D. H. Janzen, com. pers.).

También se sabe que el mono *Cebus capucinus* se come los tallos tiernos de las hojas en mayo, cuando éstas están empezando a brotar (K. Overall, com. pers.), lo que causa graves daños al árbol. Algunos árboles son defoliados completamente por los monos, pero nunca se ha visto una segunda defoliación. *B. simaruba* contiene terpenos volátiles, que se hacen evidentes por el olor a trementina y por el sabor de las hojas y de las ramas. Las avispas *Synoeca* usan la corteza lisa de este árbol para hacer sus nidos; en algunas áreas (Hacienda Comelco, cerca de Cañas) estas avispas están asociadas hasta con el 20% de los árboles de *B. simaruba*. Se desconoce si el árbol se beneficia o no por la asociación a estas avispas; se sabe que las avispas hacen sus nidos, principalmente, sobre superficies lisas (A. Forsyth, com. pers.).

***Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae)**
(Nance, Nancite, Shoemaker's Tree).
W. R. Anderson

Esta planta, de la familia Malpighiaceae, es un árbol pequeño de cerca de 7 m de alto, aunque puede llegar a tener hasta 10 m (fig. 7.28c). En una interpretación amplia, que incluye los parientes más cercanos, su ámbito es desde México hacia el sur hasta Paraguay. Crece en las sabanas de bajura y en los bosques abiertos semidecuidos en Centroamérica. *Byrsonima crassifolia* (L.) H.B.K. y *Curatella americana* (Dilleniaceae), dominan muchas sabanas. Como en la mayoría de las plantas de sabana, *B. crassifolia* es resistente al fuego y a menudo muestra una apariencia tortuosa y hasta retorcida, característica de los árboles de sabanas. El fruto maduro (fig. 7.28b) es una drupa anaranjada, pequeña, con un exocarpo comestible; y el endocarpo contiene de una a tres semillas. Los pájaros y, aparentemente, los pequeños animales terrestres, dispersan los frutos, aunque no se ha documentado ningún caso sobre esto. La pulpa es algo aceitosa y astringente pero no es de sabor desagradable, y los frutos se venden en los mercados de América Central (nance) y en el Amazonas

(murucí). En las mismas regiones se hace una bebida quitando la semilla y macerando la pulpa en agua con azúcar; es una bebida deliciosa ya sea simple o fermentada. Los caballos comen estos frutos ávidamente (D. H. Janzen, com. pers.). En Belén, uno puede disfrutar lo extremo y más exótico: helados de murucí. La corteza del tallo tiene sustancias químicas astringentes que la hacen muy útil para la curtiembre de cueros (en griego, *Byrsa* quiere decir "cuero"); esto puede explicar su uso en la preparación de varios remedios caseros tales como febrífugos.

Las flores amarillas y anaranjadas de *Byrsonima crassifolia* (fig. 7.28a) son las típicas de Malpighiaceae, que son más bien sencillas en comparación con las otras estructuras (Anderson 1979). Las únicas recompensas para los polinizadores son el polen y un aceite que se recoge en unas glándulas grandes en el lado abaxial de los sépalos. Las abejas *Trigona* toman el polen de las flores (K. S. Bawa, B. Gates, com. pers.), pero no está comprobado si son polinizadoras eficientes. Las hembras de ciertas abejas antofóridas, probablemente *Centris* spp. (Vogel 1974); K. S. Bawa, S. L. Buchmann, B. Gates, com. pers.); recogen el aceite. La abeja se posa sobre la flor, orientándose con la cabeza hacia el pétalo bandera y lo prensa con sus mandíbulas, luego mete sus dos pares de patas delanteras entre los pétalos, raspando las glándulas y depositando el aceite en unas estructuras especiales en sus patas traseras. El aceite se mezcla con polen para alimentar a sus larvas; la abeja adulta se alimenta de néctares azucarados que obtiene de otras especies de plantas con flor (Vogel 1974). Algunas especies de *Byrsonima* tienen flores eglandulares, ya sea en todas las especies o únicamente en algunos individuos o poblaciones. Sería interesante estudiar la biología de la polinización de tales especies, especialmente en poblaciones que tienen plantas glandulares, así como eglandulares, como es el caso de *B. chrysophylla* en el campus de INPA, en Manaus. Hay varias hipótesis que podrían explicar tal polimorfismo, alguna de ellas adaptadas al comportamiento de las abejas aceiteras. Al respecto, es importante anotar que Bawa (1974) encontró que *B. crassifolia* es autocompatible. También ver Anderson (1980).

Muchos géneros de Malpighiaceae, tienen nectarios extraflorales sobre el pecíolo o la lámina de la hoja. Estas glándulas, grandes, secretan un néctar azucarado y son visitadas por hormigas. Otros géneros costarricenses con tales glándulas son *Banisteriopsis*, *Heteropterys*, y *Stigmaphyllon*; todos bejucos con frutos samaroides. *Byrsonima* y algunos de sus parientes más cercanos han perdido (o ¿quizá nunca tuvieron?) tales nectarios, y las únicas glándulas de la planta son las del cáliz.

Byrsonima es un género muy grande (más de 130 especies) probablemente el más grande de Malpighiaceae. Ha llegado a tener un nivel de diversidad y de distribución mucho mayor que el de sus parientes más primitivos en la subfamilia. Esto parece estar relacionado primordialmente con la evolución de los frutos, dispersados por pájaros, mientras la mayoría de los miembros de la subfamilia tienen poca o ninguna adaptación para una dispersión eficiente. Hay dos géneros adicionales de Malpighiaceae,

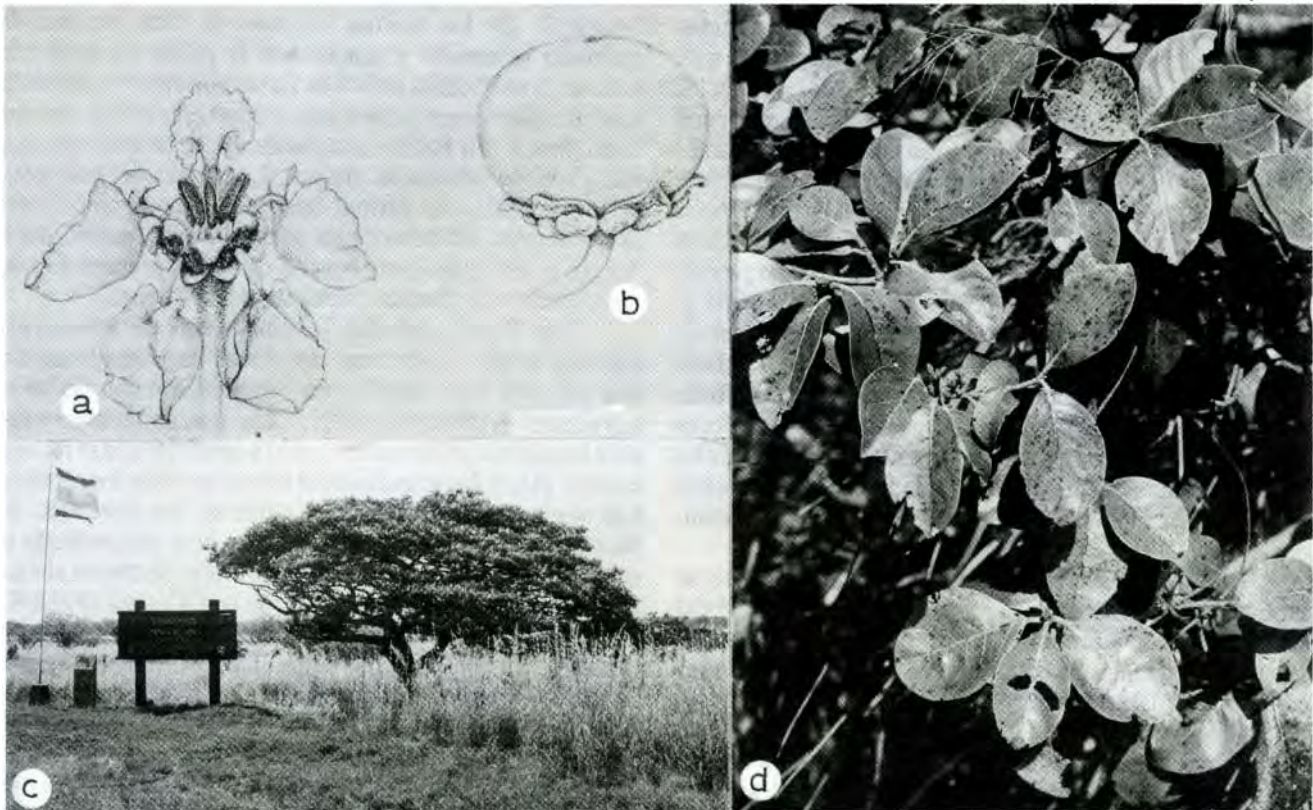


Fig. 7.28 a) Flor de *Byrsonima crassifolia*. b) Fruta de *B. crassifolia*. c) Adulto mayor *B. crassifolia* a la entrada del Parque Nacional de Santa Rosa, Guanacaste, costa Rica. d) Hojas adultas (fotos, D. H. Janzen).

Malpighia y *Bunchosia*, cuyos frutos son dispersados por pájaros. No están muy íntimamente emparentados con *Byrsonima* o entre sí, y los frutos carnosos probablemente evolucionaron paralelamente tres veces en esta familia* (Anderson 1978). Aunque algunas especies de *Byrsonima* habitan los bosques muy húmedos, la gran mayoría crece en las sabanas, en donde su tamaño varía desde árboles relativamente grandes hasta arbustos que en el centro de Brasil cubren los termiteros con un manto espeso.

Anderson, W. R. 1978. Byrsonimoideae: A new subfamily of the Malpighiaceae. *Leandra* 7:5–18.

———. 1979. Floral conservatism in Neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11:219–23.

———. 1980. Cryptic self-fertilization in the Malpighiaceae. *Science* 207:892–93.

Bawa, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28:85–92.

Vogel, S. 1974. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Trop. subtrop. Pflanzenwelt* 7:1–547.

Calathea insignis (Marantaceae) (Hoja Negra, Hoja de Sal, Bijagua, Rattlesnake Plant)

H. Kennedy

Calathea insignis es una hierba grande, común del sotobosque, perteneciente a la familia Marantaceae (“prayer plant” o de la familia del arrorzuz). Esta especie se encuentra desde México hasta el Ecuador y es común en las bajuras de Costa Rica, desde el nivel de mar en la Península de Osa, hasta cerca de 1.500 m en Monteverde y cerca de San Vito, y en algunos bosques muy húmedos caducifolios de Premontano. Los individuos de las bajuras del Atlántico y de Monteverde son más grandes, hasta de 4 m más que aquellos del lado del Pacífico en la Península de Osa y San Vito, en donde, generalmente, su altura es menor de 2,5 m. de alto. La población del Atlántico ha sido descrita como una especie diferente, *C. quadraspica*. Las poblaciones del Atlántico y del Pacífico, sin embargo, son interfértiles, y también se encuentran géneros intermedios.

La floración es principalmente durante la estación lluviosa, de mayo hasta finales de noviembre, pero en las áreas más húmedas hay un pequeño porcentaje de la población que tiene flores durante otros períodos del año. Las inflorescencias rectangulares, lateralmente comprimidas, de color amarillo vivo, consisten de una serie de brácteas dobladas y conduplicadas (fig. 7.29a). Cada bráctea subtiende de ocho a diez pares de flores y botones florales en desarrollo (fig. 7.29b). La maduración de las

* N. del E. Significa que hay frutos similares en tres grupos naturales de la familia.

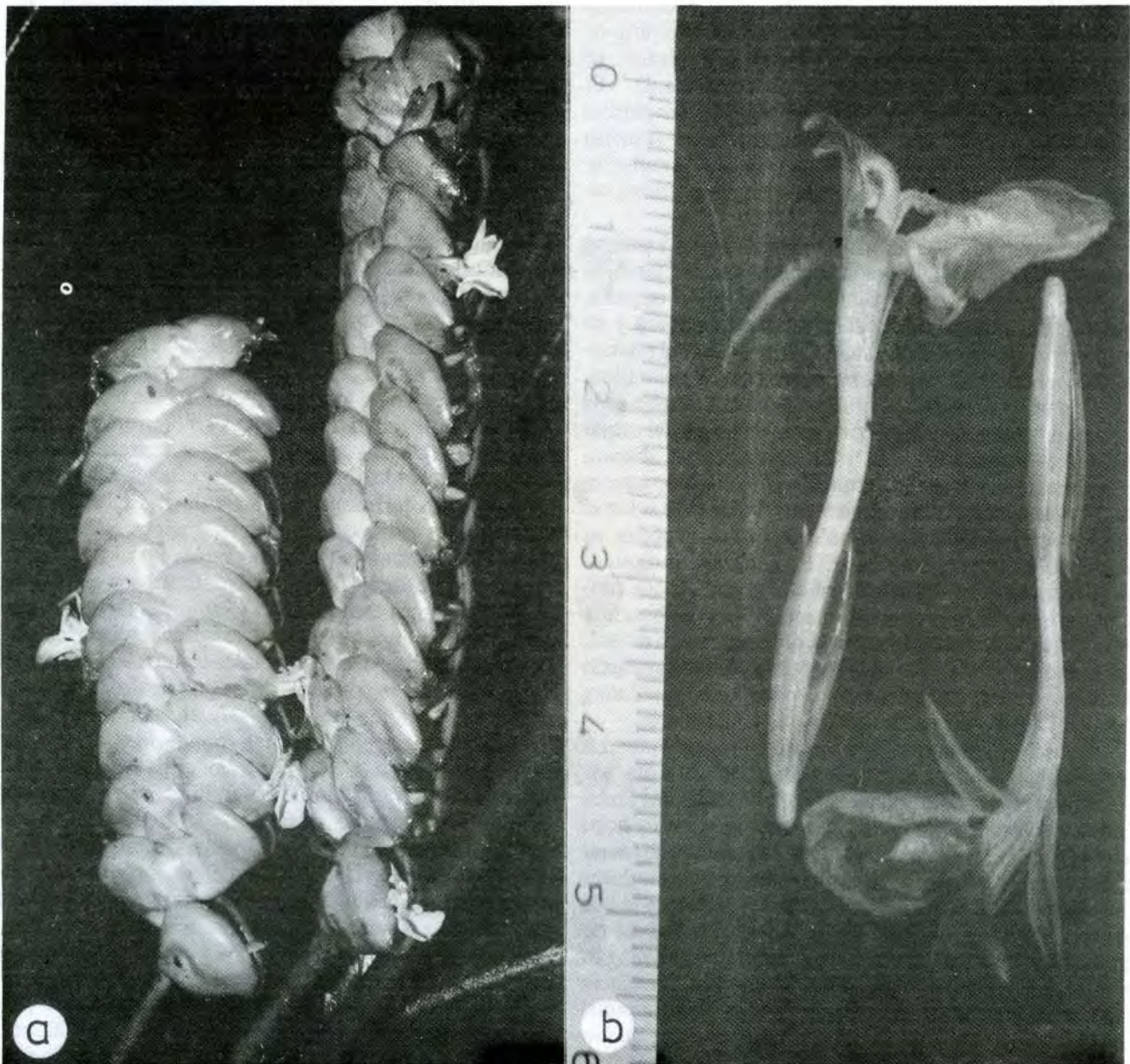


Fig. 7.29 *Calathea insignis*. a) inflorescencia con varias flores ya visitados por los polinizadores. b) flores visitadas, con los mecanismos florales disparados. Costa Rica (fotos, D. H. Janzen).

flores (antesio) comienza desde la base de la inflorescencia con el par de flores (botones) más cercanos al eje y procede hacia arriba ordenadamente. Cada día "florece" la próxima bráctea hacia arriba (en algunas ocasiones la bráctea superior se madura de primera). Después de seis a nueve días madura el segundo par de botones florales en la bráctea inferior, de este modo se forman ondas de floración. Cuando se abre el tercer par de flores en las brácteas basales, las brácteas de la mitad de la inflorescencia están en su segunda floración, mientras que las brácteas superiores apenas empiezan a madurar. Así, el número de flores producidas por día varía sinusoidalmente. El número de flores puede variar entre una y nueve por inflorescencia, con un promedio de cinco ($0 = 2,3$) por día. Las inflorescencias jóvenes tienen un olor dulcete que desaparece

con la edad. El olor difiere entre las poblaciones de San Vito y de La Selva y es muy pronunciado en *C. similis*, especie muy cercana. Este olor puede servir para atraer los polinizadores al principio de la estación floral. *Calathea insignis* exhibe dimorfismo en el color de la flor, con morfías amarillas y rosadas en parte de su gama. Ambas formas de color se presentan y ocurren en las poblaciones de la Península de Osa y de Panamá, aunque la mayoría son monomórficas para flores amarillas. Aún se desconocen las poblaciones monomórficas para la forma púrpura rosada, así como el significado de este dimorfismo.

La estructura floral está profundamente modificada y bien adaptada para la polinización por abejas. Hay un único estambre fértil y tres estaminoides estériles modificados estériles que componen la porción vistosa de la flor.

Los pétalos se encogen en la antesis y están fusionados basalmente, formando el tubo de la corola. El ovario es inferior, con tres lóculos, y tiene tres nectarios apicales. El néctar se recoge en la base del tubo de la corola. El mecanismo de polinización es de presentación explosiva secundaria. El polen se deposita dentro del botón entre las 17 y 21 horas, en una depresión en el estilo, justamente detrás de la depresión estigmática, que tiene forma de cuchara.

En la antesis, el estilo está bajo tensión y se mantiene en su lugar por un estaminoide encapuchado que también está bajo tensión pero, que tira en dirección opuesta. Durante la polinización, la abeja inserta su cabeza y su proboscis en la flor, desplazando los apéndices del estaminoide —el “gatillo”— y de este modo deja el estilo libre. La abeja primero inserta su proboscis dentro del tubo de la corola y al meter su cabeza con fuerza en busca del néctar dispara el mecanismo. El estilo, ya libre, se dispara bruscamente hacia arriba, poniendo el estilo en contacto con el polen, que ha sido previamente depositado sobre el cuerpo del polinizador y simultáneamente deposita su propio polen en el mismo lugar. En *Calathea insignis* el estilo entra en la ranura bajo la cabeza de la abeja que contiene la base de la proboscis, o sea la fosa proboscidea (Kennedy 1973, 1978). El polen se deposita en esta ranura, está cubierto y protegido por la base de la proboscis cuando la abeja vuela entre plantas. El polen tiene una pared muy delgada y puede secarse y morir en una o dos horas.

Las flores son visitadas únicamente por su néctar. La producción de néctar es similar a aquella descrita por Feinsinger (1978) como bonanza aparente. Algunas flores tienen mucho néctar, mientras que otras tienen muy poco o carecen de él. En *Calathea insignis*, el volumen de néctar en la flor varía entre 0 y 4 μ l, estando la mayoría de las flores entre las categorías de 3 a 4 ó de 0 a 1, una distribución que obviamente no es al azar. La producción o la falta de producción de néctar en la flor no parece seguir ningún patrón claro, aunque aparentemente hay una tendencia hacia un volumen de néctar reducido en aquellas flores que tienen una alta probabilidad de producir cápsulas, dentro de aquella bráctea (ver la discusión en la producción de semillas, más adelante). La correlación no resultó estadísticamente significativa. El porcentaje de sacarosa en el néctar generalmente fue entre 34% a 38% (Kennedy, datos inéditos).

En las elevaciones de bajas a medianas (800-1000 m) *Calathea insignis* es polinizada principalmente por abejas euglosinas. Dieciséis especies de *Euglossa*; tres de *Eulaema*, y una de *Euplusia* fueron observadas polinizando las flores de *Calathea insignis* (Kennedy y Dressler, datos inéditos). En alturas más elevadas (San Vito y Monteverde) una abeja terrestre, *Thygater* sp. (y en ocasiones *Bombus pullatus*) reemplaza a las euglosinas como el polinizador principal. Las abejas frecuentemente visitan las inflorescencias de una manera sistemática, empezando con las flores más bajas en un lado de la inflorescencia y procediendo hacia arriba y luego volando al otro lado y procediendo de nuevo desde la base hacia arriba. Este comportamiento conduce a cierta cantidad de geitonoga-

mia, equivalente genético de la autopolinización. *Calathea insignis* es autocompatible. Debido a la morfología de la flor es mecánicamente imposible, bajo condiciones normales, que una flor pueda ser polinizada por su propio polen. Sin embargo, no todas las flores visitadas son penetradas o polinizadas. *Calathea insignis* es generalmente polinizada entre las 0600 y las 1000 h. En poblaciones de Monteverde, San Vito, y la Península de Osa, como promedio, únicamente una tercera parte de las flores que se producen son polinizadas. Entre las flores penetradas, menos del 50% tienen polen en sus estigmas. El porcentaje de flores polinizadas o visitadas dentro de una población varía considerablemente, dependiendo de las condiciones climáticas, la condición de la planta en la población, la época del año, etc. Las visitas tanto por los polinizadores como por los ladrones de néctar y polen fueron menores en los días lluviosos, como era de esperar. Las plantas a la orilla del bosque perturbado recibieron más visitas en promedio que aquellas que estaban a unos pocos metros dentro del bosque. Como regla general se le puede achacar a los ladrones de polen o de néctar, el encontrar flores sin polinizar pero, con el aparato expulsor de polen disparado (Kennedy 1978). Los colibríes son algunos de los ladrones más comunes en la Península de Osa, y casi siempre disparan el mecanismo de la flor al robar el néctar. Las abejas de proboscis larga, tales como *Eulaema cingulata* y *Exaerete smaragdina* son las principales ladronas de néctar de las flores de *C. insignis* en San Vito y en la Península de Osa, en donde hay formas de *C. insignis* de flores más pequeñas. Las poblaciones de las bajuras del Atlántico de *C. insignis* que tienen flores con túbulos más largos, son polinizadas por *Eulaema*. A menudo las hormigas y otros insectos pequeños, inadvertidamente disparan el mecanismo y son atrapadas en el estilo enroscado. El porcentaje de flores destruidas por los insectos fitófagos es generalmente cerca de 2% (hasta 6% en algunas poblaciones). Alrededor de las 1030 a 1200 h las flores no polinizadas se separan y caen de la inflorescencia.

El patrón de producción de semillas no es, sin embargo, lo que podría esperarse en una polinización al azar. La posición de las cápsulas en una inflorescencia es muy ordenada (significativamente no al azar; Travis, com. pers.). El patrón común de colocación de la cápsula dentro de una bráctea es (a) una sola cápsula que se madura por cada par de flores aunque ambas hayan sido polinizadas; (b) ninguna cápsula se inicia en los próximos dos pares de flores que siguen después de la maduración de la cápsula; (c) una cápsula se inicia en uno de los dos siguientes pares de flores (tercer y cuarto par, después de la cápsula). De modo que el patrón es cápsula, O, O, cápsula o C, O, O, O, C. Por supuesto este patrón no es absoluto, pero, es claramente predominante (Kennedy, inédito). Aún se desconoce el mecanismo fisiológico de control, pero el fruto en desarrollo podría producir una hormona que causaría que los ovarios que se desprendieron se fertilicen tardíamente. Este espaciado de la fruta podría ser selectivo debido a la imposibilidad fisiológica de la flor para madurar un número mayor de semillas al mismo tiempo o porque hay una mayor supervivencia de semillas o de plántulas

cuando las semillas son dispersadas poco a poco durante un período de tiempo más largo. Generalmente, hay cerca de 50 días desde la polinización para que se inicien las semillas. La cápsula amarilla se desprende, y quedan expuestas tres semillas de color azul brillante, con arilos blancos, que supuestamente son dispersados por aves. Un "pájaro pardo pequeño", no identificado, fue observado en San Vito llevándose una semilla.

En áreas expuestas con bastante luz, una planta puede desarrollarse en dos años, desde una plántula pequeña de una sola hoja hasta una madura; (Kennedy, inéditos). Esta especie es uno de los miembros más ampliamente distribuidos del género y aparentemente está adaptada para la polinización por una gran variedad de abejas pequeñas. La relativa falta de especificidad con respecto a los polinizadores probablemente ha contribuido a su amplia distribución geográfica.

Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecol. Monogr.* 48:269–87.

Kennedy, H. 1973. Notes on Central American Marantaceae I. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 60:413–26.

———. 1978. Systematics and pollination of the "closed-flowered" species of *Calathea* (Marantaceae). *Univ. California Publ. Bot.* 71:1–90.

Standley, P. C. 1937. Marantaceae. In *Flora of Costa Rica. Fieldiana, Bot.* 18:191–96.

Carapa guianensis (Meliaceae) (Cedro Macho, Caobilla)

L. A. McHargue y G. S. Hartshorn

Este es un importante árbol maderero de la familia de la caoba (Meliaceae) y se le encuentra en las bajuras muy húmedas de los Neotrópicos, desde Belice hasta la Amazonia brasileña, y en las Antillas (Whitmore y Hartshorn 1969). Es predominantemente una especie de las ciénagas o de las tierras que se inundan periódicamente. En La Selva, *C. guianensis* Aubl. es un árbol del dosel que llega a tener 2 m de diámetro y 45 m de alto. Ocasionalmente se le encuentra a la orilla de las quebradas y es muy común en el bosque pantanoso de la parcela II, ocupando el segundo lugar después de *Pentaclethra macroloba* en cuanto a abundancia y área basal; también se le puede encontrar *Carapa guianensis* en las estribaciones y cimas en La Selva, probablemente debido a la gran cantidad de lluvias durante todo el año (Hartshorn 1972). En el Parque Nacional Corcovado *C. guianensis* se encuentra en las áreas cenagosas en compañía de *Mora oleifera* y *Pterocarpus officinalis* y en el bosque cenagoso detrás de la pista de aterrizaje abandonada, en Sirena. El árbol es conspicuo debido a las valvas de sus frutos, que parecen segmentos gruesos, leñosos, de la cáscara de melón, y por sus semillas grandes.



Fig. 7.30 *Carapa guianensis*: sección transversal de semillas (interiores blancos), dos semillas enteras justo arriba de la estilografía, (longitud 13 cm), fruto abierto (dos semillas dentro de la sección superior del fruto). Mes de agosto de 1980, playa de Sirena, Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (foto, D. H. Janzen).

La población de *C. guianensis* en La Selva produce buenas cosechas de semillas aproximadamente cada dos años; en 1971, 1974, y 1976, casi todos los árboles maduros produjeron gran cantidad de semillas, mientras que en 1973 y 1975 muy pocos árboles produjeron frutos. Los árboles producen sus frutos en mayo-agosto, ocho meses después de la inflorescencia del año anterior (Frankie, Baker, y Opler 1974). El fruto es una cápsula café, corchosa, de 10 a 14 cm de diámetro (fig. 7.30), que cae del árbol cuando madura y se parte en 4 segmentos. Cada segmento contiene generalmente dos semillas grandes (de 4 a 5 cm de diámetro), aplanadas en tres lados y redondas en el cuarto, con una cubierta lisa y café que Fanshawe (1947) indicó que constituía el 29% de la semilla. Las semillas pueden pesar hasta 62 g (peso fresco) pero generalmente el peso es de 25 a 35 g. De las semillas se extrae un aceite amargo que se ha usado para la manufactura de jabón y para insecticidas, así como para el tratamiento de las enfermedades de la piel, para preservar la madera de los insectos, y por los indios de Guyana como un repelente contra los insectos y para el alumbrado (Fanshawe 1947).

Los árboles de un diámetro de 60 a 100 cm a la altura de pecho producen cerca de 2.000 a 4.000 semillas; los frutos caen al suelo debajo de la copa del árbol, en donde el 80-90% de las semillas son rápidamente removidas o comidas por vertebrados herbívoros (McHargue y Hartshorn 1981). Las ratas (*Hoplomys gymnurus*) se alimentan de las semillas en germinación. El almacenamiento y dispersión por las guatusas es probablemente el principal

método de dispersión, agente responsable para la mayoría de la remoción de las semillas, pero los pécaris de collar y de labios blancos, las pacas (tepezcuintes), y los roedores menores probablemente también contribuyen a la mortalidad y a la dispersión de la semilla. Las semillas pueden flotar hasta que se pudren (Fanshawe 1947), y se les encuentra dentro del detritos litoral en la costa Atlántica en Tortuguero y a lo largo de la playa en Corcovado, especialmente cerca de la desembocadura de los ríos.

Las semillas de *Carapa guianensis* no tienen período de latencia y germinan muy rápidamente en la superficie del suelo debajo del árbol progenitor si hay suficiente humedad, produciéndose gran cantidad de plántulas bajo los adultos. Las semillas no pueden germinar en suelos muy mojados, o si están reseca. Si se evita el resecamiento —enterradas por una guatusa o agutí, por ejemplo,— las semillas germinan en sitios expuestos y las plántulas crecen rápidamente a plena luz solar. En La Selva, los árboles sembrados al lado sur del edificio del laboratorio, entre la plantación de pejibaye de 10 a 15 cm de diámetro, cerca de 7 a 10 m de alto y 6 años de edad, la misma edad que un grupo de plántulas que están a la sombra en la ciénaga de la parcela II, en su mayoría menores de 1 m de altura. Las plántulas son probablemente tolerantes a la sombra durante muchos años.

Las larvas de la polilla *Hypsipyla ferrealis* Hampson (Pyralidae) generalmente se encuentran en las semillas de *C. guianensis*. Las semillas infestadas son fácilmente reconocidas por el polvillo harinoso que sale de unos huecos de 1 a 3 mm de diámetro, en la cáscara de la semilla, por donde salen las larvas. La larva generalmente completa su ciclo de vida en 40 días pero, puede entrar en diapausa por períodos hasta de 5 meses (Becker 1973). Las semillas recién caídas pueden contener hasta 46 larvas, con un promedio de 5 larvas por semilla infestada (McHargue y Hartshorn 1981). Las semillas pueden tener en su interior únicamente unas pocas larvas, gordas porque los insectos las dejan totalmente huecas. Aunque las larvas de las polillas y los roedores pueden reducir sus reservas, las semillas pueden aún germinar, pero la plántula es proporcionalmente más pequeña. Al germinar, las semillas pueden producir por lo menos 3 brotes sucesivos en respuesta a la pérdida del meristema apical. Al igual que con las especies de pantano y de grandes semillas, tales como *Prioria copaifera*, *Pachira aquatica*, y *Mora oleifera*, al germinar, *C. guianensis* produce un tallo alto antes que las primeras hojas. El producir estos tallos altos es de gran provecho, pues las hojas de las plántulas quedan muy por encima del nivel de las inundaciones.

Becker, V. O. 1973. Estudios sobre el barrenador *Hypsipyla grandella* Zeller, Lep., Pyralidae. XVI. Observaciones sobre la biología de *H. ferrealis* Hampson, una especie afín. *Turrialba* 23:154–61.

Fanshawe, D. B. 1947. Studies of the trees of British Guiana. 1. Crabwood (*Carapa guianensis*). *Trop. Woods* 90:30–40.

Frankie, G. W.; Baker, H. G.; and Opler, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881–919.

Hartshorn, G. S. 1972. The ecological life history and population dynamics of *Pentaclethra maculosa*, a tropical wet forest dominant and *Stryphnodendron excelsum*, an occasional associate. Ph.D. diss., University of Washington.

McHargue, L. A., and Hartshorn, G. S. 1981. Seed and seedling ecology of *Carapa guianensis*. *Turrialba*, in press.

Whitmore, J. L., and Hartshorn, G. S. 1969. *Literature review of common tropical trees*. Seattle: College of Forest Resources, University of Washington.

Caryocar costaricense (Ajillo, Ajo, Ají) G. S. Hartshorn

Las *Caryocaraceae* de los neotrópicos son únicamente dos géneros, *Anthodiscus* y *Caryocar*, y ambos se encuentran en el Parque Nacional de Corcovado. Gran cantidad de especies está centrada en la cuenca del Amazonas, con 15 especies de *Caryocar* desde Costa Rica hasta Paraguay, y 8 especies de *Anthodiscus* entre Costa Rica, Colombia, Venezuela, las Guayanas, y en la cuenca superior del Amazonas, la mayoría de las especies son árboles del dosel. El género *Caryocar*, especialmente *C. nuciferum*, es mejor conocido por sus nueces oleaginosas, gustosas, llamadas “butternuts” en inglés. Prance (1976) dice que las frutas de por lo menos tres especies de *Caryocar* se usan como veneno para peces por las tribus indígenas del Amazonas.

Caryocar costaricense se encuentra en las zonas de vida tropicales muy húmedas de las bajuras del Pacífico de Costa Rica y y en las montañas bajas orientales de San Blas, Panamá. Es un árbol conspicuo en el Parque Nacional Corcovado, con su corteza agrietada de color gris oscuro y su fuste columnar que sale abruptamente desde unas gambas prominentes gruesas de menos de un metro de alto (fig. 7.31). En Corcovado, puede llegar a tener 50 m de altura y 2 m de diámetro a la altura de pecho y se le encuentra en una gran cantidad de hábitats —pantanos de agua dulce, aluviones, mesetas, y montes—. La corteza exterior tiene un olor característico a vinagre, la madera es apreciada en Costa Rica y se dice que es resistente al agua (Brealey 1972).

Las hojas son opuestas, con pecíolos largos, trifoliadas, con dos glándulas prominentes en donde se juntan los folíolos, que son peciolulados y de márgenes aserrados. La inflorescencia son racimos terminales de 30 a 35 flores hermafroditas de color amarillo claro con numerosos estambres vistosos. El nombre común ajo viene del fuerte olor de las flores. *C. costaricense* florece en enero-marzo en Corcovado. Prance (1976) dice que el género es polinizado por murciélagos.

El fruto es una drupa tetralocular, y únicamente de uno a dos lóculos producen una única semilla cada uno. El



Fig. 7.31 *Caryocar costaricense*: base del árbol en terreno plano en el bosque pluvial primario. Llorona, Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (foto G. S. Hartshorn).

mesocarpo es amarillo, grueso, y aceitoso, y el endocarpo es leñoso. Los frutos maduran de abril a junio en Corcovado.

Aunque *C. costaricense* es un árbol importante en Corcovado, he visto una regeneración muy escasa en el bosque maduro. Casi nada se sabe de su ecología.

- Brealey, O. 1972. *Manual de dendrología para las especies arbóreas de la Península de Osa, Costa Rica*. San José: Organization for Tropical Studies.
- Holdridge, L. R., and Poveda, L. J. 1975. *Arboles de Costa Rica*. San José: Centro Científico Tropical.
- Prance, G. T. 1976. Caryocaraceae. In *Flora of Panama*. *Ann. Missouri Bot. Gdn.* 63(3, part 6):541-46.

Casearia corymbosa (Flacourtiaceae) (Cerito, Raspa Lengua)

D. H. Janzen

Los arbustos y árboles flacourtiáceos (*Casearia*, *Prockia*, *Xylosma*, etc.) son miembros prominentes del sotobosque de las bajuras costarricenses. De estos,

Casearia corymbosa es probablemente el más conocido, el más abundante, y el más estudiado (Howe 1977; Howe y Vander Kerckhove 1979).

En los bosques pluviales, como en la región de Puerto Viejo de Sarapiquí (v.g., Finca La Selva), *C. corymbosa* conocida anteriormente en Costa Rica como *C. nitida* es un árbol del dosel que llega a tener hasta 30 m de altura en el bosque primario y en el de sucesión secundaria. Los árboles florecen de mayo a junio y los frutos maduran de diciembre hasta los primeros días de febrero, luego permanecen sin hojas durante febrero a marzo. Los frutos, de 10 a 15 mm de diámetro, son producidos en racimos grandes y cada día se abren unos pocos frutos de cada racimo, quedando expuestas una o más semillas de color crema, completamente cubiertas por un arilo aceitoso de color rojo anaranjado. Las semillas ariladas permanecen dentro de las valvas abiertas del fruto durante varios días, si no se les cosecha. Los pájaros comen las semillas ariladas enteras, digieren el arilo en la molleja, y regurgitan las semillas grandes enteras. Un árbol grande puede tener hasta 20.000 frutos en una sola cosecha. Hay una depredación menor de las semillas, previa a la dispersión, por un gorgojo (*Anthonomus sallei*), pero aparentemente las semillas son tóxicas para los ratones y las aves. En un estudio de Howe (1977), el pájaro *Tityra semifasciata* fue el mejor agente dispersor debido a que regurgita las semillas viables a una distancia grande del árbol materno, es un visitante regular y común durante toda la cosecha y come gran cantidad de frutos. A otros veintinueve consumidores de los frutos de *C. corymbosa* aparentemente se les clasificó como "dispersores deficientes". Las loras se comieron los arilos pero dejaron caer las semillas debajo del árbol progenitor; catorce especies de pájaros son visitantes sólo ocasionalmente. Los tucanoides y los mosqueros regurgitaron las semillas intactas pero únicamente fueron visitantes ocasionales, que han dejado caer las semillas debajo del árbol progenitor. Aunque uno supone que este árbol, con sus frutos numerosos, es de gran importancia para estos pájaros, especialmente para *Tityra*, durante su época de fructificación, se debe considerar la difícil alternativa en que se encontrarían estos pájaros en años en que el árbol no tuviera frutos. Aunque este es usado como una fuente primaria de alimento por mucho tiempo, los pájaros pueden haber tenido otras fuentes en el área cuando *C. corymbosa* dejó de tener frutos (como seguramente ha sido el caso en algunos años).

En los bosques deciduos del Parque Nacional Santa Rosa, *C. corymbosa* es el arbusto flacourtiáceo más común, especialmente en los bosques de sucesión secundaria y en los claros de los bosques causados por riscos y honduras. Muchas de las plantas menores no tienen frutos durante un año dado, haciendo que la planta parezca más escasa de lo que es en realidad. Se le distingue muy fácilmente de las otras especies de *Casearia* del Guanacaste, por sus hojas casi sésiles y por sus frutos esféricos, ovoides, algo angulados, que son de color anaranjado en la parte exterior y se abren para mostrar un arilo rojo anaranjado con una o dos semillas. El árbol *C. corymbosa* del bosque pluvial contrasta con *C. corymbosa* del bosque ca-

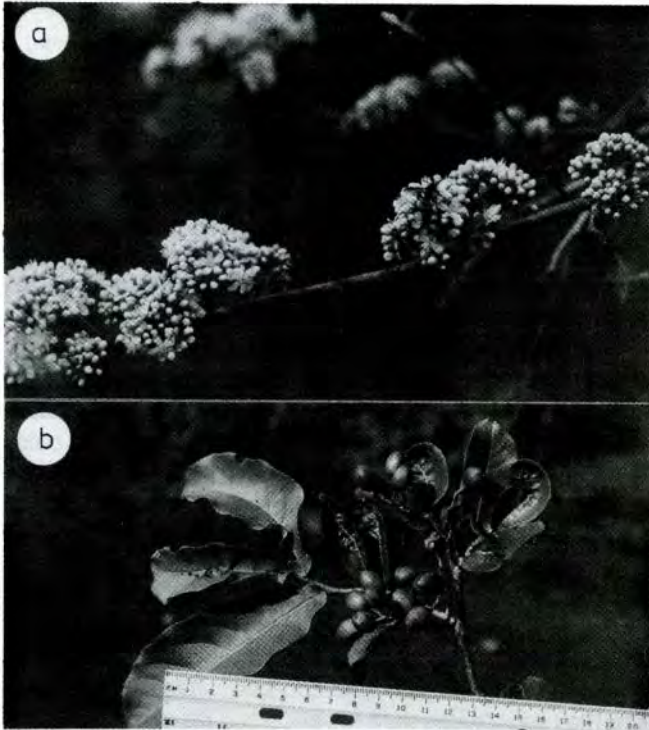


Fig.7.32 *Casearia corymbosa*. a) inflorescencia con muchos botones florales y algunas flores abiertas; avispa visitante justo al centro. Mes de mayo de 1980. b) hojas maduras y frutos de tamaño máximo (pero sin abrir, de color verde). Mes de julio de 1980. Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

ducifolio, en donde, generalmente, es un arbusto de 2 a 3 m de alto y que rara vez llega a tener una altura mayor de 5 m. Permanece sin hojas durante la época seca y florece (fig. 7.32a) al principio de la estación lluviosa (mayo). Produce frutos de color verde desde mayo hasta fines de agosto que aumentan de tamaño gradualmente hasta tornarse de color naranja amarillo (fig. 7.32b); maduran en septiembre o octubre y las semillas se dispersan en este tiempo. Las semillas son relativamente suaves y comienzan a germinar dentro de unos pocos días; crecen sobre suelos húmedos cerca de tres meses antes de empezar la estación seca. Dudo que puedan sobrevivir la estación seca como semillas latentes. Algunas plantas tienen frutos todos los años, pero los años de muy buenas cosechas, como fueron los de 1976, estudiados por Howe y Vander Kerckhove (1979), y 1979 alternan con años de escasos frutos (v.g., 1977, 1980).

Howe y Van der Kerckhove (1979) encontraron que en 1956 de las visitas por pájaros, el vireo amarillo verde (*Vireo flavoviridis*), fue el dispersor más eficiente, y tomó cerca del 65% de las semillas removidas. El mosquero rayado (*Myiodynastes maculatus*), el carpintero dorado (*Melanerpes aurifrons*), y el mosquero pálido (*Myiarchus nuttingi*), también eliminan los arilos aceitosos en sus tractos digestivos y regurgitan las semillas viables en el bosque. Otras 10 especies de pájaros también toman las semillas de los árboles. En las 17 plantas estudiadas, muy cuidadosamente, los pájaros removieron 91% de las semillas disponibles (tamaño de la cosecha de 1 a 2.700

frutos). De acuerdo con la cantidad de semillas removidas, el éxito de dispersión fue más alto en las plantas de fecundidad intermedia; los pájaros pasaron por alto las cosechas más pequeñas, y las cosechas grandes, aparentemente, los sació (Howe y Vander Kerckhove 1979).

Hay una pequeña depredación de semillas, previa a la dispersión, por un gorgojo (*Conotrachelus* sp.). En el sur de Guanacaste, se debe considerar a *C. corymbosa* como una planta de la cual se dispersan casi todas las semillas producidas. En contraste, el follaje tiene una fauna rica de insectos herbívoros (sin embargo, los caballos no la comen, tampoco los pecaríes, o los tapires). En 1978, en el Parque Nacional Santa Rosa, casi todas las plantas perdieron de 20% a 100% de las primeras hojas por acción de una especie de oruga arrolladora (Pyrilidae); que no solamente comen gran parte de las hojas, sino también enrollan muchas hojas que no se comen, de manera que probablemente reducen grandemente su actividad fotosintética. Más adelante, en el mismo año, muchas de las plantas de las partes altas del parque fueron fuertemente defoliadas por una oruga esfíngida grande (*Manduca lefebueri*). En la época de crecimiento de 1979, ni los pirálidos ni los esfíngidos fueron abundantes, pero hubo un brote espectacular del satúrnido *Hylesia lineata*. Entre los numerosos hospederos de las orugas de esta polilla, aparentemente *C. corymbosa* es una de las más favorecidas, ya que *C. lineata* recibió al menos la mitad de los huevecillos puestos por *H. lineata*, al principio de la estación seca de 1979 y de nuevo durante el pico de población de julio de 1979 (Janzen 1980). Una masa de huevos de *H. lineata* contiene de 100 a 300 huevos y las orugas resultantes pueden, fácilmente, remover la mitad o todas las hojas de un árbol de 2 m de *C. corymbosa* en un mes. La predicción obvia es que 1980 no fue un año de fructificación fuerte para *C. corymbosa*, aunque yo no estuve ahí al final de la época de maduración de los frutos, aparentemente gran parte de la cosecha de 1979 fue abortada por las plantas que habían sido defoliadas.

Howe, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology* 58:539–50.

Howe, H. F., and Vander Kerckhove, G. A. 1979. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology* 60:180–89.

Janzen, D. H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica*: 13:271–82.

Cassia biflora (Leguminosae) (Abejón)

D. H. Janzen

Este arbusto caesalpináceo, pequeño, común, está muy distribuido en las bajuras secas de la costa pacífica de Costa Rica y se le encuentra desde México hasta la parte norte de Sur América. Se le distingue muy fácilmente de las otras 14 especies de *Cassia* nativas de Guanacaste en



Fig. 7.33 *Cassia biflora*. a) flor con anteras polimórficas y estilo largo y recurvado. b) frutos verdes enteros, frutos verdes seccionados longitudinalmente, y (extrema derecha) fruto maduro y semillas sueltas (escala en mm). Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. h. Janzen).

que produce sus flores (fig. 7.33a) en pares en un tallo delgado de 2 cm, además tiene nectarios peciolares de color amarillo anaranjado de 2 a 3 mm de largo sobre la parte distal del raquis y frutos castaños dehiscentes (de 3 a 4 mm de ancho, y de 6 a 8 cm de largo) con una x prominente sobre cada semilla en el fruto seco inmaduro (fig. 7.33b). Hay de 6 a 7 pares de foliolos ovales de 2 a 3 cm de largo en las hojas que fueron una vez compuestas de 5 a 6 cm de largo. El nombre vulgar también se aplica a *Cassia obtusifolia* y *C. leptocarpa*, dos especies anuales de *Cassia*.

Cassia biflora probablemente fue arbusto raro en los claros naturales del bosque caducifolio (bordes de los peñasco, en los taludes de las quebradas, y en las orillas de los pantanos), pero se ha hecho extremadamente común en los campos abandonados y en los potreros, en donde puede constituir rodales casi monoespecíficos de una hectárea o más en extensión. La planta generalmente no la comen los caballos ni el ganado y es difícil de erradicar ya que brota, rápidamente, desde las raíces quemadas o cortadas.

Las flores amarillas brillantes hacen su primera aparición en julio, las plantas florecen totalmente para noviembre, y una planta individual puede continuar creciendo hasta muy avanzado abril si hay alguna humedad. Los frutos se desarrollan continuamente desde el tiempo de la primera floración y requieren cerca de dos meses para alcanzar madurez, (en la mayoría de plantas los frutos, de color verde, alcanzan su máximo desarrollo a finales de diciembre). Casi la mayoría de las flores producen un fruto en los hábitats soleados y ricos en polinizadores. Las flores son visitadas muy temprano en la mañana por unas abejas grandes (*Melipona*, *Eulaema*, *Xylocopa*, *Ptiloglossa*), que obtienen el polen sujetándose a las anteras tubulares con sus patas y haciendo zumbar sus alas (Wille 1963); Michener, Winston, y Jander 1978; Buchman y Hurley 1978). El polen es disparado por el poro terminal de la antera y golpea a la abeja en el pecho y luego ésta lo transfiere a las corbículas o escobas de sus patas traseras. Se han visto varias especies de estas abejas visitando *C. biflora* más ávidamente cuando las flores están en una

posición elevada (a nivel de dosel) que cuando se encuentran a nivel de la tierra (Frankie y Coville 1979). En 1963 y 1965, las abejas mayores eran visitadoras mucho más comunes en los rodales grandes a las orillas de los caminos y en potreros que ahora. En la actualidad varias fuentes de alimento de las abejas han desaparecido por haber sido destruidos los hábitats y aparentemente las abejas también han desaparecido, a pesar de haber otras fuentes de alimento como *C. biflora*. Por ejemplo, *C. biflora* es únicamente una fuente de polen, y las abejas necesitan néctar, que, generalmente, no está a su alcance en los potreros grandes con pocos árboles muy aislados.

Un arbusto de *C. biflora* a pleno sol puede producir una cosecha de cientos de vainas pero, por lo general, el tamaño de la cosecha es de 20 a 100. Cada vaina contiene de 6 a 29 semillas rectangulares, planas, secas, con una (x en relieve en la superficie). Estas semillas caen al suelo por dehiscencia de la vaina seca y delgada. Sin embargo, mientras la vaina está aún verde, apenas empezando a madurar, hasta cinco especies distintas de un abejón brúquido pequeño (Janzen 1980) pueden pegar sus huevos sobre la superficie de la vaina; las larvas taladran la pared y penetran la semilla. Se comen su contenido y a veces parte de la corteza suave de la semilla. La larva pupa en la semilla o en una cavidad de la fruta y los adultos nuevos caen por la dehiscencia o pueden taladrar un hueco a través de la pared de la vaina. Silander (1978) demostró que la intensidad de la depredación por estos abejones es mayor en las plantas que están separadas, entre sí, en los potreros. Aparentemente las plantas muy separadas también tienen una polinización reducida, las que se encuentran en grupos o en pequeños bosquecillos son más eficientes, aunque esta conclusión no toma en consideración la suerte que pueden correr las numerosas plántulas generadas en ese bosque cuando se les compara con las que produce en menor número una planta lejos de sus conespecíficos.

Buchmann, S. L., and Hurley, J. P. 1978. A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. *J. Theoret. Biol.* 72:639–57.

Frankie, G. W., and Covill, R. 1979. An experimental study on the foraging behavior of selected solitary bee species in the Costa Rican dry forest. *J. Kansas Ent. Soc.* 52:591–602.

Janzen, D. H. 1980. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *J. Ecol.* 68:929–52.

Michener, C. D.; Winston, M. L.; and Jander, R. 1978. Pollen manipulation and related activities and structures in bees of the family Apidae. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 51:575–601.

Silander, J. A. 1978. Density-dependent control of reproductive success in *Cassia biflora*. *Biotropica* 10: 292–96.

Wille, A. 1963. Behavioral adaptations of bees for pollen collecting from *Cassia* flowers. *Rev. Biol. Trop.* 11: 205–10.

Cayaponia racemosa (Cucurbitaceae) (Aretes, Wild Bitter Gourdlet)

D. H. Janzen

Este bejuco cucurbitáceo anual y su congénere de frutos esféricos *Cayaponia attenuata* (fig. 7.34) son miembros ocasionales de las tramas de bejucos en los árboles caídos, a la orilla de los bosques, y en la vegetación riparia. Son muy comunes también en la vegetación antropogénica en las orillas de los caminos, en los predios antiguos, y en los potreros abandonados. Los frutos glabros, de color amarillo anaranjado vivo a rojo (ovoide en *C. racemosa*, esferoides en *C. attenuata*) son de 1 a 2 cm de diámetro, tienen una cáscara delgada, pero fuerte y contienen de una a cuatro semillas empotradas en una pulpa jugosa de color beige. Una planta puede tener cientos o miles de frutos maduros durante la última mitad de la estación seca, cuando *Cayaponia* y las demás plantas de los bosques caducifolios carecen de hojas. Los grandes racimos de frutos son, ocasionalmente, visitados por pájaros que comen el fruto entero o lo abren y se tragan el total del contenido. Una fracción desconocida de las semillas luego pasa sin dañarse a través del tracto digestivo y son defecadas, ya libres de la pulpa amarga que las cubría. Estas semillas



Fig. Pág. 7.34 *Cayaponia attenuata*: frutos bien desarrollados y casi maduros, cerca de Bagaces, Provincia de Guanacaste, Costa Rica. (foto D. H. Janzen).

germinan cuando comienzan las lluvias, siempre que no hayan sido encontradas por los pequeños roedores del bosque que son los depredadores profesionales de semillas (v.g., *Liomys salvini*). La plántula se convierte rápidamente en un bejuco trepador que llega a tener una altura de 1-3 m sobre la vegetación y extiende sus hojas hondamente lobuladas y de tamaño moderado a pleno sol. Puede colgar de las ramas de las copas de un árbol como una cortina de follaje.

Cayaponia, al contrario de lo que sucede con otros cucurbitáceos silvestres de Costa Rica, no está libre de la depredación prematura de sus semillas. Cuando los frutos verdes inmaduros llegan a su tamaño máximo, un gorgojo críptico de tamaño mediano, de color pardo (*Phymatophosus scapularis*, Clark 1977) hace un hueco en la cubierta blanca, irregular, de la corteza de la fruta. La larva se desarrolla dentro del fruto, comiendo tanto la pulpa del fruto como las semillas. Después de pupar y salir dentro de la fruta, el gorgojo adulto abre un hueco de 4 a 5 mm de diámetro a través de un costado del fruto y lo abandona aproximadamente al mismo tiempo en que los frutos sin dañar empiezan a madurar.

Como es común entre los frutos cucurbitáceos de Costa Rica, los frutos de *Cayaponia* cuelgan de los bejucos muertos durante muchos meses si no los despegan los agentes de dispersión, y su "señal" anaranjado brillante, puede ser vista hasta dos meses después de que las lluvias reverdecen todo el hábitat, al final de la época seca. Uno queda con la impresión de que los frutos de *Cayaponia* no ocupan un lugar muy favorecido en la lista de artículos alimenticios del bosque caducifolio. *Cayaponia racemosa* es más abundante en la región del Parque Nacional Santa Rosa de Guanacaste, mientras que *C. attenuata* es más abundante hacia el sur, especialmente en los pantanos grandes.

Clark, W. E. 1977. Revision of the weevil genus *Phymatophosus* Faust (Coleoptera: Curculionidae). *Syst. Entomol.* 3:103-30.

Ceiba pentandra (Bombacaceae) (Ceiba, Ceibo, Kapok Tree)

H. G. Baker

A este árbol muy grande o dominante del dosel, se le encuentra ocasionalmente en los bosques de ambas costas de Costa Rica, en bosques muy húmedos, y en partes húmedas del bosque seco. Lo primero que llama la atención son sus gambas laminares muy desarrolladas en la base del tronco grueso y gris. Hay algunas pruebas de (Baker 1973) que éstas son más grandes en el árbol del lado de los vientos prevaletentes, lo que amerita estudios adicionales. Al acercarse uno, se nota que el tronco tiene a veces espinas cónicas, y que estas cubren muy rápidamente las ramas laterales. El significado biológico de estas densas agregaciones de espinas sobre las ramas y troncos más jóvenes (fig. 7.35b) es otro asunto que amerita más estudio.

Ceiba pentandra es singular en que se le encuentra naturalmente en la América Tropical (desde el sur de México hasta el borde sur de la Cuenca del Amazonas) y en el África Occidental, y como un árbol cultivado en plantaciones del sureste de Asia (Baker 1965).

Ya que necesita mucha luz, el árbol de kapok se encuentra en las orillas de los bosques y en los márgenes de los ríos. Es una especie pionera en sucesiones secundarias, que se propaga en los claros por semillas transportadas por el viento. Su crecimiento rápido (4 m por año registrados para árboles jóvenes en África; Chipp 1927) sobrepasa mucho el ritmo de regeneración del bosque, de modo que este árbol pionero persiste en el dosel o como un emergente en el bosque "clímax"; puede alcanzar una altura de 60 m.

Los árboles de kapok tienen hojas digitadas, compuestas, con pecíolos flexibles; hay de cinco a ocho folíolos en cada hoja. Las hojas son frecuentemente atacadas por insectos fitófagos, y en casos extremos los árboles pueden quedar completamente defoliados. Normalmente son caducifolios durante la época seca (una sincronía que es más obvia en los bosques secos que en los húmedos). La sincronización de la caída de las hojas y el brote de hojas nuevas varía con el inicio de la estación seca. Los botones florales se forman en hábitats bien iluminados (en árboles mayores de 4 a 10 años de edad) mientras los árboles aún permanecen con hojas, aunque la maduración supuestamente provoca su caída. La floración y la subsiguiente fructificación se llevan a cabo durante la fase sin hojas, generalmente en enero o febrero (y los frutos maduran cerca de 4 a 6 semanas más tarde; Frankie, Baker, y Opler 1974). Sin embargo, un árbol no florece todos los años, y ha habido de 5 a 10 años entre dos episodios de floración. Si no se producen flores, el brote de nuevas hojas puede llevarse a cabo dentro de 2 semanas después de la caída de las hojas y si el clima es húmedo. Consecuentemente, la caída de las hojas puede ser un indicio para producir no solamente un acceso libre a las flores para los polinizadores (y también para la dispersión sin estorbos de las semillas) sino también para renovar las hojas del dosel, después que se han caído las hojas parasitadas o enfermas.

Las flores, de cinco pétalos, son blancas o rosadas en su exterior (con un color pardo muy oscuro en el interior), tienen cerca de 3 cm de largo y se abren al atardecer para mostrar cinco anteras (con una buena cantidad de polen) y un estilo único. Hay producción abundante de néctar, y las flores tienen un olor agrio. La polinización de las flores de *Ceiba pentandra* por murciélagos del suborden Megachiroptera en el África Occidental fue bien estudiada por Baker y Harris (1959). Estos murciélagos consumen polen y néctar mientras se arrastran entre las flores. La polinización por microquirópteros, en Brasil, también fue estudiado por Carvalho (1960), y la de *Ceiba acuminata* por otros microquirópteros fue descrita pictóricamente por Baker, Cruden, y Baker (1971). El néctar de *C. pentandra* contiene azúcar en una concentración de 15 a 18% (peso de sacarosa por peso total), con las siguientes proporciones: sacarosa .130; glucosa .401; fructosa .438. La concen-

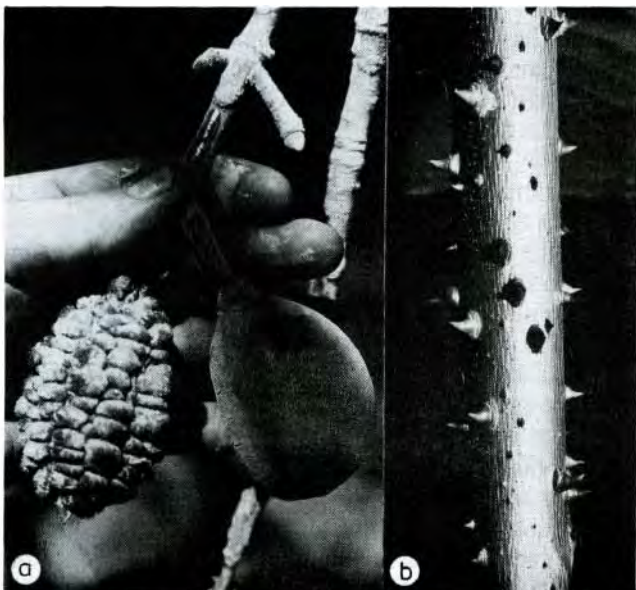


Fig. 7.35 *Ceiba pentandra*. a) frutos maduros; el fruto de la izquierda sin la corteza exterior, pero con la estopa y las semillas en su lugar fuertemente compactadas; el fruto del lado derecho antes de la dehiscencia de la testa. Bebedero, Provincia de Guanacaste, Costa Rica. b) mamón de tres metros de alto en un claro del bosque. Finca La Selva, Distrito de Sarapiquí, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

tración de aminoácidos en el néctar es bajo (todos estos análisis químicos son por I. Baker y H. G. Baker, datos inéditos).

Únicamente, unas pocas flores de cada racimo se abren al mismo tiempo durante la misma noche, y las flores en un mismo árbol pueden abrirse durante 2 ó 3 semanas; cada una se cierra en la mañana pero antes de que esto ocurra, los pájaros, abejas, y otros insectos depredadores suelen visitarlas y tomar los recursos que quedan. El estilo a menudo cae con la flor marchita durante el día, de modo que es importante que los tubulares de polen hayan penetrado el ovario para ese tiempo. Toxopeus (1950), trabajando con árboles en plantaciones en las Indias Orientales, mostró que la fertilización se lleva a cabo en 12 horas a temperaturas de 20° C o mayores, pero que a los 16° C las flores se caen antes de ser fertilizadas. Estos árboles en plantaciones, así como los árboles polinizados experimentalmente en África Occidental, son autocompatibles.

El hecho que una aglomeración compleja de visitantes frecuente las flores de *C. pentandra* en los bosques pluviales de Veracruz, México fue documentado por Toledo (1977). También fueron observados colibríes y aves paserinas, así como abejas, avispas, escarabajos, una zarigüeya, mustélidos, y ardillas (así como murciélagos). En su mayoría, estos visitan los recursos florales remanentes en la mañana, y hay razón para creer que para este tiempo las flores ya han sido polinizadas. Garrido (1955), en árboles cultivados en las Filipinas, observó que los estigmas son receptivos al polen, aun antes de abrirse las flores. Cada flor es capaz de producir un fruto, aunque hay, generalmente, muchas "caídas voluntarias" de frutos en varios estados de desarrollo. Sin embargo, un árbol

maduro puede producir desde 500 a 4.000 frutos (fig. 7.35a) al mismo tiempo, cada uno con 200 o más semillas. Botánicamente el fruto es una cápsula oval, hasta de 18 cm de largo y de 3 a 5 cm de diámetro con una constricción prominente en forma de pezón en el extremo del estilo. Los frutos se abren en el árbol (generalmente de marzo a abril en Costa Rica) por medio de 5 valvas longitudinales, y las semillas, apenas adheridas a las fibras blanco grisáceas del kapok, son dispersadas por el viento.

Las "fibras" del kapok, que envuelven las semillas de color negro pardusco, no están muy fuertemente adheridas a ellas (lo que no sucede con las fibras de la semilla de algodón, *Gossypium*) sino que son derivadas de la pared interna del fruto, y en su estado maduro son secas y llenas de aire. Como consecuencia, sirven admirablemente para la dispersión de las semillas (hasta que estas se desprenden de la masa de fibra), por los vientos que pasan sobre el dorsel del bosque, o a través de los claros. Por estar el árbol sin hojas durante tiempo, se facilita la dispersión de las semillas.

Las fibras de kapok son de 1,5 a 3 cm de largo y tienen un brillo asedado, debido a su cobertura serosa, pero son demasiado pequeñas, muy lisas y muy poco retorcidas para que se puedan hilar. Ya que son únicamente de un 1/8 del tamaño o peso del algodón, el kapok se usa para rellenos de cojines, colchones, salvavidas, tapicería, y en sillas de montar. La facilidad con que se desprenden las semillas (no hay necesidad de una desmontadora, como en el algodón), es de gran provecho para estas industrias. El kapok aísla muy bien el sonido, el calor y es repelente al agua, de modo que es valioso para el relleno de almohadas que se han de usar en áreas de altos calores y humedades (así como en la fabricación de salvavidas). Aun después de una inmersión prolongada, su soltura se restablece fácilmente con solo secarla. Los frutos sin abrir (que pueden caer de un árbol cuando están casi maduros) pueden flotar indefinidamente en agua dulce o salada, sin que el agua penetre la masa de fibras. Esto puede indicar que la dispersión del árbol de kapok desde los trópicos americanos al África Occidental puede haber sido por flotación del fruto.

Las semillas, de un diámetro promedio 5 mm, son ricas en aceites (cerca del 20% del peso seco), comestibles y también usados para la fabricación de jabón y para el alumbrado. La torta de kapok, de la que se le ha extraído el aceite, se usa como alimento para ganado, es moderadamente rica en proteínas (cerca del 26%).

La madera del árbol del kapok es suave y absorbente, liviana y fácil de trabajar con herramientas rudimentarias, pero no es muy duradera y es a menudo atacada por hongos que viven en el árbol "produciendo la mancha azul". Es muy quebradiza cuando se seca. Por lo tanto, no se le ha usado en explotaciones madereras y se dejan los árboles en pie cuando se cortan los otros para madera. Esto coloca a *C. pentandra* en una posición excelente para contribuir a la asociación secundaria. Sin embargo, debido a lo suave de su madera y a lo recto del tronco se le usa para hacer ataúdes, para la talla y en la fabricación de botes (pangas). En la región del Caribe se dice que la palabra *Ceiba* es el

equivalente del antiguo nombre para canoas. La distribución pantrópica de *Ceiba pentandra* probablemente es de origen americano, todas las otras especies del mismo género están limitadas a los trópicos americanos, probablemente por flotación de los frutos a través del Océano Atlántico (quizá cuando era más angosto lo que es hoy día). El transporte hacia el sureste asiático parece haber sido por acción del hombre cerca del siglo X de la era cristiana (Baker 1965). Ahí se le conoce únicamente en cultivo, sin espinas, que fructifica todos los años y cuyo fruto permanece cerrado cuando maduro. Este conjunto de caracteres, muy útil en la recolección del kapok para el uso humano, sería una forma de suicidio para las especies en la naturaleza. La forma cultivada fue probablemente seleccionada por nativos de África Occidental, de híbridos entre una raza forestal y una raza de sabanas, y sometido a cultivo ahí antes de ser transportado por los mercaderes árabes a través de África y del Océano Indico (Baker 1965).

El número de cromosomas de *Ceiba pentandra* no es constante: $2n = 80$ y $2n = 88$ en material de los trópicos americanos (Baker y Baker 1968) y hay registros de $2n = 72$ a $2n = 88$ en otros lugares. Como consecuencia, se puede esperar que haya alguna duplicación de cromosomas.

En África, las semillas caídas (y en menor grado los frutos inmaduros) son muy atractivos a los heterópteros del género *Dysdercus* (los llamados insectos rojos o manchadores del algodón, de la familia Pyrrhocoridae). La mayoría del daño es causado al alimentarse los insectos sobre las semillas, aunque también manchan el kapok con su excremento y fomentan la contaminación por hongos. Debe ponerse atención a los insectos de esta clase en Costa Rica. Es posible que la "estrategia" de la floración masiva y la producción de semillas a intervalos irregulares es una defensa contra los depredadores de semillas de este tipo.

La germinación de las semillas de *Ceiba pentandra* epígea (fanerocotiledonar) y se lleva a cabo en unos pocos días, si la luz y la humedad son adecuadas. De otra manera, las semillas pueden quedar en estado latente pero viables en el suelo durante "un largo período" (Budowski 1965).

- Baker, H. G. 1965. The evolution of the cultivated kapok tree: A probable West African product. In *Ecology and economic development in Africa*, ed. D. Brokensha, pp. 185–216. Research Series no. 9. Berkeley: Institute of International Studies, University of California.
- . 1973. Buttressing in trees of *Ceiba pentandra* in Ghana. Appendix to K. Henwood, An engineering perspective on the value of buttressing in tropical rain forest trees. *Biotropica* 5:89–93.
- Baker, H. G., and Baker, I. 1968. Chromosome numbers in the Bombacaceae. *Bot. Gaz.* 129:294–96.
- Baker, H. G.; Cruden, R. W.; and Baker, I. 1971. Minor parasitism in pollination biology and its function: The case of *Ceiba acuminata*. *BioScience* 21:1127–29.

- Baker, H. G., and Harris, B. J. 1959. Bat pollination of the kapok tree, *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. (sensu lato), in Ghana. *J. West Science Assoc.* 5:1–9.
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American rainforest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15:40–42.
- Carvalho, C. T. de. 1960. Das visitas de morcegos às flôres (Mammalia: Chiroptera). *Anais Acad. Brasil. Cienc.* 32:359–77.
- Chipp, T. F. 1927. *The Gold Coast forest: A study in synecology*. Oxford Forestry Memoirs no. 7, Oxford: Clarendon Press.
- Frankie, G. W.; Baker, H. G.; and Opler, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881–919.
- Garrido, T. G. 1955. Progress report on kapok breeding. *Philippine J. Agric.* 20:233–67.
- Pijl, L. van der. 1936. Fledermäuse und Blumen. *Flora* 131:1–40.
- Toledo, V. M. 1977. Pollination of some rainforest plants by non-hovering birds in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 9:262–67.

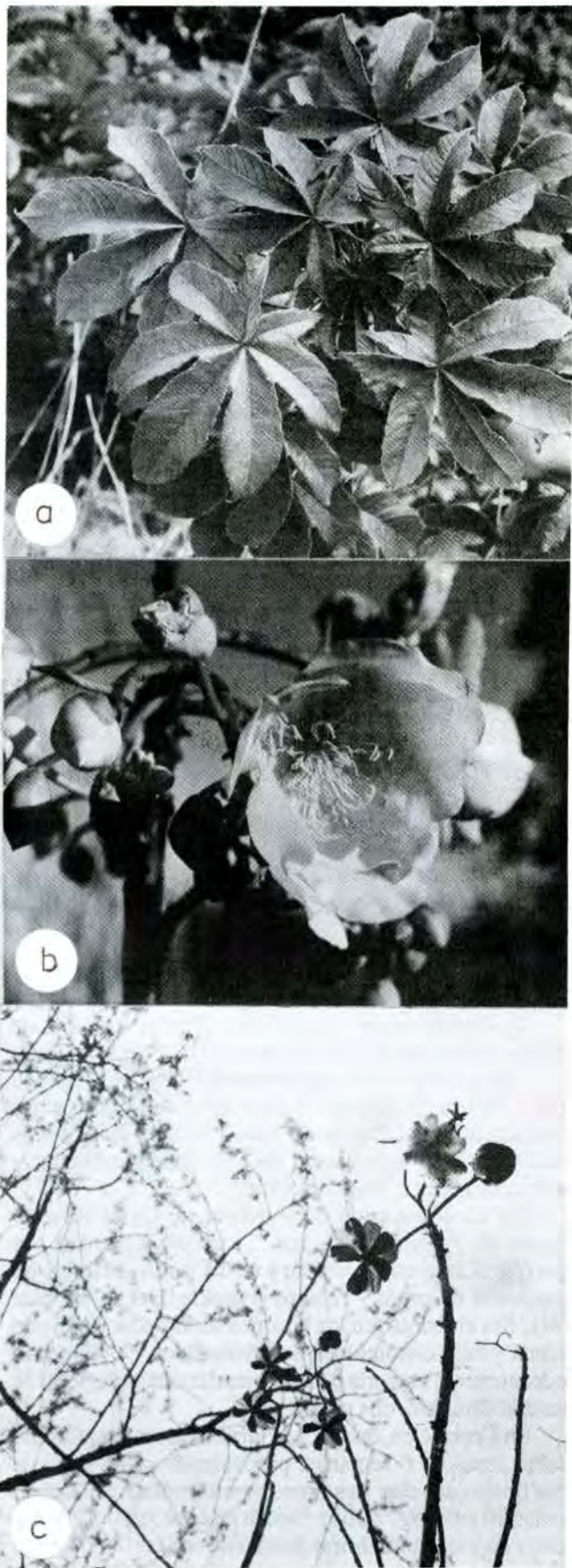
Cochlospermum vitifolium (*Cochlospermaceae*) (Poro-poro, Cochlospermum, Silk tree, Cotton Tree)

K. S. Bawa y G. W. Frankie

Cochlospermum vitifolium, "Poro-poro," es un árbol pequeño, caducifolio (hasta de 10 m) muy común en las breñas y bosques de la vertiente del Pacífico, llegando hasta 1.000 m de altura. A este árbol se le encuentra generalmente en hábitats de sucesión temprana, desde México hasta la parte norte de Sur América (Bawa y Frankie, obs. pers.; Standley 1938).

En los bosques de bajura secos de Costa Rica, la mayoría de los individuos de *C. vitifolium* pierden sus hojas (fig. 7.36a) en diciembre y enero, antes del inicio de la floración en enero y febrero (Frankie, Baker, y Opler 1974). Sin embargo, en los bosques semi-caducifolios de Panamá y bajo condiciones de invernadero, *C. vitifolium* puede retener la mayoría de sus hojas durante el período de floración (Frankie, obs. pers.).

En Costa Rica, un árbol de tamaño promedio florece durante cerca de 6 semanas, produciendo relativamente pocas flores cada día. Las flores hermafroditas, amarillas, grandes 10 cm; (fig. 7.36b), brotan en los extremos de las ramas y comienzan a abrirse justo antes de las 0500 horas, hora local y no terminan de abrirse sino hasta las 0600 a 0630. El polen, que es la única recompensa que se ofrece a los visitantes y polinizadores, se produce después de las



anteras. El polen cae progresivamente durante la primera mitad del día. Cada flor dura un día y las plantas son genéticamente auto incompatibles (Bawa 1974).

Las abejas de tamaño mediano a grande de la familia *Anthophoridae* son los polinizadores primarios de *C. vitifolium* en la provincia de Guanacaste. Entre los antofóridos que comúnmente forrajean desde las flores están: *Centris adani*, *C. aethyctera*, *C. flavifrons*, *C. fuscata*, *C. heithausii*, *C. inermis*, *C. segregata*, *C. trigonoides subbarsata*, *Xylocopa fimbriata*, *X. gualanensis*, *X. muscaria*, y *X. viridus*. La mayoría de estas abejas visitan las flores "zumbando" cerca de ellas para obtener el polen (ver Wille 1963 para una descripción de este comportamiento) entre 0630 y 1100 aunque algunos individuos rezagados pueden continuar forrajeando hasta media tarde. Unas pocas abejas sin aguijón forrajean desde las flores de *C. vitifolium*, pero muchas de sus visitas ocurren sobre las flores de dos días de edad. Ya que se cree que el estigma es receptivo únicamente en las flores de un día de edad, se supone que la abeja sin aguijón juega un papel insignificante en la polinización de *C. vitifolium*. Además, la separación relativamente grande entre el estigma y las anteras y el tamaño de pequeño de estas abejas, hacen que no sean polinizadores muy eficientes, aún de un día de edad.

Los frutos, que son cápsulas con muchas semillas (de 100 a 300 por fruto) maduran de 6 a 8 semanas después de la polinización (Frankie, Baker, y Opler 1974). Cuando maduran, las cápsulas se abren (fig. 7.36c), exponiendo semillas con plúmulas blancas que facilitan la dispersión por el viento. Un escarabajo brúquido pequeño no identificado penetra el fruto dehiscente y oviposita sobre las semillas recién expuestas; los adultos emergen cerca de un mes más tarde (D.H. Janzen, com. pers.). No hay depredación grande de las semillas por insectos después de la dispersión (Janzen 1978), aunque son consumidas por *Liomys salvini* (D. H. Janzen com. pers.). Las semillas, por lo general, germinan sin un tratamiento previo. Dos plántulas de 8 meses de edad, cultivadas en un invernadero en Boston, produjeron una vez de dos a tres flores, confirmando las observaciones de Standley (1938) en el sentido que el período juvenil de esta planta es muy corto.

El árbol produce hojas nuevas en mayo, después que haya terminado la florecencia y la fructificación; esto se lleva a cabo justo antes del inicio de las lluvias (Frankie, Baker, y Opler 1974).

Cochlospermum vitifolium tiene por lo menos un enemigo potencial en Guanacaste. En algunos hábitats se sabe que una agalla negra, leñosa, en forma de escoba, quizá causada por una infección bacteriana o fungosa, ataca los troncos y las ramas de los árboles afectados. Algunos árboles pueden infectarse severamente a tal punto que las

Fig. 7.36 *Cochlospermum vitifolium*. a, corona de un mamón (mes de julio). b) a la derecha flor abierta y a la izquierda botón floral (mes de marzo). c) frutos maduros; algunos ya abiertos y con la fibra y las semillas en su lugar (mes de abril). a) y c) Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos de D. H. Janzen b, cerca de Bagaces, Provincia de Guanacaste (foto G. W. Frankie).

ramas mueren. En el Parque Nacional Santa Rosa, muchas ramas de *C. vitifolium* mueren por causa del matapalo (*Phoradendrom* sp.) (D. H. Janzen, com. pers.).

Bawa, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 31:52–63.

Frankie, G. W.; Baker, H. G.; and Opler, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881–919.

Janzen, D. H. 1978. Seeding patterns in tropical trees. In *Tropical trees as living systems*, ed. P. B. Tomlinson and M. H. Zimmerman, pp. 83–128. Cambridge: Cambridge University Press.

Standley, P. C. 1938. Flora of Costa Rica. *Fieldiana, Bot.* 18:1–1616.

Wille, A. 1963. Behavioral adaptations of bees for pollen collecting from *Cassia* flowers. *Rev. Biol. Trop.* 11: 205–10.

Cocos nucifera (Palmae) (Coco, Cocotero, Coconut)

J. Sauer

En los trópicos del mundo hay varias especies de palmeras adaptadas a los pantanos litorales salobres y a las dunas de arena, pero el cocotero (*fig. 7.37*), es la única palmera que ha evolucionado como una pionera de las playas oceánicas. Su único hábitat natural es una franja angosta, a veces de solamente un metro de ancho, en la orilla exterior de los charrales de las playas. Saliendo por encima del dosel de los arbustos de las playas, las palmeras; generalmente, se inclinan hacia el mar, debido a un tropismo positivo tanto hacia el sol como hacia el viento. De modo que cuelgan sobre la vegetación de bejucos y hierbas en las playas, y dejan caer sus nueces maduras en una zona al alcance de las olas. El coco es un ejemplo clásico de un sistema de propagación adaptado para la dispersión por las corrientes oceánicas. El fruto u ovario está dividido en tres partes, la parte exterior, dura y lisa, o sea el exocarpo, la cáscara fibrosa, o mesocarpo, y la cáscara impermeable interior o endocarpo (*fig. 7.38*). Dentro de éstas, la semilla puede flotar en el mar durante varios meses antes de germinar. En experimentos a pequeña escala, los cocos han permanecido a flote y viables después de varios meses en el mar, sin haberse fijado límites de duración antes de terminar con dichos experimentos. Los datos de germinación de los cocos, en plantaciones, muestran que hay una media de 4 a 5 meses y una máxima de 7 meses desde la caída de la nuez hasta la emergencia del tallo. Ya que el cocotero tiene un ciclo de vida que no es regido por las estaciones, y que produce frutos durante todo el año, la latencia de las semillas aparentemente no tiene valor adaptativo, excepto en los grandes viajes marinos (Sauer 1971; Whitehead 1976; Harries 1978).

Un coco aislado puede permanecer como una planta en su propia maceta durante varios meses después de la



Fig. 7.37 Cocos nucifera: Árboles adultos en su estado natural, Ilela Digue, Seychelles, en la Región del Océano Indico en donde pudo haberse originado la especie (foto J. Sauer).

germinación, permaneciendo las raíces dentro de la cáscara después de la emergencia del tallo fotosintético. La cáscara surte algunos nutrimentos minerales, principalmente potasio, pero la plántula deriva la mayoría de sus minerales, así como el agua, las sustancias de crecimiento, y el alimento de la savia lechosa y aceitosa del endosperma dentro de la semilla. De modo que antes de producir las raíces finales en la arena, un coco puede ser trasladado repetidamente por la playa hasta el límite del alcance de las olas, a la misma zona de la que provienen sus progenitores (Sauer 1971; Purseglove 1972).

La colonización de una isla volcánica nueva con cocoteros a la deriva fue observada en Krakatau y Anak Krakatau (Docters van Leeuwen 1936).

Una vez que el coco haya echado raíces, la palmera se ancla increíblemente bien en la arena floja. Produce varios miles de raíces adventicias primarias, tienen cerca de 1 cm de diámetro, con gran fuerza tensora, extendiéndose hasta 20 m del tronco. Es muy poco probable que los vientos y aun los huracanes arranquen de raíz una palmera. El sistema radical tolera inundaciones ocasionales de agua salada durante las tormentas, pero necesita una fuente permanente de agua dulce. En algunos climas muy lluviosos, donde los cocoteros son nativos, hay un manto de agua dulce debajo de la playa por encima del agua salada que es más densa; este manto sube y baja de acuerdo con

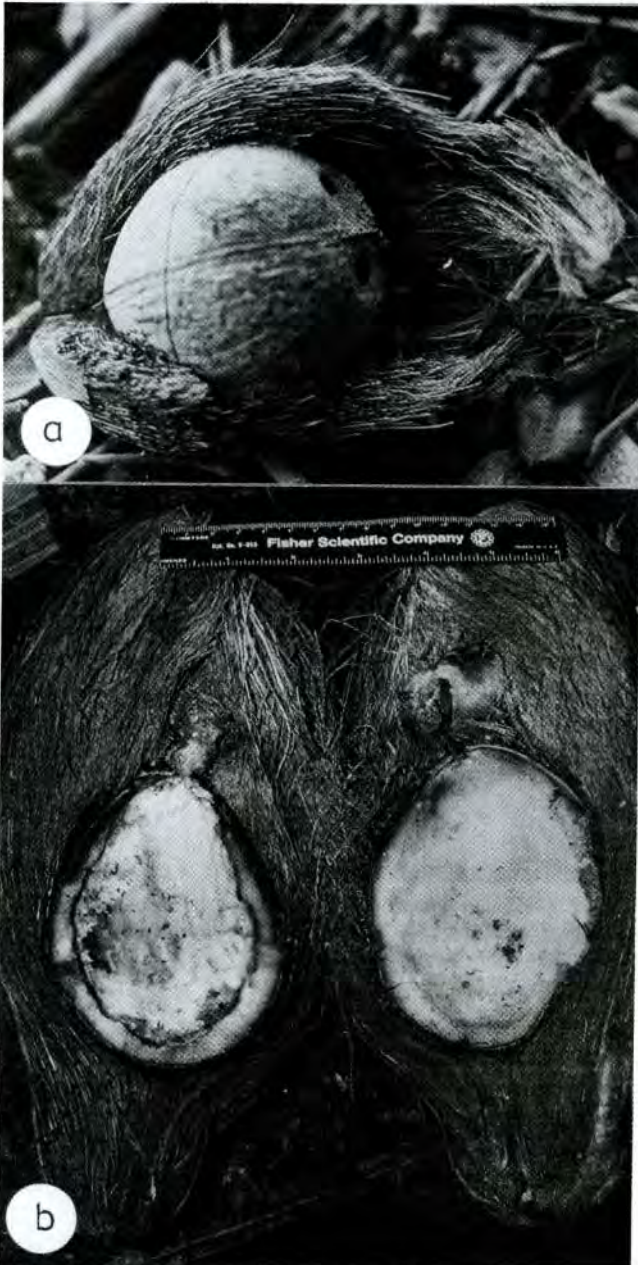


Fig. 7.38 *Cocos nucifera*. a) nuez con la cáscara fibrosa exterior parcialmente removida por acción de las olas en una playa rocosa; a la derecha se ven los poros de germinación. b) semilla germinando (fruto nuez y semilla partidos por la mitad longitudinal) con la cavidad ocupada por tejido esponjoso que absorbe el endospermo líquido. Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (fotos de D. H. Janzen)

las mareas, aereando la zona alrededor de las raíces de las palmeras. Las playas de cocoteros, generalmente, tienen muy pocas arcillas y coloides orgánicos para el intercambio de iones; el análisis químico de la arena, por lo general, muestra un valor nutritivo muy bajo o casi nulo. Las raíces deben de obtener sus nutrimentos desde el agua circulante del suelo como de una solución hidropónica. La absorción de agua es enorme, especialmente en los climas soleados y ventosos, en donde la fotosíntesis de los cocoteros es mayor y donde crecen mejor. Los estomas en su mayoría

están en la parte inferior de la hoja; las pinnas de las hojas tienen células motoras basales que causan que la hoja se pliegue hacia abajo y así reducen grandemente la transpiración. Sin embargo, el cocotero no puede tolerar las sequías prolongadas; su ciclo reproductivo es particularmente vulnerable; transcurre más de un año desde la iniciación de la inflorescencia y la antesis; y otro año desde la polinización hasta la maduración del fruto; el proceso puede abortar en cualquier fase por la escasez de agua (Copeland 1906; Purseglove 1972; Murray 1977).

Un árbol sano tiene cerca de tres docenas de hojas expandidas, al producir una nueva, bota una vieja, cerca de una vez por mes. Así, se puede calcular la edad de una palmera dividiendo por doce el número de hojas y las cicatrices de hojas anteriores. Una plántula de coco empieza a florecer cuando tiene cerca de 6 a 12 años. Cada hoja tiene una inflorescencia axilar con numerosas flores unisexuales. En cada inflorescencia, las flores masculinas generalmente ya se han mayado antes que las flores femeninas sean receptivas, aunque puede haber un poco de autopolinización. Las flores son nectaríferas y fragantes, siendo visitadas por *Apis indica* y por muchos otros insectos; también se cree que existe la polinización por el viento. Únicamente unos pocos frutos de cada inflorescencia permanecen hasta la madurez; una palmera normalmente de ja caer una o dos frutos maduros por semana (Purseglove 1972).

A pesar de los muchos argumentos conflictivos, se acepta que la especie es nativa del Pacífico Oeste y de la parte este del Océano Indico. En esa región, hay fósiles del Terciario y del Cuaternario y muchas pruebas indirectas de la mayor diversidad genética de *Cocos nucifera* y la mayor concentración de sus parásitos; más, de 150 especies de insectos específicos del cocotero se han encontrado ahí; (incidentalmente, *Ratus rattus* es hoy, y quizá siempre lo ha sido, el mayor depredador de las flores y de los frutos del cocotero) ya había cocoteros silvestres en una gran constelación de islas deshabitadas del Océano Indico cuando fueron descubiertas en los siglos XVI y XVII. Siglos atrás, los cocoteros silvestres probablemente ofrecían el único alimento y bebida en los atolones sin agua del Pacífico e hicieron posible su colonización por los polinesios (Chioyenda 1921-23; Sauer 1971).

En su región nativa, la especie adquirió innumerables usos tradicionales: por ejemplo, de la fibras del mesocarpo se hace cordelería marina, resistente al agua salada, del endocarpo se hacen tallas y se le pule para copas y para objetos ceremoniales, las hojas se tejen para velas y esteras, el tronco se usa para madera, y la savia de una inflorescencia dañada para una bebida alcohólica. Por tales usos, así como por sus frutos comestibles y potables, la especie fue cultivada en muchos lugares y tiempos diferentes. A veces las siembras locales silvestres fueron extendidas simplemente limpiando la vegetación adyacente competitiva y sembrando nueces sin selección. Anteriormente se creía que el tamaño grande de la nuez se debía a una selección artificial, pero esto ya no es válido. La selección en las plantaciones evidentemente tiene muy poco efecto sobre el tamaño general de la nuez, aunque

puede haber aumentado la proporción de endósperma y reducido el grosor de la fibra; esto pudo haber producido variedades que germinan más rápidamente pero no son capaces de flotar durante un largo tiempo (Safford 1905; Burkill 1935; Harries 1978).

En la cuenca del Océano Atlántico no había cocoteros silvestres sino hasta después que los portugueses dieron la vuelta al Africa y trajeron las nueces desde el Océano Indico. La amplia distribución resultante en el Caribe durante el período colonial europeo está bien documentada (Bruman 1944; Patiño 1963; Whitehead 1976).

Las grandes siembras comerciales de cocoteros por su aceite y copra, o sea el endosperma seco, comenzaron en el siglo XIX; mientras no fue aventajado por el aceite de soya en 1962, *Cocos nucifera* fue la principal fuente de aceites y grasas vegetales en el comercio internacional. Se cree que en la actualidad hay más de 500 millones de cocoteros sembrados en casi 5 millones de ha, un área sobrepasada únicamente por el café, en cuanto a cultivos de árboles. Sin embargo, la especie está aún en un incipiente estado de domesticación: la mayoría de los árboles de plantación no son genéticamente diferentes de sus progenitores silvestres de las playas. Ya se está empezando a sembrar cultivares mutantes, tales como los enanos de Malaya, pero la propagación apenas se inicia. Es de esperar que el material genético sea estable para la propagación sistemática, debido a su comportamiento, a su período largo de generación, y a su poca conocida genética (Purseglove 1972; Whitehead 1976).

En Costa Rica, las variedades comunes del coco del Caribe y de la Costa del Pacífico llegaron desde direcciones opuestas y son muy diferentes. La variedad del Caribe es del ámbito de Jamaica, compartido por Africa Occidental y por el oeste del Océano Indico; Costa Rica está al extremo de la cadena histórica de introducción hacia el oeste iniciada por los portugueses. En la costa del Pacífico, la variedad pacífica alta, también llamada variedad alta de Panamá, es más cercamente emparentada con los cocos del Pacífico central y oeste. Estos cocos pueden haber sido introducidos repetidamente hacia el Nuevo Mundo durante el período colonial español. Sin embargo, ya había siembras de cocos en la costa pacífica cuando Balboa cruzó el istmo; fueron vistas por los primeros exploradores españoles en varias playas, incluyendo Punta Burica sobre la frontera Panamá-Costa Rica y en la Isla del Coco. Las nueces fueron inmediatamente reconocidas como aquellas que los hombres de Vasco de Gama llevaron a su regreso del Océano Indico, con el nombre de *coco*. Los españoles tomaron por un hecho que las palmeras de la América Central habían crecido de nueces llevadas por las corrientes marinas. Ni ellos, ni después los bucaneros franceses e ingleses, quienes describieron estos sembrados informaron de nombres indígenas o de usos para estas palmeras (Bruman 1944; Patiño 1963; Whitehead 1976; Harries 1978; Richardson, Harries, y Balsevicius 1978).

Después de cuatro siglos de haber sido descubiertos estos cocotales, Paul Allen describió aquellos justamente al oeste de Punta Burica: "Las palmeras cocoteras son el

elemento dominante a lo largo de las playas arenosas en toda la región del Golfo Dulce formando bosques pequeños, pintorescos o esparcidos en una línea angosta de varias millas al frente de la vegetación de hoja ancha más densa. Los árboles tienen toda la apariencia de ser silvestres y universalmente así lo creen los habitantes locales ya que ellos regeneran espontáneamente sin la ayuda del hombre, lejos de cualquier habitación actual" (Allen 1956).

La falta de pruebas de la conexión aborígen humana no ha podido evitar, que estas arboledas sean ligadas con los viajes transpacíficos prehistóricos. Uno de los principales proponentes de tales viajes reconoció que el coco era silvestre y sugirió que fue la fuente original, desde la cual los antiguos indios americanos lo habían introducido, junto con otros cultivos, en Asia (Cook 1901). Heyerdahl (1966) adornó aún más la teoría, postulando que habían plantaciones aborígenes de cocos en la Isla del Coco; esto se basó al creer que las palmeras que él vio desde lejos en el interior de la isla eran cocoteros; en verdad, pertenecen a *Euterpe macrospadix* (sinónimo: *Rooseveltia frankliniana*). Recientemente, los proponentes de la introducción prehistórica transpacífica, generalmente, están de acuerdo en el transporte humano de cocos en el sentido contrario, desde las Islas del Pacífico hasta Centro América (Dennis y Gunn 1971; Carter 1977). Sin embargo, un coco aislado probablemente tendría la misma oportunidad de completar el viaje como una balsa o una canoa, y los números que iniciarían el viaje serían de varias órdenes de magnitudes mayores. La contracorriente ecuatorial, el vector más probable, desde las islas del Pacífico hacia Centro América, no es ni muy rápida ni muy segura, pero dispone de mucho tiempo. Es cierto que la disyunción en el ámbito del Pacífico este del coco es muy amplia, pero tales alternativas son muy comunes en los pioneros de las playas tropicales. Las playas de la Isla del Coco y de la tierra firme adyacente comparten otras especies alternativas con las Islas del Pacífico: *Hibiscus tiliaceus*, *Canavalia maritima*, *Caesalpinia bonducella*, *Ipomoea pesa caprae*. La distribución localizada de cocos en América Central, en tiempos de Balboa, no era buena prueba, de una llegada reciente. En Costa Rica, por ejemplo, la mayoría de las costas tienen una estación seca larga para los cocoteros; además hay muy pocas tormentas y los vientos de tierra adentro son demasiado constantes para que haya un hábitat favorable para la mayoría de la vegetación pionera de las playas (Sauer 1975).

- Allen, P. H. 1956. *The rain forests of Golfo Dulce*. Gainesville: University of Florida Press.
- Bruman, H. J. 1944. Some observations on the early history of the coconut in the New World. *Acta Americana* 2:220-43.
- Burkill, I. H. 1935. *A dictionary of the economic products of the Malay Peninsula*. London: Crown Agents for the Colonies.
- Carter, G. F. 1977. Kilmer's law: Plant evidence of early voyages. *Oceans* 12(4):8-12.

- Chiovenda, E. 1921–23. La culla del coco. *Webbia* 5:199–294, 359–449.
- Cook, O. F. 1901. The origin and distribution of the cocoa palm. *Contrib. U.S. Nat. Herb.* 7:257–93.
- Copeland, E. B. 1906. On the water relations of the coconut palm. *Philippine Sci.* 1:6–57.
- Dennis, J. F., and Gunn, C. R. 1971. Case against trans-Pacific dispersal of the coconut by ocean currents. *Econ. Bot.* 25:407–13.
- Docters van Leeuwen, W. M. 1936. Krakatau, 1883 to 1933. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 16:1–506.
- Harries, H. C. 1978. The evolution, dissemination and classification of *Cocos nucifera* L. *Bot. Rev.* 44:265–319.
- Heyerdahl, T. 1966. Notes on pre-European coconut groves on Coco Island. *Reports, Norwegian Archaeological Expedition to Easter Island and the East Pacific* 2:461–67.
- Murray, D. B. 1977. Coconut palm. In *Ecophysiology of tropical crops*, ed. P. Alvim and T. T. Kozlowski, pp. 387–407. New York: Academic Press.
- Patiño, V. M., 1963. *Plantas cultivadas y animales domésticos en América Equinoccial*. Vol. 1. *Frutales*. Cali: Imprenta Departamental.
- Purseglove, J. W. 1972 *Tropical crops: Monocotyledons*. Vol. 2. New York: John Wiley.
- Richardson, D. L.; Harries, H. C.; and Balsevicius, E. 1978. Variedades de cocoteros en Costa Rica. *Turrialba* 28:87–90.
- Safford, W. E. 1905. The useful plants of the island of Guam. *Contrib. U.S. Nat. Herb.* 9:1–417.
- Sauer, J. D. 1971. A reevaluation of the coconut as an indicator of human dispersal. In *Man across the sea*, ed. C. L. Riley et al. Austin: University of Texas Press.
- . 1975. Remnant seashore vegetation of north-west Costa Rica. *Madroño* 23:174–81.
- Whitehead, R. A. 1976. Coconut. In *Evolution of crop plants*, ed. N. W. Simmonds, pp. 221–25. London: Longman.

Cordia alliodora (Boraginaceae Ehretiaceae) (Laurel)

P. A. Opler y D. H. Janzen

Cordia alliodora (Ruiz y Pavón) Cham. (Boraginaceae)* se distribuye desde Sur América hasta Sinaloa y San Luis Potosí, en México. En todo Centro América se le encuentra tanto en la vertiente del Atlántico como en la del Pacífico, desde el nivel del mar hasta cerca de 1.500 m de elevación.

Es un árbol erecto que alcanza hasta 30 m de altura y 90 cm de diámetro a la altura del pecho en los bosques pluviales, pero es más pequeño y más frondoso en los bosques caducifolios. El tronco, de color gris, es finamente

agrietado y a menudo con líquenes; la copa es redonda y las hojas son lanceolado-ovadas hasta 17 cm de largo. Hay nudos engrosados en las horquetas de las ramas, conspicuos sobre las ramas de menor diámetro. Las hojas tienen la aspereza de papel de lija y son definitivamente blancas en la parte inferior. Las flores blancas fragantes están en panículas terminales axilares (Pennington y Sarukhan 1968). La inflorescencia ocurre durante enero y febrero en Guanacaste y durante los mismos meses en la vertiente del Atlántico. Los frutos diminutos de una única semilla son dispersados por el viento de abril en forma de paracaídas; la corola escariosa y persistente (ahora pardusca) se convierte en el paracaídas.

En muchos sentidos, *C. alliodora* es un árbol generalista, como se ha demostrado por su amplio ámbito geográfico ya que se le encuentra en varias zonas de vida, aunque en otros aspectos es altamente especializado. Es una especie hermafrodita con un sistema de compatibilidad variable. Algunos individuos son casi por completo autofértiles, mientras que otros son casi completamente autoinfértiles. La compatibilidad entre diferentes individuos adyacentes también varía ampliamente (Opler, Baker, y Frankie 1975).

Cordia alliodora aparentemente está adaptada para la polinización por polillas pequeñas (flores blancas fragantes y anthesis muy temprano en la mañana), aunque su estigma permanece, y también existe alguna polinización por abejas, mariposas, y pequeños escarabajos.

Mientras que los cientos de miles de flores en la copa de un árbol pueden producir una cosecha de cientos de miles de semillas, hasta el 50% de las semillas puede morir por la depredación por unas larvas de un brúquido diminuto (*Amblycercus spp.*) antes de la dispersión. Los escarabajos pegan uno o dos huevos directamente en la corola, alrededor del fruto en maduración, y se desarrolla una larva adentro. Varias especies de cálidas también son depredadores de las semillas antes de la dispersión. Esta depredación ocurre en las cosechas de *C. alliodora* tanto en los bosques deciduos como en los pluviales en Costa Rica, pero, nunca se le ha estudiado cuidadosamente en ninguno de los dos hábitats. Una vez que las semillas están en el suelo, probablemente son consumidas por pequeños roedores.

Las plántulas aparecen en el primer año de sucesión pionera, después de que se ha quemado o talado los árboles y es probable que este árbol sea una especie de claros de luz (Tschinkel 1965). Los árboles jóvenes son de rápido crecimiento y se puede reconocer fácilmente por los nudos engrosados en la axila de cada rama. Cuando aparecen estos primeros nudos, son cortadas rápidamente por las reinas de la hormiga *Azteca longiceps* y por hormigas de muchos otros géneros. Si la colonia *Azteca* se establece, habrá una reina en cada nudo engrosado y su progenie se establece en muchos otros. Las larvas de Pseudococcidae y los insectos de escama (Coccidae) se crían en estas cavidades (fuentes de néctar y proteínas para las hormigas), y las hormigas depositan sus desechos en el fondo. Sospechamos que el árbol se beneficia con estos materiales en descomposición, como es el caso de algunas plantas con hormigas del sureste de Asia (Janzen 1974). Además, las

* N. del E. ahora en Ehretiaceae

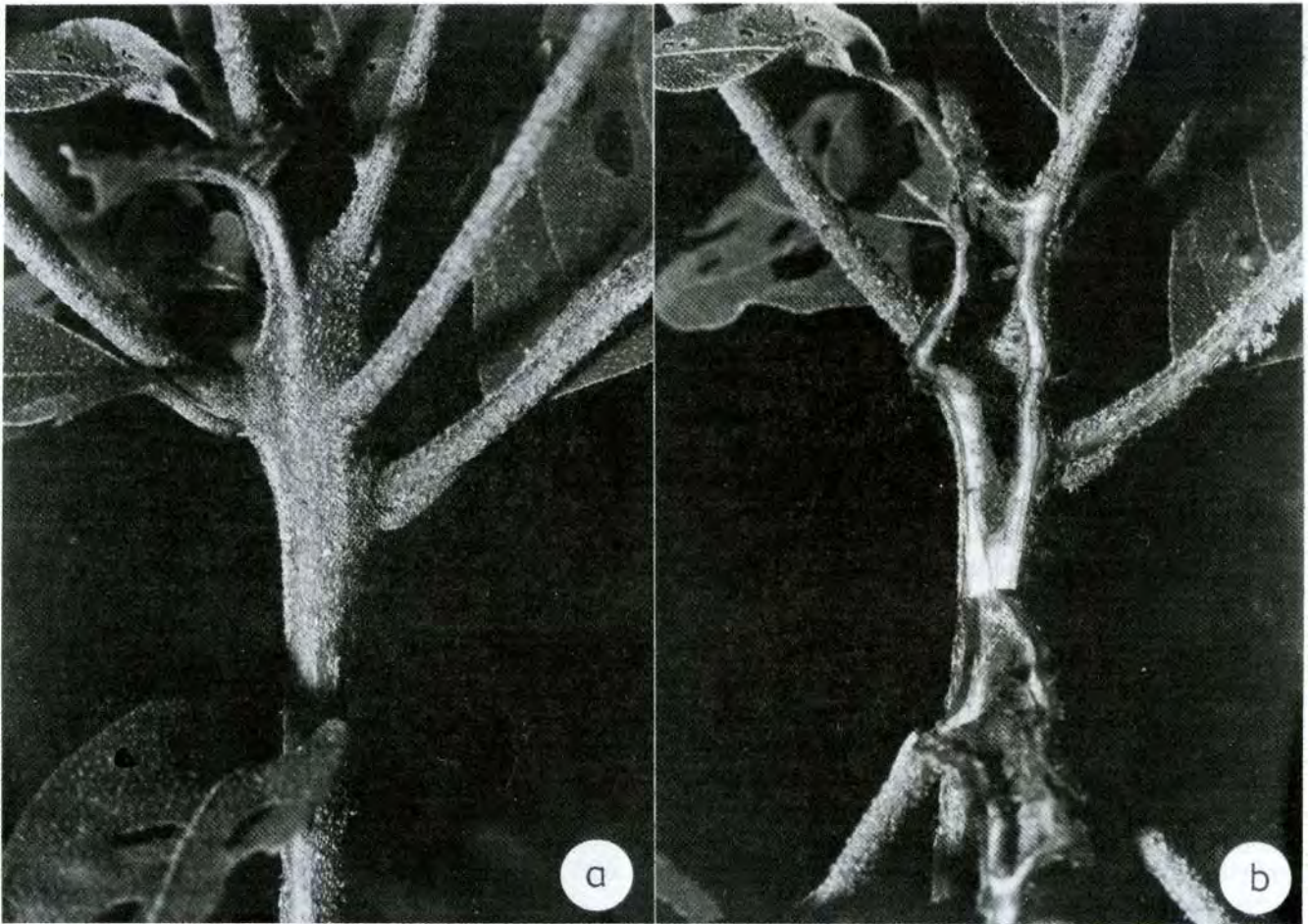


Fig. 7.39 *Cordia alliodora*. a) nudo y entrenudo ensanchado en el extremo terminal de una rama. b) nudo ensanchado abierto para mostrar la cavidad interior natural que luego puede ser ocupada por hormigas arbóreas. Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

hormigas, generalmente, muestran un comportamiento agresivo contra los bejucos trepadores. Wheeler (1942) fue de la opinión general que *C. alliodora* no se beneficia mayormente de su relación con las hormigas, aunque este tema amerita más estudio. El asunto se complica aún más ya que, aparentemente, *C. alliodora* sin la colonia *Azteca* está en mejores condiciones que *Cecropia* y las acacias de hormigas sin sus colonias. Además, aparentemente muchas especies de hormigas que ocupan los nódulos huecos de *C. alliodora* no son "agentes protectores" eficaces.

A pesar de ser *C. alliodora* un árbol de crecimiento rápido, su madera presenta una linda combinación de tonos anaranjados y amarillos, es muy fina y se le usa no sólo para la construcción, sino también para la industria mueblera. Por estas razones muchos creen que *C. alliodora* es el árbol nativo mejor adaptado para la reforestación de los trópicos americanos. En verdad, algunas pequeñas plantaciones existen ya, tales como la de la OET en la Estación Experimental de La Selva. Sus anillos anuales de crecimiento se pueden ver fácilmente sin técnicas sofisticadas (Tshinkel 1966). Los árboles jóvenes a menudo fueron dejados cuando los bosques de la vertiente del Atlántico fueron arrasados y sus troncos rectos y blancos permanecen como testigos de épocas pasadas.

Janzen, D. H. 1974. Epiphytic myrmecophytes in Sarawak: Mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica* 6:237-59.

Opler, P. A.; Baker, H. G.; and Frankie, G. W. 1975. Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica* 7:234-47.

Pennington, T. D., and Sarukhan, J. 1968. *Los arboles tropicales de México*. Mexico, D.F.: Instituto Nacional Investigaciones Forestales.

Tschinkel, H. M. 1965. Algunos factores que influyen en la regeneración natural de *Cordia alliodora* (Ruiz and Pav.) Cham. *Turrialba* 15:317-24.

———. 1966. Annual growth-rings in *Cordia alliodora*. *Turrialba* 16:73-80.

Wheeler, W. M. 1942. Studies of Neotropical ant-plants and their ants. *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard* 90: 1-262.

***Costus laevis* (Costaceae)**
(Caña Agria, Wild Ginger)
 D. W. Schemske

Esta monocotiledónea alta (2-4 m) es común en los claros de luz y a lo largo de los caminos y quebradas en los bosques de bajura muy húmedos. A menudo se han formado grandes clones debido a la propagación vegetativa o a los rizomas subterráneos. El llamativo arreglo en espiral de las hojas, largas, acuminadas, es típico del género. Las hojas jóvenes arrolladas son atacadas por abejones hispinos (ver Strong 1977), y las hojas maduras son atacadas por las larvas de *Agoraea* sp. (Lepidoptera: Arctiidae). En varias ocasiones *Agoraea* ha defoliado plantas enteras en el centro de Panamá.

La inflorescencia en forma de cono (fig. 7.40) se encuentra en el ápice del tallo. La analogía con un "cono" es funcionalmente correcta —la inflorescencia de *Costus* consiste de brácteas que se traslapan ampliamente y que cubren las flores y los frutos inmaduros. En todas las especies neotropicales de *Costus*, cada bráctea subtiende una única flor. La flor de *C. laevis* de 50-70 mm, es tubular, rayada, tiene rayas anchas amarillas y rojas, un único estambre y estigmas en forma de abanico que cuelgan del "techo". Según he encontrado en otras especies centroamericanas de *Costus*, generalmente se produce una flor, rara vez, dos por inflorescencia cada día durante un período largo. En Panamá Central, la mayoría de los individuos florecen de principios a mediados de la estación lluviosa (mayo a agosto) durante períodos de 3 a 5 meses. Las flores se abren al amanecer, por lo general caen temprano en la tarde. La producción máxima de néctar es a media mañana, con un promedio diario de 30 a 60 ul de néctar por flor con una concentración de 40% de azúcar. Las hembras de las abejas euglosinas son los polinizadores primarios siendo *Euglossa imperialis* la responsable de más de 95% de todas las visitas en Panamá central. Las visitas de colibríes son muy raras, además, clandestinas.

Las observaciones y experimentos llevados a cabo en la Isla de Barro Colorado, Panamá, sugieren que los caracteres florales de *Costus laevis* y *C. allenii* son convergentes para poder aprovechar el mismo polinizador. Estas especies ocupan los mismos hábitats, florecen sincronizadamente, son idénticos en el color de la flor, en la morfología, y en los patrones de secreción de néctar, comparten un mismo polinizador (hembras de *Euglossa imperialis*) y tienen fuertes barreras contra la hibridización (Schemske 1981). La baja densidad floral y la depredación floral extrema probablemente han producido una selección para la similaridad floral y el compartir del polinizador en estas dos especies.

Un gorgojo, amarillo y negro, grande *Cholus cinctus*, es un depredador floral importante, ya que penetra los botones florales taladrando a través de las brácteas. Ocasionalmente destruye las inflorescencias, pero, disminuye la producción total de flores por inflorescencia y aumenta la variación diaria de producción de flores.

Costus laevis es autocompatible pero, no es autopolinizado (autógamo). En Panamá central, las semillas

producidas por exocruzamiento cuajaron significativamente mejor que aquellas por endocruzamiento —53 versus 56 semillas por fruto.

Las semillas negras y duras son de 2 a 3 mm de largo, están envueltas en un arilo ceroso blanco, y son dispersadas por aves. Los frutos se hacen aparentes desde setiembre a octubre cuando se abren las brácteas. La superficie interior de las brácteas, de color rojo intenso, contrasta vivamente con el fruto blanco y probablemente aumenta lo conspicuo de la fruta. El pájaro azul-negro del sotobosque (*Cyanocompsa cyanooides*) generalmente se come tanto los frutos inmaduros como los maduros antes de abrirse las brácteas, moliendo las semillas —al estilo de las loras.

Cada bráctea tiene un único nectario extrafloral orientado verticalmente. Generalmente sólo aquellas brácteas, situadas cerca de una flor madura, tienen nectarios activos, y todos los nectarios dejan de producir cuando la inflorescencia deja de producir flores. El néctar extrafloral es extremadamente rico en aminoácidos —90 veces la concentración de néctar floral—. La tasa de producción varía enormemente entre individuos, pero puede exceder 150 ul por día.

Un gran número de hormigas cosechan el néctar extrafloral (fig. 7.40) y probablemente protegen las plantas de los depredadores de semillas predispersión. En



Fig. 7.40 *Costus laevis*: inflorescencia de la Isla Barro Colorado, Panamá. Nótese las hormigas en los nectarios extraflorales (foto D. W. Schemske).

Panamá, central, aproximadamente 26 especies de hormigas fueron observadas en los nectarios de *C. laevis*, siendo *Ectatomma ruidum* y *E. tuberculatum* las más abundantes. Las hormigas ofrecen muy poca defensa contra el gorgojo *Cholus cinctus* pues únicamente las inflorescencias ocupadas por *Azteca* estaban libres de ataque. En estudios experimentales de *Costus woodsonii*, una especie limitada a las playas del Atlántico, se encontró que las plantas sin hormigas sufrían una depredación de semillas significativamente más alta que las que habían estado protegidas por estos insectos (Schemske 1981). El único depredador en *C. woodsonii* fue *Euxesta* sp. (Diptera: Otitidae) una mosca específica de esta planta. Las hembras ovipositan por debajo de las brácteas sobre el fruto inmaduro, y las larvas atacan las semillas y los arilos. Estudios preliminares en el centro de Panamá indican que *Costus laevis* también puede ser atacada por una *Euxesta* específica.

Además de *Costus laevis*, tanto *C. pulverulentus* (= *ruber* de Stiles 1978) como *C. malortieanus* son comunes en La Selva. *Costus malortieanus* es mucho más corta que cualquiera de las otras dos; rara vez excede 1 m, tiene hojas cortas y anchas. *Costus pulverulentus* es generalmente de 1 a 2 m de alto con las hojas más angostas. En La Selva *C. malortieanus* es abundante en el cacaotal y en los bosques perturbados que bordean la plantación de palmeras. Las flores de *C. laevis*, y *C. malortieanus* son muy similares, ambas son amarillas con rayas rojas, mientras que las flores de *C. pulverulentus* son uniformemente rojas, de túbulos delgados, con el estambre y los estigmas que se extienden más allá del "tubo" floral. Las inflorescencias de todas las especies son verduscas y aquella de *C. pulverulentus* es de muy aguda, comparada con las inflorescencias globosas de *C. laevis* y *C. malortieanus*. Stiles (1978) considera que *C. pulverulentus* y *C. malortieanus* son polinizadas por colibríes, aunque la última especie es también visitada por abejas euglosinas. En La Selva, Stiles (1978) encontró que *C. pulverulentus* florecía de mayo a julio y *C. malortieanus* desde agosto hasta noviembre. Todas estas tres especies tienen nectarios extraflorales, producen semillas negras con arilos blancos, y son sujetas a la depredación floral por el gorgojo *Cholus cinctus*. Para más detalles relativos a la taxonomía y distribución de las especies neotropicales de *Costus*, ver Maas (1972).

Maas, P. J.M. 1972. Costoideae (Zingiberaceae). *Flora Neotrop.*, monograph no. 8.

Schemske, D. W. 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): An experimental analysis of ant protection. *J. Ecol.* 68:959–68.

———. 1981. Floral convergence and pollinator sharing in two bee-pollinated, tropical herbs. *Ecology* 62: 946–54.

Stiles, F. G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird food plants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10:194–210.

Strong, D. R. 1977. Rolled-leaf hispine beetles (Chrysomelidae) and their Zingiberaceae host plants in middle America. *Biotropica* 9:156–69.

Crescentia alata (Bignoniaceae) (Jícara, Guacal, Gourd Tree)

D. H. Janzen

Este árbol pequeño (fig. 7.41b) tiene su distribución desde México central hasta muy al sur en Suramérica, aunque es muy difícil precisar su distribución natural ya que está ampliamente distribuido y porque las semillas son dispersadas por caballos; por lo que es muy probable que sean trasladadas a áreas previamente desocupadas. Estas generalizaciones se pueden aplicar también a su congénere *Crescentia cujete*, que es algo más tolerante a la sombra y más amante de la humedad. Se le puede distinguir muy fácilmente de *C. alata* porque tiene frutos de 15 a 25 cm de diámetro y hojas simples.

Siendo *C. alata* un árbol bignoniáceo, es polinizada por animales, y en este caso específico, por murciélagos pequeños (*Glossophaga* y *Artibeus*). El polen se encuentra en el lado dorsal de la flor y se adhiere en la cabeza y los hombros del murciélago. Las flores caulifloras grandes, amarillo verdosas y púrpura pardo, se producen en un sólo

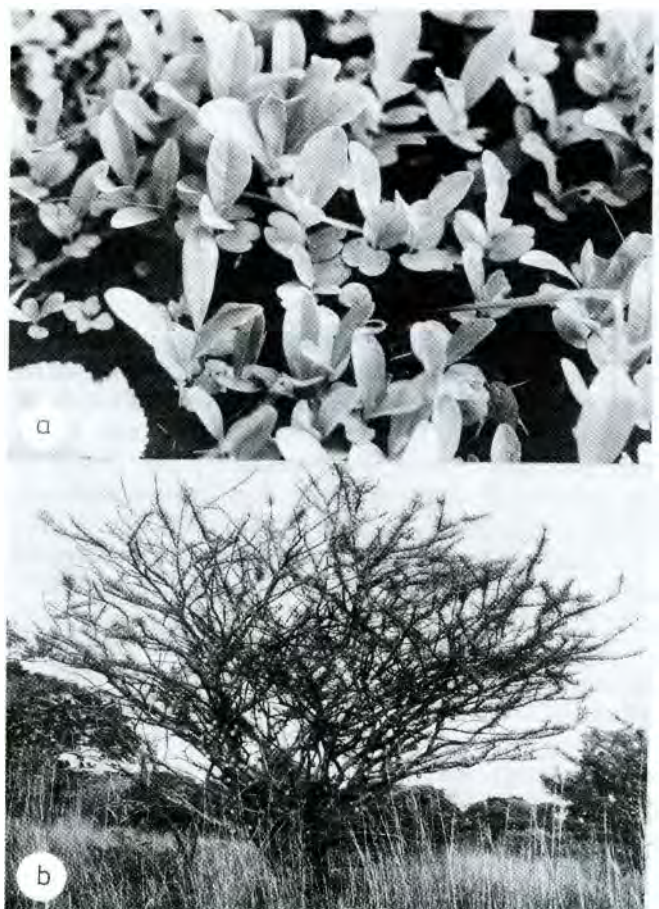


Fig. 7.41 *Crescentia alata*. a) Plántula de cerca de 3 meses de edad que emerge de una boñiga de caballo, que, con anterioridad, había ingerido los frutos (mes de junio). b) Arbol adulto corto tiempo después de la producción de hojas nuevas al final de la época seca; en las ramas inferiores se ven frutos de tamaño máximo (mes de mayo). Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guancaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).



Fig. 7.42 *Crescentia alata*: Frutos casi maduros en un árbol sin hojas al final de la estación seca (abril). Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, (fotos D. H. Janzen).

árbol durante varios meses y a menudo durante dos períodos en un año. Generalmente hay una floración mayor en la población durante los primeros y los últimos meses de la estación lluviosa (Parque Nacional Santa Rosa). En un árbol, muchos cientos de flores producirán una cosecha de uno a cientos de frutos maduros. Los frutos inmaduros, esferas verdes duras, hasta de 15 cm de diámetro (fig. 7.42), cuelgan del árbol cerca de cinco a siete meses antes de tornarse amarillo y eventualmente caer cuando empiezan a madurar.

Mientras los frutos verdes permanecen en el árbol, son comidos por chupadores grandes, pardo amarillos, de la familia Coreidae, que tienen estiletos punzantes, (Boca) de 1 a 2 cm de largo y que aparentemente penetran el fruto para matar las semillas y chupar parte de su contenido. El fruto contiene de varios cientos hasta mil semillas (Janzen 1982a), un pequeño porcentaje de las cuales se encuentra al alcance del insecto desde la parte de afuera del fruto. Una larva de una polilla pirálida taladra la base del fruto en el punto de unión con el pedúnculo.

Una vez que los frutos han caído al suelo, en hábitats naturales coetáneos, permanecen ahí indehiscentes, pudriéndose. Algunos son removidos por las fuertes aguas superficiales durante las lluvias torrenciales, y algunos son removidos por roedores que se alimentan de los frutos

abiertos y depredan las semillas (las quiebran y las muelen; Janzen 1982a); rara vez estos frutos dejan semillas viables y plántulas libres; los mamones son extremadamente raros. Las poblaciones de árboles están muy restringidas en su distribución y generalmente se encuentran en potreros escogidos, a las orillas de los pantanos.

Sin embargo, cuando los caballos deambulan libremente en el hábitat ocupado por *C. alata*, la historia es muy diferente. Después de la permanencia del fruto en el suelo durante varias semanas, no es hasta varios meses después cuando se maduran adecuadamente. La pulpa interna, que no es dulce, se vuelve de un color negro y gelatinosa, con olor y sabor dulce fuertes; las semillas viables maduras (discos delgados de 5 a 6 mm de diámetro están aquí adentro). Los caballos quiebran la cáscara dura con sus dientes (Janzen 1982b) y se tragan ávidamente y con muy poca masticación la pulpa entera, rica en semillas. Un caballo cautivo puede comer de 10 a 20 de estos frutos dos veces al día. En dos o tres días su estiércol está lleno de semillas, que al germinar con las primeras lluvias, producen cientos de plántulas sanas (fig. 7.41a). En los potreros donde hay muchos caballos, las plántulas de *C. alata* son muy conspicuas y las plantas adultas pueden ser muy abundantes. Se puede inferir fácilmente que *C. alata* fue un árbol dispersado por caballos hasta la extinción de la megafauna del Pleistoceno; después de haberse extinguido los caballos, se convirtió en local y rara (Janzen y Martin 1982). En este contexto, es interesante que el ganado muestre muy poco interés en los frutos de *C. alata* o en la pulpa si se les abre el fruto.

Crescentia alata tiene una forma de vida de arbusto gigante, y la morfología total de la hoja refleja una planta que aprovecha la luz que viene de todas las direcciones. Cada una de las relativamente ramas gruesas está cubierta por una tupida trama de hojas. Las hojas permanecen hasta bien entrada la estación seca, y las nuevas aparecen con el primer amago de lluvia. Al hacer su primera aparición, las hojas son consumidas superficialmente por los adultos de una población diseminada de abejones crisomélidos y dejan de parasitarlas al endurecer. De aquí en adelante, los abejones continúan su vida como larvas subterráneas y como individuos dispersos que se alimentan ocasionalmente de hojas nuevas. Sin embargo, si un árbol es defoliado en forma artificial, y llega a producir hojas nuevas a mediados de la estación lluviosa, pudiendo sufrir una fuerte defoliación por los abejones adultos que se concentran en él (Rockwood 1974). Tanto este tipo de defoliación como la defoliación artificial tienen un conspicuo efecto depresor sobre la producción de frutos (Rockwood 1973). Otro defoliador es la larva de *Eulepte* sp. no descrita (Pyralidae) que une varias hojas y vive dentro de ellas mientras se come sus tejidos. Se les encuentra casi exclusivamente en los mamones bajos y puede destruir la mayoría de la cosecha de hojas.

Hay algo en las ramas de *Crescentia* que produce una alta densidad de epifitas en su superficie, probablemente la más alta en el bosque caducifolio. Es muy común encontrar hasta cuatro especies de orquídeas y una

bromeliácea en un solo árbol de *Crescentia* en el Parque Nacional Santa Rosa; su distribución entre los árboles parece estar de acuerdo con lo que se espera de los organismos que ocupan islas de varios tamaños y edades.

Janzen, D. H. 1982a. Fruit traits, and seed consumption by rodents, of *Crescentia alata* (Bignoniaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Am. J. Bot.* 69:1258-68.

———. 1982b. How and why horses open *Crescentia alata* fruits. *Biotropica* 14:149-52.

Janzen, D. H., and Martin, P. S. 1982. Neotropical anachronisms: The fruits the gomphotheres ate. *Science* 215:19-27.

Rockwood, L. L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. *Ecology* 54:1363-69.

———. 1974. Seasonal changes in the susceptibility of *Crescentia alata* leaves to the flea beetle, *Oedionychus* sp. *Ecology* 55:142-48.

Cryosophila guagara (Palmae) (Guagara, Guagra, Fan Palm)

G. B. Williamson

Esta palmera, cuyas hojas tienen forma de abanico (fig. 7.43) produce de diez a quince frondas en un solo tronco delgado hasta de 10 a 15 m de alto (Allen 1956). Se le reconoce fácilmente por sus frondas, que son verde oscuro brillante en la parte superior y blanco plateadas por debajo. Los frondes grandes, tienen cerca de 1 m de diámetro con pecíolos largos, constituyen un excelente material para techar ranchos. Las inflorescencias son elongadas y pendulosas, cubiertas por muchas brácteas coriáceas amarillas. Los frutos, cerosos y redondos, cuelgan en racimos descubiertos, ya que las brácteas se caen antes que madure el fruto.

Las palmeras *Cryosophila* a menudo tienen unas espinas rectas o curvadas en el tronco, que en verdad son raíces adventicias, con cubiertas (caliptras) endurecidas en las puntas (Corner 1966). En la porción inferior del tronco, algunas de éstas se desarrollan hasta el suelo y funcionan como raíces, mientras aquellas en las partes superiores sirven como defensas espinosas contra los mamíferos trepadores en busca del meristema apical del árbol y de los tejidos reproductivos. *Cryosophila guagara* no tiene espinas, excepto por un desarrollo curioso de espinas radicales cerca de la base del tronco. (*Cryosophila albida*, una especie similar de las bajuras muy húmedas del este de Costa Rica, siempre muestra un desarrollo extenso de espinas radicales, a veces hasta varios metros para arriba del tronco).

Los mamones jóvenes y las plántulas de *C. guagara* no tienen tronco, y se parecen mucho a las palmeras terrestres, a menudo se les confunde con *Carludovica palmata* (Cyclanthaceae), que también tiene hojas en forma de abanico pero que son verdes tanto en la superficie como en la superior.



Fig. 7.43 *Cryosophila guagara* en un claro de bosque rodeando el tronco caído de un árbol (a la izquierda y la parte de atrás de la foto). Costa Rica (foto B. W. Williamson).

Cryosophila guagara es muy abundante en el sotobosque húmedo de las bajuras, con un promedio de 4 a 5 mamones sin tronco en un cuadrante de 10 X 10 m, y los árboles se distribuyen uniformemente sobre el piso del bosque. Los individuos de troncos mayores componen el 50% de estos árboles, pero, generalmente se les encuentra en rodales grandes.

Como en todos los árboles monocotiledóneos no existe un crecimiento lateral del tronco, de modo que deben producir un tronco de cierto diámetro y aumentarlo en altura mediante el crecimiento de brotes terminales. Para las especies de *Cryosophila*, que crecen a la sombra en las bajuras muy húmedas, el crecimiento del tronco aparentemente está limitado a ocasiones en que se abre el dosel por medio de caídas de árboles, liberando así los mamones que son de rápido crecimiento y que alcanzan la madurez cerca de los 10 m. La fructificación entonces ocurre durante muchos años, aún después de que el dosel se ha vuelto a cerrar por encima de ellos.

La estrategia de crecimiento de *Cryosophila guagara*, es bimodal y está limitada por la distribución en altura de individuos, bajo el dosel cerrado: más de las tres cuartas partes carecen de tronco y aquellos que lo tienen,

cerca de tres cuartas partes son de más de 8 m de alto (Richards y Williamson 1975), aunque en los claros de luz hay individuos de tamaño intermedio con troncos cortos.

En las bajuras de Osa, comúnmente se encuentran muchos *C. guagara* de tamaño intermedio en las áreas de caídas de árboles; éstos a menudo son más abundantes en el lado de la base del árbol caído que en la parte de la copa, en donde el árbol al caer quiebra muchas plantas del sotobosque. Estos rodales de *C. guagara* se maduran en claros y se les puede ver mucho después en rodales grandes, con una altura de 10 a 15 m en la sombra densa de los árboles del dosel (fig. 7.43). Los rodales a menudo cubren hasta 500 m² del sotobosque.

Allen, P. H. 1956. *The rain forests of Golfo Dulce*. Gainesville: University of Florida Press.
 Corner, E. J. H. 1966. *The natural history of palms*. London: Weidenfeld and Nicolson.
 Richards, P., and Williamson, B. 1975. Treefalls and patterns of understory species in a wet lowland tropical forest. *Ecology* 56:1226-29.

Cyatheaceae y Dicksoniaceae (Pteridophyta)
(Rabos de Mico, Helechos arborescentes)

L. D. Gómez

Los helechos arborescentes componen un grupo grande de espectaculares helechos cuyas formas han captado la imaginación y los relatos de la mayoría de los viajeros —particularmente los naturalistas que han visitado los trópicos y subtrópicos—. Son un espectáculo común en Costa Rica, en donde se les conoce por *rabo de mico*, por la forma de los frondes jóvenes, en espiral. En algunos lugares forman uno de los mayores componentes de la vegetación. Los helechos arborescentes prefieren los bosques de alta precipitación, que se extienden desde las áreas costaneras hasta las alturas subandinas en las alturas de la Cordillera de Talamanca. Raramente se les encuentra en las orillas más húmedas de los bosques secos tropicales y húmedos, la mayoría de las especies se encuentran en claros de los bosques muy húmedos y pluviales, ya que muchos son especies pioneras en los claros.

Los helechos arborescentes tienen un hábito de crecimiento erecto, y el aspecto más llamativo de estos es el tronco o cáudice. Algunos especímenes que han crecido libremente durante largos períodos alcanzan hasta 20 m de altura. Además, a algunos helechos, que por otros caracteres pertenecen al grupo de los helechos arborescentes, les falta el tronco que está reducido a un rizoma corto y compacto (*Trichipteris ursina*, *Lophosoria quadripinnata*, *Metaxya rostrata*). El tronco, que es duro en la parte exterior y a menudo compuesto por densas masas de raíces aéreas, muy apreciadas por los coleccionistas de orquídeas, tiene un centro medular donde se pueden ver cordones del tejido mecánico cuando se corta el cáudice transversalmente. Este tronco puede tener espinas afiladas, largas y brillantes, o también pueden ser procesos tu-

berculares punzantes, cicatrices de frondas caídas o los restos persistentes de ellas. Pueden haber tricomas o escamas densas cubriendo por lo menos la tercera parte superior del tallo. En la parte superior del tronco, se abren los frondes, en gran número y finamente divididos; en el centro está la corona de frondes nuevos que asemejan a la voluta de un violín.

Las frondas pueden madurar una después de otra (*Trichipteris stipularis*) o en grupos de hasta 20 a un mismo tiempo (*Nephelea erinacea*), desarrollándose hacia arriba desde unos faldones de hojas muertas. La segmentación del fronde es algo variable, desde las simplemente pinnadas (*Metaxya*) hasta las cuatro veces pinnadas (*Lophosoria*). Al igual que en el tronco, los pecíolos de las frondas pueden ser glabros o pueden tener un indumento de tricomas o escamas, lisas o tuberculadas o también pueden ser espinosas o punzantes. Estas escamas peciolares pueden ser persistentes o caducifolias. En los frondes, la venación puede ser libre hacia los márgenes o puede anastomosar cerca de la costa o de la vena central de un segmento. Los soros, que siempre son discretos, pueden estar cerca de la costa (*Metaxya*), más o menos mediales entre la costa y los márgenes (*Trichipteris*), casi siempre marginales, como en la mayoría de especies de *Cnemidaria* (submarginales en alguna literatura), o completamente marginales como en *Dicksonia* y *Culcita*. Están o no protegidos por una membrana llamada indusio, cuya forma y tamaño ha servido desde los primeros días de la pteridología para separar los distintos géneros mayores de helechos arborescentes. El indusio puede estar ausente o puede ser reducido a un proceso escamoso debajo de la masa de esporangios.

Todos los caracteres, mencionados o descritos aquí, son de valor taxonómico, y el que quiera identificar un espécimen debe tomar esto en cuenta. Sin esta información, se pueden identificar únicamente las especies más comunes.

Hay aproximadamente 700 especies de helechos arborescentes en el mundo, y todos pertenecen a las familias *Cyatheaceae* y *Dicksoniaceae* (Tryon 1970), algunas veces están adscritas a *Cyatheaceae* en el sentido de Holttum y Sen (1961) una afinidad sugerida por Bower desde 1935, y que está ganando terreno entre los botánicos. Copeland (1947) incluye los árboles arborescentes dicksoniodes en su *Pteridaceae* basado en los soros marginales y en la morfología de sus indusios, agrupando los helechos arborescentes con los soros submarginales a mediales en la familia *Cyatheaceae*, un concepto muy artificial. Gómez (1976) divide *Cyatheaceae* en las subfamilias *Dicksonieae* (que incluye *Dicksonia*, *Culcita*, *Cibotium*, y la especie muy rara de *Thyrsopteris* de las Islas Juan Fernández) y *Cyatheaeae*, que comprende todos los demás géneros excepto a *Metaxya*, que coloca en *Metaxyaeae*. Sin juzgar sobre cuál sistema taxonómico es correcto, los géneros de helechos arborescentes en Costa Rica se pueden identificar con la clave siguiente:

1. Tronco y pecíolos con escamas 2
- 1'. Tronco y pecíolos sin escamas pero con tricomas 7

2. Escamas de tamaño y color uniformes
.....*Sphaopteris*
- 2'. Escamas con el centro (cuerpo) y los márgenes de
diferente color3
3. Escamas peciolares a menudo con una seta apical
.....4
- 3'. Escamas peciolares nunca con una seta apical,
aunque el ápice es filamentosos cuando menos
.....5
4. Espinas del pecíolo negras y brillantes
.....*Nephelea*
- 4'. Espinas ausentes, repuestas por procesos tuber-
culares romos o si los hay con una escama ad-
herida al extremo de la espina*Alsophila*
5. Venas que forman una red cerca de la costa
.....*Cnemidaria*
- 5'. Venas libres6
6. Indusio presente. Rara vez como un proceso
diminuto parecido a una escama*Cyathea*
- 6'. Indusio ausente*Trichipteris*
7. Frondas pinnadas sencillas*Metaxya*
- 7'. Frondas de 2 a 4 pinnadas.....8
8. Soros mediales, sin indusio*Lophosoria*
- 8'. Soros mediales, con indusio bivalvado9
9. Tronco bien desarrollado con bases persistentes
de hojas viejas y macollas de tricomas pardos
largos*Dicksonia*
- 9'. Helechos sin tronco o reducidos a rizomas
débiles, ascendentes, con cicatrices de frondas
caídas, glabras.....*Culcita*

En Costa Rica no existen registros de *Cibotium*, pero, el género está bien representado en el norte de Nicaragua por *C. regale*, un helecho arborescente común en Guatemala. Algunos de estos géneros han sido descritos en monografías o revisiones: *Nephelea* (Gastony 1973), *Cnemidaria* (Stolze 1974), *Trichipteris* (Barrington 1978), *Sphaopteris*, en parte (Windisch 1977), *Cyathea* (Tryon 1976) *Alsophila*, en parte (Riba 1969). Algunos géneros son monotípicos (*Lophosoria quadripinnata*, *Metaxya rostrata*) o tienen únicamente una especie en esta área (*Alsophila salvinii*).

Excepto por unos párrafos breves que tratan de la distribución geográfica de las especies en monografías y revisiones o aun menciones más cortas de datos en las citas de especímenes, una falta infortunada de la escuela de pteridología de Harvard, no hay ninguna descripción sobre la ecología de los helechos arborescentes, como tal.

En Costa Rica, las observaciones de Nisman (1965) y las más indican que la mayoría de las especies de helechos arborescentes viven en hábitats de húmedos a muy húmedos, desde el premontano hasta justamente por debajo de la línea de escarcha. La diversidad de especies se acrecienta con el aumento de las lluvias y la temperatura media y así como en la altura. Las únicas excepciones son *Metaxya rostrata* en los bosques pluviales de las bajas del Pacífico y en su sustituto *Trichipteris ursina*, en los

bosques de las bajas del Atlántico. Una distribución similar fue observada por Eyre (1968) en Kenya, por Benl (1977) en las alturas de Camerún, y por Parris (1976) en Nueva Zelandia. La distribución altitudinal de los helechos arborescentes de Costa Rica se tabula según el cuadro 7.1 del sistema ecológico de las zonas de vida de Holdridge.

Por arriba de la línea de escarcha, marcada en las alturas de Costa Rica por el árbol *Escallonia poasana* que corresponde más o menos a la "línea de temperatura crítica", de Holdridge sólo se encuentran *Dicksonia* spp. y *Culcita conifolia*, y aquí sólo en situaciones protegidas, como algunos rodales raros de *Trichipteris stipularis*, *T. costaricensis*, y *Nephelea mexicana* se encuentran ocasionalmente en los microclimas del bosque seco tropical, en donde, como sucede en los páramos, no hay abastecimiento seguro de agua. En general, los helechos arborescentes son plantas terrestres, pero existen casos aislados de epifitismo (*Sphaopteris brunei* sobre *Quercus copeyensis*) en lugares en donde el contenido de humus del suelo y aquel sobre las ramas y troncos son equivalentes. También hay casos de epixilismo (*T. ursina* se encuentra frecuentemente sobre árboles caídos en las vegas de los ríos). Los helechos arborescentes también crecen en hábitats acuáticos de varias clases: *T. stipularis* en agua dulce y *Nephelea erinacea* en agua salobre, en Tortuguero. La mayoría de las especies de hábitats ribeños toleran inundaciones periódicas.

Todos los helechos arborescentes se reproducen por esporas, y una fronda fértil produce una suma astronómica de estos propágulos que son transportados por el aire, excepto en híbridos, todos viables, que germinan fácilmente en medios de cultivo. Esto explica el porqué de la gran distribución geográfica de algunas especies (*Lophosoria* es casi cosmopolita, *Cyathea multiflora* es Neotropical) en las masas terrestres continentales y en las islas oceánicas alejadas, pero no explica el porqué de la distribución altamente localizada y reducida de la mayoría de las endémicas (por ejemplo, no se conoce *Cyathea holdridgeana* sino únicamente de una localidad de cerca de un kilómetro cuadrado en la Carretera Interamericana, cerca del Cerro de la Muerte), excluyendo a aquellos de las islas pequeñas, por razones obvias. Aun una especie común en la ceja de una montaña puede estar ausente en la próxima depresión de la misma montaña, aunque los vientos favorezcan esta distribución. Varios factores pueden contribuir a este fenómeno. Los helechos arborescentes son pioneros de los claros de luz en el bosque y en predios abandonados y el suministro de agua, tanto la atmosférica (humedad relativa alta), como la edáfica puede decidir el éxito o el fracaso del gametofito y de las plántulas resultantes. También, existe un mecanismo de alelopatía. Mis estudios sobre la sucesión de helechos en los aludes indican lo siguiente: Un alud fresco en Tapantí, provincia de Cartago, a 1.300 m, recibe entre otras especies de helechos no arborescentes, esporas de *T. stipularis*, que germinan fácilmente mezcladas con aquellas de *Lophosoria quadripinnata*. Seguidamente se establece una población mixta de estas dos especies; todas las plántulas

que en sus inicios estuvieron una al lado de la otra, *horizontalmente* alcanzan la madurez, pero no así aquellas que se colocaron por debajo del rodal. Las esporas de cualesquiera de estas especies no crecen inmediatamente debajo de las plantas maduras de la misma especie, pero las esporas sembradas por encima de las cepas sí germinaron. La lixiviación de las toxinas alelopáticas por el drenaje natural del alud evitó el crecimiento de otras plantas. Por esta razón, a menudo, se ven aludes y cañones angostos de las quebradas con poblaciones densas de helechos arborescentes, pero en forma de embudo invertido, o sea con la parte más ancha hacia abajo. También observé este fenómeno en especies de la Polinesia. En áreas planas habrá cepas más o menos densas (la luz es el factor limitante) de una especie, pero nunca o muy raras veces se les encuentra formadas por especies mixtas, especialmente si son de géneros diferentes. Esto también puede explicar la escasez de los registros sobre la hibridación intragenérica e interespecífica en los helechos arborescentes. Aunque, los helechos arborescentes se desarrollan mejor sobre suelos inclinados, hecho muy conocido por los jardineros, no existen estudios sistemáticos que expliquen este fenómeno (Gómez, datos inéditos).

Los helechos arborescentes nos recuerdan paisajes del pasado, y ciertamente tienen una larga historia geológica. Junto con las cicadáceas, probablemente sirvieron de alimento para muchas bestias prehistóricas; y como las cicadáceas, los helechos arborescentes han desarrollado una bioquímica compleja. Desafortunadamente se ha hecho muy poco sobre este tema; los pocos datos que existen son los de Swain y Cooper-Driver (1973). Como en la mayoría de los demás helechos, los pteridófitos arborescentes no sufren mucha depredación por parte de los insectos. Un microlepidóptero, cuyo ciclo de vida dura 35 días desde la oviposición, mina las pínulas de *Sphaeropteris brunei* y de *Cnemidaria choricarpa*. Las orugas, que depredan *Sphaeropteris*, aceptan las frondas de *Cnemidaria* y viceversa, pero rechazan las de *Lophosoria* (que, como *Sphaeropteris* tiene secreciones cuticulares similares, excepto por un fitosterol; (Gómez, datos no publicados). Gómez (1970) describe una polilla no identificada que pone sus huevos en hileras, imitando la disposición de los soros en la rara especie *Cyathea holdridgeana*.

El ganado, por lo general, rechaza los frondes de los helechos arborescentes como alimento, y no se conoce ningún vertebrado que consuma el follaje o el tronco, aunque los colibríes toman ávidamente los tricomas sedosos de *Dicksonia*, así como las escamas más maleables de otros géneros, para construir sus nidos (Riba y Herrera 1973).

El hombre usa los helechos arborescentes en sus jardines ornamentales, incluyendo la explotación comercial de las raíces fibrosas para sembrar orquídeas o en la preparación de un medio para cultivo en macetas. En Polinesia y en América del Sur, se les usa para las vigas de las chozas; en Guatemala se usa como goma el exudado de las heridas y cortezas del tronco, que se solidifica muy rápidamente; y en toda la extensión de su ámbito se consume, esporádicamente los tallos de *Cyatheaceae*, hervidos para eliminar su contenido de saponinas.

Un estudio inicial de las floras de helechos del mundo reveló una gran cantidad de helechos arborescentes endémicos existentes, una condición particularmente evidente en las floras insulares (Gómez 1975; Gómez en preparación). Los problemas de endemismo y de especiación geográfica de los trópicos americanos fueron tratados por Tryon (1972).

Especies comunes de helechos arborescentes en áreas escogidas de Costa Rica:

San Rosa National Park	<i>Dicksonia gigantea</i>
<i>Trichipteris stipularis</i>	<i>Nephelea erinacea</i>
<i>T. costaricensis</i>	<i>N. mexicana</i>
<i>Nephelea mexicana</i>	<i>Trichipteris stipularis</i>
Cocos Island	<i>T. schiedeana</i>
<i>Cyathea alphonsiana</i>	<i>T. wendlandii</i>
<i>C. notabilis</i>	<i>T. williamsii</i> (rare)
<i>Trichipteris nesiotica</i>	Cerro de la Muerte
San Vito de Java	<i>Cyathea holdridgeana</i>
<i>Cyathea fulva</i>	<i>C. suprastrigosa</i>
<i>C. multiflora</i>	<i>Calcuta coniifolia</i>
<i>Cnemidaria mutica</i>	<i>Dicksonia gigantea</i>
<i>Cn. choricarpa</i>	<i>Dicksonia lobulata</i>
<i>Calcuta coniifolia</i>	<i>Sphaeropteris brunei</i>
Corcovado National Park	<i>Trichipteris stipularis</i>
<i>Cyathea divergens</i>	La Selva Puerto Viejo
<i>C. multiflora</i>	de Sarapiquí
<i>Cnemidaria mutica</i>	<i>Cyathea multiflora</i>
<i>Cn. choricarpa</i>	<i>C. divergens</i>
<i>Cn. cocleana</i>	<i>Cnemidaria mutica</i>
<i>Metaxya rostrata</i>	<i>Cn. choricarpa</i>
<i>Nephelea mexicana</i>	<i>Cn. horrida</i>
Monteverde	<i>Nephelea cuspidata</i>
<i>Cyathea fulva</i>	<i>N. polystichoides</i>
<i>C. multiflora</i>	<i>N. erinacea</i> var.
<i>Cnemidaria mutica</i>	<i>tryoniana</i>
<i>Cn. choricarpa</i>	<i>N. mexicana</i>
<i>Cn. gradifolia</i>	<i>Sphaeropteris elongata</i>
<i>Dicksonia gigantea</i>	<i>Trichipteris ursina</i>
<i>Nephelea erinacea</i>	<i>T. stipularis</i>
<i>Sphaeropteris brunei</i>	<i>T. schiedeana</i>
<i>Sph. horrida</i>	<i>T. microdonta</i>
<i>Trichipteris microdonta</i>	<i>T. wendlandii</i>
<i>T. stipularis</i>	<i>T. trichiata</i>

Barrington, D. 1978. A revision of the genus *Trichipteris*. *Contrib. Gray Herb.* 208:3-94.

Benl, C. 1977. Ferns of the Cameroons. 2. Pteridophytes of the evergreen forests. *Br. Fern Gaz.* 11:231-45.

Bower, F. O. 1935. *The ferns*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press.

Copeland, E. B. 1947. *Genera filieum*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica.

- Eyre, S. R. 1968. *Vegetation and soils: A world picture*. 2d ed. London: Arnold.
- Gastony, G. J. 1973. A revision of the fern genus *Nephrolepis*. *Contrib. Gray Herb.* 203:81–148.
- Gómez P., L. D. 1970. Two new tree ferns from Costa Rica. *A. Fern J.* 61:166–70.
- . 1975. Contribuciones a la pteridología costarricense. 7. Pteridofitos de la Isla de Cocos. *Brenesia* 6:33–48.
- . 1976. Contribuciones a la pteridología centroamericana. 1. *Enumeratio filicum nicaraguensium*. *Brenesia* 8:41–57.
- Holdridge, L. R. 1964. *Life zone ecology*. Preliminary ed. San José: Tropical Science Center.
- Holtum, R. E., and Sen, U. 1961. Morphology and classification of the tree ferns. *Phytomorphology* 11: 406–20.
- Nisman, C. 1965. Estudio taxonómico y ecológico de los helechos arborescentes (Cyatheaceae & Dicksoniaceae) de Costa Rica. Thesis, Universidad de Costa Rica.
- Parris, B. S. 1976. Ecology and biogeography of New Zealand pteridophytes. *Br. Fern Gaz.* 11:231–45.
- Riba, R. 1969. The *Alsophila swartziana* complex (Cyatheaceae). *Rhodora* 71:7–17.
- Riba, R., and Herrera, T. 1973. Ferns, lichens and hummingbirds' nests. *A. Fern J.*, 63:128.
- Stolze, R. G. 1974. A taxonomic revision of the genus *Cnemidaria* (Cyatheaceae). *Fieldiana, Bot.* 37:1–98.
- Swain, T., and Cooper-Driver, G. 1973. Biochemical systematics in the Filicopsida. In *The phylogeny and classification of the Ferns*, ed. A. C. Jermy et al. pp. 111–34. London.
- Tryon, R. M. 1970. The classification of the Cyatheaceae. *Contrib. Gray Herb.* 200: 3–53.
- . 1972. Endemic areas and geographical speciation in tropical America. *Biotropica* 4:121–31.
- . 1976. A revision of the genus *Cyathea*. *Contrib. Gray Herb.* 206:19–101.
- Windisch, P. G. 1977. Synopsis of the genus *Sphaeropteris* (Cyatheaceae) with a revision of the Neotropical exindusiate species. *Bot. Jahrb.* 98:176–98.

***Cydista diversifolia* (Bignoniaceae)
(Bejuco de Cuatro Filos, Jalapa)**

A. H. Gentry

Cydista diversifolia, una de las más comunes especies de bejucos del bosque, florece masiva y espectacularmente. Tiene una estrategia de “explosión múltiple”, floreciendo en intervalos esporádicos durante todo el año, abriéndose todas en un mismo día o durante unos pocos días y la mayoría de los individuos de la especie, en una misma área, florecen al mismo tiempo. A pesar de sus vistosas flores de color magenta, no la visitan sino polinizadores potenciales, lo que ha probado ser una gran frustración para varios estudiantes de la OET que han

tratado de investigar la biología de su polinización. La especie carece del disco productor de néctar típico de la familia y es aparentemente una “mímica” que depende de las visitas ocasionales de las abejas poco sofisticadas para la polinización en busca de una nueva fuente potencial de néctar. Esta estrategia se ve realizada por estallidos cortos pero sincronizados de floración, lo que también es una ventaja para evitar los ladrones de néctar. Aún queda un aspecto interesante que solucionar, ¿porqué son las especies de Bignoniaceae de “explosión múltiple” y de “mímica” casi invariablemente las más comunes y no las más raras en una comunidad, como sería de esperar en el mimetismo?

Aunque la polinización exitosa—y la producción de frutos— es rara, la especie y su congénere simpátrico *Cydista aequinoctialis* (L.) Miers, que tiene la misma estrategia floral, son muy comunes. Una razón puede ser que la reproducción vegetativa es importante en muchos bejucos. No es raro encontrar a varios bejucos individuales de *C. diversifolia* cuyas bases, aunque no estén conectadas entre sí, forman una hilera recta a través del bosque y deben haber brotado de un bejuco que cayó del dosel y que quedó tendido en la tierra. También se pueden ver sus estados intermedios. Las semillas, cuando se producen, son aladas y dispersadas por el viento como en muchos de los bejucos del dosel.

Cydista diversifolia, que se encuentra desde México hasta Venezuela, se puede indentificar por su tallo fuertemente tetragonal y por los apéndices verdes, frondosos semejantes a estípulas en la base de sus hojas compuestas de dos folíolos opuestos (fig. 7.44). A estas se les denomina pseudoestípulas y en realidad son brotes escamosos modificados (ya que en Bignoniaceae supuestamente no hay estípulas).

Esta especie es representativa de Bignoniaceae, la familia más importante de bejucos de Costa Rica, especialmente del bosque seco. Los bejucos de esta familia trepan por medio de zarcillos de las hojas que repone el folíolo terminal de una hoja compuesta. Otra característica familiar de una dimensión es el patrón anómalo que se ve en el corte transversal que es el resultado de la inhabilidad del cambio de producir xilema secundario. En *C. diversifolia* hay dieciséis (o treinta y dos en tallos grandes) de brazos de floema o rayos que irradian desde el centro. Algunos géneros tienen cuatro brazos de floema. Probablemente esta interrupción del cilindro del xilema le da más flexibilidad, una ventaja obvia para una planta trepadora.

- Gentry, A. H. 1973. Bignoniaceae in flora of Panama. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 60:781–977.
- . 1974. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 728–59.

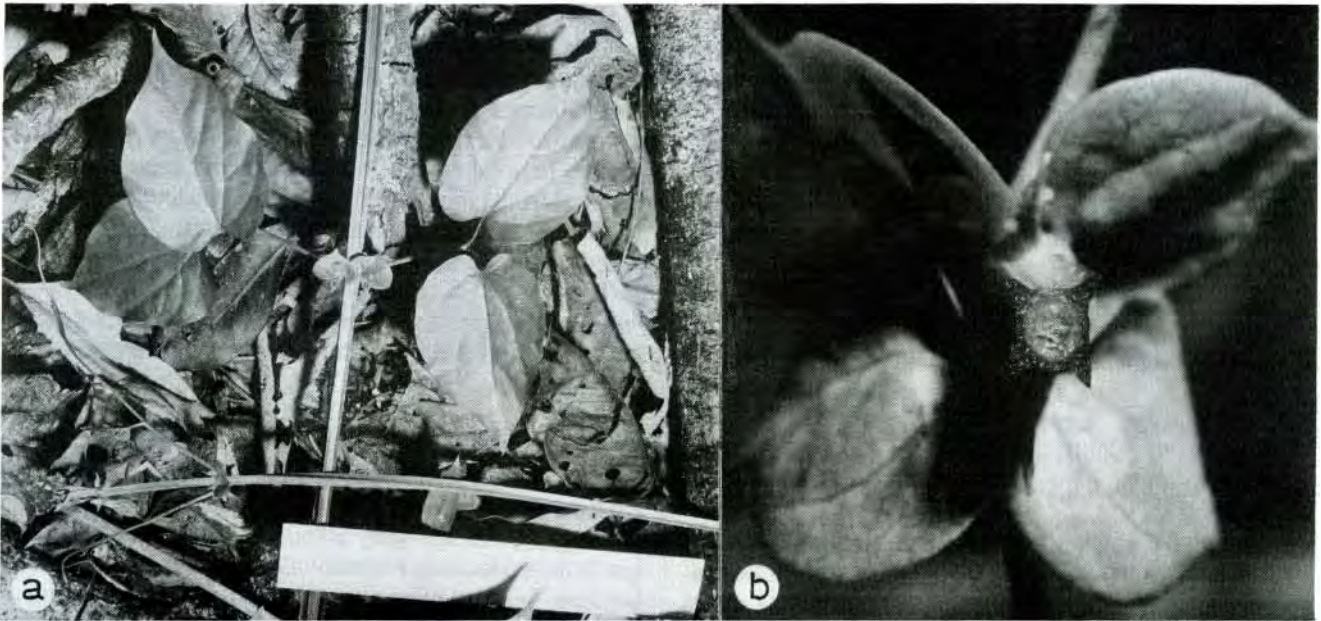


Fig. 7.44 *Cydistia diversifolia*: a) Tallo en el piso del bosque en busca de un claro; el tallo que se ve de derecha a izquierda es de la misma planta. b) Corte transversal del mismo tallo. Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

Dalbergia retusa (Leguminosae) (Cocobolo, Rosewood)

G. S. Hartshorn

El género leguminoso *Dalbergia* (Papilionoideae, Fabaceae) es de distribución pantropical compuesto por cerca de 200 especies, su madera es de óptima calidad, especialmente para la ebanistería, tanto en el Viejo Mundo como en el Nuevo. *Dalbergia retusa* se encuentra en los bosques húmedos y secos tropicales y subtropicales en las bajuras del Pacífico de Centro América, Panamá y México.

Por ser la madera de Cocobolo de gran valor en todo su ámbito de distribución, es imposible precisar la altura máxima del árbol. Basado en los pocos árboles que quedan, aparentemente este es un árbol del subdosel intolerante a la sombra, que quizás alcanza 20 m de altura y 50 cm DAP.

Las hojas de *D. retusa* son imparipinnadas y alternas de 7 a 15 folíolos alternos, ovados, reticulados; los márgenes son revolutos. Las flores blancas pequeñas se encuentran en panículas durante los meses de marzo y abril (Frankie, Baker y Opler 1974). Los frutos alcanzan su pleno desarrollo poco tiempo después (fig. 7.45), pero, no maduran sino hasta la siguiente estación seca (D. H. Janzen com. pers.). El fruto es una leguminosa delgada y oblonga, hasta de 13 cm de largo y de una a dos semillas.

La madera de corazón del Cocobolo (fig. 7.46) está ricamente vetada de pardo oscuro con numerosas trazas negras. Hay varios tipos de madera de Cocobolo (v.g., Cocobolo negro, rojo, oscuro, etc.) que se clasifican en la industria mueblera por el color y por la abundancia de vetas negras; sin embargo, todos estas formas son la misma especie.



Fig. 7.45 *Dalbergia retusa*: Rama con frutos de tamaño máximo pero aún verdes (inmaduros) muchos de los cuales tienen una sola semilla (mes de julio de 1980). Parque Nacional de Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).



Fig. 7.46 *Dalbergia retusa*: Corte transversal de un tronco adulto grande; el duramen de color oscuro es tejido muerto; se usa generalmente en trabajos de ebanistería y ha penetrado en la madera exterior de color más claro, en donde existe daño fungal (al centro a la izquierda) Provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto de D. H. Janzen).

Frankie, G. W.; Baker, H. G.; and Opler P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881-919.

Holdridge, L. R., and Poveda, L. J. 1975. *Arboles de Costa Rica*. San José: Centro Científico Tropical.

Record, S. J., and Hess, R. W. 1943. *Timbers of the New World*. New Haven: Yale University Press.

Dalechampia scandens (Euphorbiaceae) (Ortiguilla, Bejuco de Pan)

W.S. Armbruster

Dalechampia (Euphorbiaceae) es principalmente un género neotropical con cerca de cien especies. Hay alrededor de doce especies en México y América Central, y probablemente nueve especies en Costa Rica. *Dalechampia scandens* L. es un bejuco trepador bastante común en muchos hábitats tropicales secundarios o en claros naturales. Esta especie es la más ampliamente distribuida del género y se le encuentra desde las bajas tropicales de México y de las Antillas hacia el sur hasta Brasil meridional y Paraguay. En esta especie también ha sido colocado material similar de Africa, Madagascar y las Indias Orientales, aunque esta ubicación es dudosa. *Dalechampia scandens* es una especie altamente variable, lo que dio como resultado un mosaico de variación en los caracteres vegetativo, reproductivo y ecológico. Por lo menos siete variedades neotrópicas han sido descritas (Pax y Hoffmann 1919), la mayoría de ellas de dudosa integridad.

Dalechampia scandens es el miembro más resistente a la sequía en América Central. Es facultativamente caducifolio, en áreas de estaciones secas muy pronunciadas, las plantas se reducen a tallos leñosos. En las

regiones donde es menos severa la estación seca, *D. scandens* puede producir hojas nuevas durante todo el año.

Dalechampia scandens es la única especie de *Dalechampia* que se produce en comunidades xéricas de Centro América. Sin embargo, en lugares más húmedos, *D. scandens* puede estar presente, o ser "repuesta" por otras especies de *Dalechampia*. Por ejemplo, en el Parque Nacional Santa Rosa *D. scandens* se encuentra sola en las sabanas abiertas, o en las orillas más húmedas del bosque se le puede encontrar simpátricamente con la especie afín, *D. tiliifolia* Lam. *D. scandens*, aparentemente, no se encuentra en las regiones húmedas del este de Costa Rica; en su lugar encontramos *D. tiliifolia*, *D. heteromorpha* Pax y Hoffmann, y menos frecuentemente *D. dioscoreifolia* Poepp. y Endl. y *D. friedrichsthalii* Mull. Arg. Una sexta especie, *D. spathulata* (Scheid.) Baill., ha sido colectada en el bosque pluvial en el oeste de Costa Rica. También se encuentran tres especies adicionales, aún no descritas, en los bosques pluviales de la vertiente del Caribe de Costa Rica; una de estas fue registrada en la Península de Osa.

Los tallos y el follaje de *D. scandens* están cubiertos por tricomas cristalíferos irritantes (cf. Webster y Webster 1972). *Dalechampia scandens* es una de las especies centroamericanas más irritantes para los humanos. Aparentemente tiene una mayor densidad de tricomas irritantes que la mayoría de las otras especies centroamericanas. Aunque estos tricomas probablemente desempeñan una función protectora, aún no se ha determinado precisamente el mecanismo de protección contra los herbívoros. *D. scandens* puede ser algo menos susceptible al ataque por insectos herbívoros generalistas, como los ortópteros, que a menudo causan grandes daños a ciertas especies de *Dalechampia* que tienen una menor densidad de tricomas. Los escarabajos (Alticinae, Chrysomelidae) son herbívoros comunes en especies de *Dalechampia*. Aunque, grandes poblaciones de estos escarabajos pueden causar grandes daños foliares en algunas especies de *Dalechampia*, no parece que *D. scandens* sea tan susceptible, de nuevo, quizá por la mayor densidad de tricomas.

Hay por lo menos dos géneros de lepidópteros oligófagos comunes que se alimentan de *D. scandens* y de otras especies de bejuco de *Dalechampia*: *Hamadryas* y *Dynamine* (ambos *Nymphalidae*). La hembra adulta de *Hamadryas* pone los huevos aisladamente o en torres (según la especie), generalmente en la parte inferior de las hojas de *Dalechampia*. Las larvas eclosionan y permanecen, ya sea solitarias o gregarias (según sea la oviposición simple o masiva); se alimentan de las hojas tiernas y maduras de *Dalechampia* (Muyschondt y Muyschondt 1975a,b,c.). Puede haber hasta cuatro o cinco especies de *Hamadryas* utilizando, simpátricamente, la misma fuente de alimento. En el Parque Nacional Santa Rosa hay cuando menos cinco especies de *Hamadryas* (*H. amphinome* L., *H. arethusa* Cr., *H. februa* Hbn., *H. glaucome* Bates, y *H. guatemalena* Bates), varias de ellas, si no son todas, se alimentan de *D. scandens*. También se encuentran aquí *Dalechampia tiliifolia* que también es utilizada

por varias especies de *Hamadryas*. Hay defoliación extensiva de las plantas, especialmente cuando es abundante una especie gregaria.

Contrastando con *Hamadryas*, las larvas de *Dynamine* se alimentan principalmente de las inflorescencias o de las hojas muy nuevas. Estas larvas son mucho más pequeñas, generalmente de menos de 1 cm de largo. Los huevos son depositados, individualmente, sobre las inflorescencias jóvenes o sobre las yemas de las hojas; las larvas permanecen solitarias. Aquellas larvas que eclosionan de nuevos puestos sobre las inflorescencias comienzan a alimentarse de las flores estaminadas y de las estructuras "glandulares" asociadas. Luego se alimentan de las semillas en desarrollo. El daño causado a una planta infestada por las larvas de *Dynamine* es muy variado, pero generalmente excede del 50%.

Por lo menos dos géneros más de lepidópteros han sido registrados alimentándose de *D. scandens*. Muyschondt y Muyschondt 1975a) informan que también las larvas de *Catonephele nyctimus* Westwood y *Mestra anymone* Menetries se alimentan de *D. scandens*.

La estructura de la inflorescencia de *Dalechampia* es singular en las angiospermas. Lo que a primera vista parece ser una flor simple con dos pétalos grandes, es en verdad una inflorescencia de nueve a diez flores estaminadas y tres pistiladas, subtendidas por dos brácteas (cf. Webster y Webster 1978). Estas brácteas se abren y se cierran en un ciclo diurno; en *D. scandens* las brácteas de la mayoría de las inflorescencias están abiertas desde tarde en la mañana hasta cerca de la puesta del sol y permanecen cerradas el resto del tiempo. Las brácteas de *D. scandens* varían desde el blanco al verdusco, según la población a que pertenezcan. Las brácteas de las inflorescencias al empezar a abrirse, así como los frutos son verdes. Las brácteas sirven una función dual: como anuncio para los polinizadores cuando se abren, y para proteger las flores de los hervíboros cuando están cerradas.

Las inflorescencias de *D. scandens* (fig. 7.47) se abren a diario durante aproximadamente una semana. Durante los primeros dos o tres días, cuando se abre una inflorescencia, las flores pistiladas están receptivas para la polinización, aunque no se hayan abierto las flores estaminadas. Alrededor del tercer o cuarto día, después de abierta una inflorescencia por primera vez, se abre la primera flor estaminada y libera el polen. En los días siguientes, generalmente se abren dos flores estaminadas cada día y se caen unos pocos días después de abrirse. De modo que la inflorescencia es efectivamente proterógama, receptiva a la polinización durante dos o tres días antes de liberar el polen. Durante este tiempo, únicamente, es posible la polinización cruzada. Durante los cinco o más días siguientes la inflorescencia se encuentra en una condición bisexual, y puede ocurrir la autopolinización. Aunque esta es la fenología común entre la mayoría de las especies centroamericanas de *Dalechampia*, hay un poco de desviación de este patrón hacia la eliminación del período proterogámico en algunas poblaciones de *D. scandens*, en Sur América.

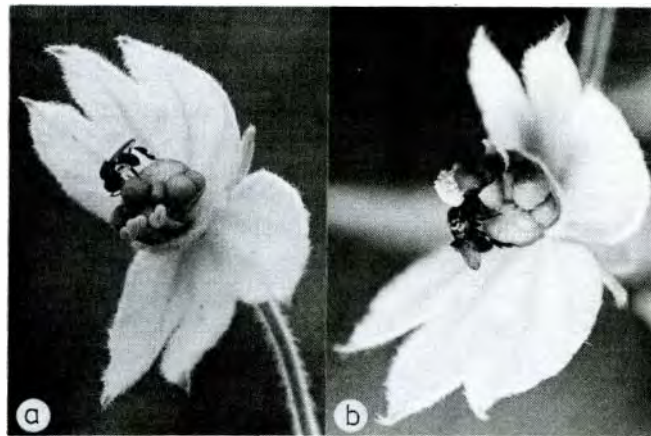


Fig. 7.47 *Dalechampia scandens*. a) Abeja *Trigona* colectando resinas de una inflorescencia femenina; esta abeja raramente actúa como polinizadora. Nótese la glándula productora de resinas, los botones, las flores estaminadas y las flores pistiladas receptivas. b) Abeja *Trigona* recogiendo resina de una inflorescencia bisexual. Nótese la flor estaminada abierta. Oaxaca, México, 1976 (fotos W. S. Armbruster).

En la parte superior de las flores estaminadas, hay una estructura semejante a una glándula que, en *D. scandens* y en otras especies de bejucos, segrega una resina viscosa durante todo el período receptivo de la inflorescencia. La función de esta resina es atraer al polinizador; *D. scandens* y otras especies de bejucos son visitadas por abejas femeninas que recogen la resina para construir sus nidos. En Oaxaca, México, *D. scandens* fue visitada y polinizada por *Hypanthidium mexicanum* (Cresson) (Megachilidae), *Euplusia mexicana* (Mocsary) (Apidae), *Euglossa viridissima* Friese (Apidae), y *Trigona* sp. (Apidae) por su orden de importancia; (Webster y Armbruster 1977; Armbruster, en prep.). En los sitios de estudio, en la Amazonia brasileña y el norte de Venezuela, *D. scandens* fue visitada y polinizada únicamente por *Hypanthidium* spp. (Armbruster y Webster 1981). En la vertiente pacífica de Ecuador fue polinizada por una abeja euglosina grande, *Eulaema cingulata* (Fabricius) y, en menor grado, por *Euglossa* spp. (Armbruster y Webster 1982). Aún no se conoce nada acerca de los visitantes y de la polinización de *D. scandens*, en Costa Rica.

La secreción de resina como método para atraer al polinizador aparentemente es poco común entre las angiospermas. Hasta ahora se sabe que solamente *Dalechampia* y un género no emparentado de *Clusia* (Guttiferae) producen resinas con este fin (Armbruster y Webster 1979; Skutch 1971). La producción de resinas como tal constituye un atrayente del polinizador, que se debe clasificar junto a la secreción de néctar, la producción de polen, la secreción de aceites, la producción de olor y el sistema de engaño de los polinizadores propio de las angiospermas.

La resina producida por *Dalechampia scandens* es probablemente una mezcla de compuestos terpenoides. Contrario a lo que sucede con las resinas terpenoides producidas por Burseraceae, Leguminosae y otras familias, que se endurecen poco después de estar expuestas al aire, la de *Dalechampia* permanece viscosa y maleable durante más de una semana después de producida. Aún no se

conoce el proceso químico por el cual se endurecen estas resinas ni el de las diferencias químicas entre los procesos de endurecimiento de las resinas del "cambium" de los árboles y las resinas florales de *Dalechampia* (cf. Langenheim 1969). Sin embargo, es evidente el significado ecológico y evolutivo del proceso inhibidor de endurecimiento de la resina y de *Dalechampia*. Para que la resina pueda permanecer atrayente durante el período de receptividad de las inflorescencias, el cual puede ser hasta más de una semana, debe permanecer suave para que el polinizador la pueda recoger. Una resina plástica resistente al agua, tal como la producida por *Dalechampia*, puede constituir un recurso muy importante para las abejas que la utilizan para la construcción de sus nidos. Esto explica el porqué las abejas euglosinas viajan varios kilómetros para recoger la resina de *Dalechampia*.

Dalechampia scandens es autocompatible; la autopolinización y la producción de semillas se llevan a cabo con ausencia de insectos vectores en un porcentaje considerable de inflorescencias. Después que se han abierto y han liberado el polen, las últimas pocas flores estaminadas en una inflorescencia, la cimilla entera, incluyendo la glándula, caen, dejando únicamente las tres flores pistiladas dentro de las brácteas. Las brácteas cesan sus movimientos diurnos y envuelven las flores pistiladas en desarrollo. Las brácteas permanecen cerradas durante todo el período de desarrollo del fruto. Conforme se desarrolla el fruto, los cálices de las flores pistiladas se expanden, produciendo varias espinas agudas e irritantes y, en algunos casos, en forma de lóbulos glandulosos en sus extremos. Tanto las brácteas cerradas como los cálices espinosos aparentemente protegen las semillas en desarrollo. Si ha ocurrido una polinización completa, cada inflorescencia producirá nueve semillas: tres semillas en cada una de las tres cápsulas.

Después de la polinización se tarda de tres a cuatro semanas para que las cápsulas lleguen a su máximo tamaño (cerca de 1 cm de diámetro). Luego de un período de desarrollo de una o más semanas, las cápsulas se habrán secado, adquiriendo un color pardo, las brácteas se habrán mayado y los lóbulos del cáliz se habrán recogido dejando las cápsulas libres. Las cápsulas luego se abren explosivamente, disparando las semillas lisas y redondas hasta varios metros de distancia. Generalmente todas las cápsulas desarrolladas se abren dentro de unos pocos días una de otra. Así, en *D. scandens*, como en la mayoría de los demás bejuco de *Dalechampia*, el desarrollo y la dispersión de todas las semillas de una inflorescencia ocurren simultáneamente (Armbruster 1982). Una sola inflorescencia puede producir de una a nueve semillas, que dependen, aparentemente, de la densidad y la distribución de los granos de polen en los estigmas.

Muy poco se sabe sobre los requisitos para la germinación de *D. scandens*. Las semillas generalmente germinan en forma inmediata después de que se humedecen, aparentemente sin un período de latencia. El crecimiento de la plántula es rápido; las primeras hojas brotan de los nódulos compactos. Después que se han producido

de cinco a diez hojas, se alarga marcadamente el entrenudo y adquiere el hábito de bejuco.

No se sabe si en Costa Rica *D. scandens* se reproduce durante su primer año, aunque, muchas otras poblaciones florecen durante este año si las condiciones de luz son favorables. La estación de floración de *D. scandens* es algo variable, y depende de la población y de los patrones locales de lluvia. En comunidades arbustivas estacionales, *D. scandens* florece de mediados a finales de la estación lluviosa hasta principios de la estación seca, casi desde noviembre hasta febrero.

- Armbruster, W. S. 1982. Seed production and dispersal in *Dalechampia* (Euphorbiaceae): Divergent patterns and ecological consequences. *Am. J. Bot.* 69:1429-40.
- Armbruster, W. S., and Webster, G. L. 1979. Pollination of two species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Mexico by euglossine bees. *Biotropica* 11:278-83.
- . 1981. Sistemas de polinização de duas espécies sympátricas de *Dalechampia* (Euphorbiaceae) no Amazonas, Brazil. *Acta Amazon.* 11:13-17.
- . 1982. Divergent pollination systems in sympatric species of South American *Dalechampia* (Euphorbiaceae). *Am. Midl. Nat.* 108:325-37.
- Langenheim, J. H. 1969. Amber: A botanical inquiry. *Science* 163:1157-69.
- Muyschondt, A., and Muyschondt, A., Jr. 1975a. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. IB. *Hamadryas februa* (Nymphalidae-Hamadryadinae). *New York Ent. Soc.* 83:157-69.
- . 1975b. Notes on life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. IIB. *Hamadryas guatemalena* Bates (Nymphalidae-Hamadryadinae). *New York Ent. Soc.* 83:170-80.
- . 1975c. Notes of life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. IIIB. *Hamadryas amphinome* L. (Nymphalidae-Hamadryadinae) *New York Ent. Soc.* 83:181-91.
- Pax, F., and Hoffmann, K. 1919. Euphorbiaceae-Dalechampieae. *Das Pflanzenreich* 4, 147, 12 (Heft 68):1-59.
- Skutch, A. F. 1971. *A naturalist in Costa Rica*. Gainesville: University of Florida Press (pp. 261-62).
- Webster, G. L., and Armbruster, W. S. 1977. Pollination ecology of some species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae). *Bot. Soc. Misc. Ser. Publ.* 154:71.
- Webster, G. L., and Webster, B. D. 1972. The morphology and relationships of *Dalechampia scandens* (Euphorbiaceae). *Am. J. Bot.* 59:573-86.

Didymopanax pittieri (Araliaceae) (Papayillo, Cacho de venado)

R. Lawton

Didymopanax pittieri es un árbol intolerante de la sombra (fig. 7.48) de los bosques pluviales de montano

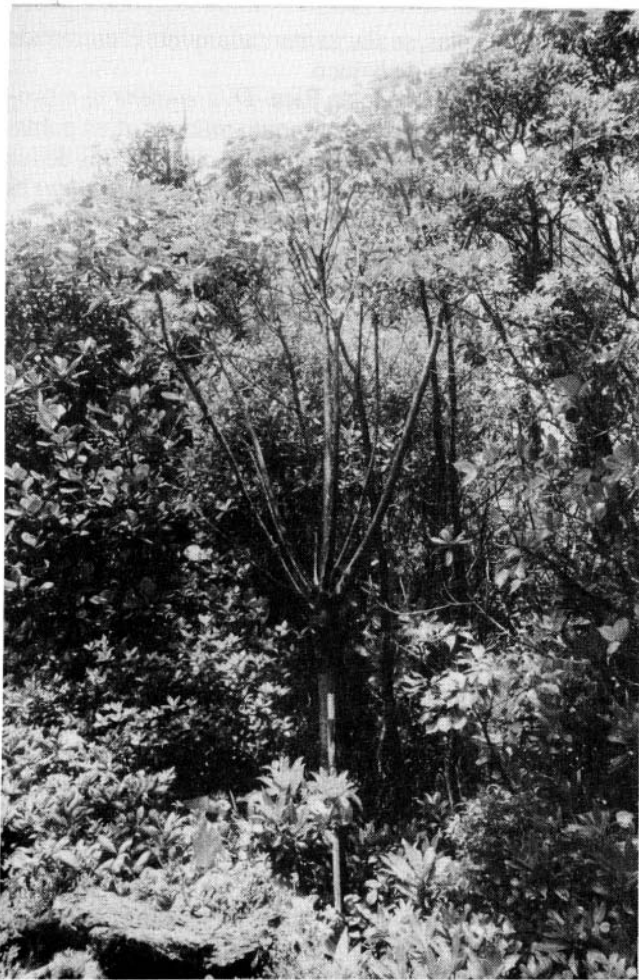


Fig. 7.48 *Didymopanax pittieri*: Arbol juvenil en su hábitat natural del bosque; la escala en la base del árbol es de 5 pies. Area de Monteverde, provincia de Puntarenas, Costa Rica (foto R. Lawton).

bajo y de montano de Costa Rica y el oeste de Panamá. En el Volcán Poás es un constituyente común del bosque en regeneración alrededor del cráter; a lo largo de la Carretera Interamericana, entre el Empalme y los páramos del Cerro de la Muerte, es una especie colonial que se establece después de construidos los caminos. En ausencia de los disturbios volcánicos o humanos, *D. pittieri* se encuentra generalmente en los bosques bajos "enanos" en las cimas azotadas por los vientos.

En la Reserva del Bosque Nuboso de Monteverde, *D. pittieri* florece y produce frutos durante todo el año. La floración, sin embargo, se concentra en la estación lluviosa y la fructificación temprano en la estación seca. Las flores pequeñas (3 a 4 mm de diámetro), perfectas, se producen en panículas de umbelas, terminales, grandes, constan de 3.000 hasta 20.000 flores. Las flores son visitadas en los días asoleados por grandes cantidades de abejas (incluyendo trigónidas), moscas, escarabajos, y mariposas. Los frutos maduran en 3 a 4 meses, tornándose de color púrpura; son globosos, de 3 a 4 mm de diámetro, y contienen de dos a siete semillas, de las cuales 40 a 60% son viables. Las semillas son dispersadas por pájaros: *Turdus*

plebejus, *Phainoptila melanoxantha*, *Chlorospingus ophthalmicus* y *C. pileatus* también se han visto *Aulacorhynchus prasinus* y *Chamaepetes unicolor* comiendo sus frutos en Monteverde.

Didymopanax pittieri lleva una vida compartida pues en este género se encuentran tanto individuos terrestres como hemiepipífitos. En el bosque nuboso de Monteverde, en donde los árboles del dosel son de 20 a 30 m de altura, *D. pittieri* se encuentra únicamente como epífita (Lawton y Dryer 1980). Las plántulas y los mamones generalmente no se ven desde el suelo. Los árboles mayores de 10 a 15 cm de diámetro se encuentran en una densidad de dos a tres árboles por hectárea. Estos árboles epífitos son de 5 a 10 m de alto y, generalmente a 15 a 20 m por encima del suelo en las horquetas de los grandes árboles del dosel.

En los bosques expuestos a los vientos alisios, *D. pittieri* es un árbol terrestre común, en poblaciones aisladas de un kilómetro de largo y 100 metros de ancho a lo largo de las crestas azotadas por los vientos en donde el bosque tiene una altura de 5 a 12 m. La población terrestre tiene una densidad de 45 a 50 árboles con más de 15 cm DAP por hectárea y su distribución sobre las cimas es poco uniforme. Estos árboles son más comunes a lo largo de las cimas, donde componen cerca de 30 a 50% del dosel. Tanto en los costados de las cimas a barlovento como en los de sotavento, los árboles se hacen menos comunes progresivamente, conforme aumenta la altura del bosque. Cuando el bosque alcanza una altura de 15 a 20 m, *D. pittieri* sobre el lado a sotavento de las cimas y 50-100 m sobre el lado a barlovento. En las orillas de las poblaciones a sotavento la proporción de mamones es mayor que sobre las crestas. La restricción de los individuos terrestres con respecto a las porciones expuestas de la cima pareciera deberse a la incapacidad de los mamones de *D. pittieri*, con una densidad de la madera de 0,5 a 0,7 gm/cm³, de competir con los árboles mecánicamente más débiles (densidades de 0,25 a 0,45 gm/cm³) y de más rápido crecimiento en localidades protegidas. En los claros de árboles caídos, en los bosques más altos, los mamones de *D. pittieri* son rápidamente sobrepasados por especies rápidas como *Guettarda poasana* (Rubiaceae) y *Cecropia polyphlebia* (Moraceae) y por las compuestas gigantes como *Eupatorium sexangulare* y *Berbesina oerstediana*. Sobre las cimas expuestas estos árboles más débiles son fuertemente azotados por el viento.

En las cimas de los bosques enanos, las plántulas de *D. pittieri* toman la ventaja a los demás árboles coloniales de los claros, intolerantes de la sombra, porque utilizan el tronco y las ramas de los árboles caídos como "nodrizas". Algunos mamones epífitos aún sobreviven la destrucción del substrato; la inestabilidad de los troncos "nodriza" al podrirse es una de las principales causas de la mortalidad de los mamones. Los claros de luz individuales, generalmente, son colonizados por varios mamones y como resultado se da una sobrepoblación en estos claros. Los vientos fuertes tienden a erosionar los bordes a sotavento de los claros en las crestas, dando así campo para invasiones sucesivas de *D. pittieri*.

Los mamones siguen el mismo ritmo de crecimiento que los breñales en regeneración. Las primeras ramas aparecen cuando los mamones tienen una altura de 2 a 4 m. Se produce una inflorescencia terminal y aparece un verticilo de ramas desde los brotes axilares inmediatamente inferiores. Los primeros brotes de la inflorescencia, aparentemente, siempre son abortivos; los verticilos de ramas siguientes están acompañados por inflorescencias terminales.

El crecimiento es lento si se le juzga por los parámetros de las tierras bajas. El modelo demográfico, basado en tasas de tamaño específico, de mortalidad y de crecimiento, indica que los árboles vigorosos del dosel, de 30 a 40 cm DAP y de 7-10 m de altura, probablemente tienen 25 a 40 años de edad. Las tasas de crecimiento son algo variables dentro de las categorías de tamaño. Sin embargo, en general, los incrementos en la altura son mayores (1 m/año) para los árboles de 5 a 10 cm DAP y 3 a 5 m de alto. Los incrementos en el diámetro son mayores (hasta 1,2 cm/año) en los árboles con diámetros de 15 a 30 cm DAP.

El crecimiento se ajusta de acuerdo con la acción mecánica ejercida por el viento (Lawton 1982). Las velocidades del viento a través del dosel del bosque son mayores sobre las crestas de las cimas y los árboles de una altura dada tienen troncos más gruesos si están cerca de la cresta. También tienen ramas más gruesas. Estas respuestas se producen en parte por una elongación más lenta de las ramas terminales expuestas a los vientos más fuertes, y sugieren que la estatura del bosque enano, en los bosques pluviales de montano expuestos al viento, es una respuesta adaptativa al efecto del viento.

Ocasionalmente, los rayos destruyen los árboles del dosel pero en su mayoría estos son arrancados de raíz o quebrados. Los vientos fuertes que generalmente tienen ráfagas de más de 100 kph entre noviembre y febrero, pueden también erosionar los árboles lentamente, rama por rama. En muchos árboles, hay extensas cicatrices en el tronco y en las ramas mayores como resultado de la abrasión por los tallos adyacentes. Estas heridas a menudo se infectan; y por ahí, el árbol es atacado por *Fomes* sp., un hongo que pudre la madera en los individuos vivos, pero enfermos.

En la última fase de sucesión de los claros sobre las crestas expuestas al viento, el estrangulador facultativo, tolerante a la sombra, y de madera resistente *Clusia alata*, sobrepasa a los colonialistas intolerantes a la sombra como *D. pittieri*. Los claros formados por la caída de árboles grandes de *Clusia* ofrecen sitios óptimos para el establecimiento de las plántulas de *D. pittieri*. El modelo demográfico indica que las poblaciones naturales de *D. pittieri*, en Monteverde, tienen una distribución estable por tamaño (Lawton 1980). Esto sugiere que los bosques enanos de baja estatura son un tipo de vegetación estable, en equilibrio con las alteraciones que permiten la regeneración de *D. pittieri*.

Lawton, R. 1980. Wind and the ontogeny of elfin stature in a Costa Rican lower montane rain forest. Ph.D. diss., University of Chicago.

———. 1982. Wind stress and elfin stature in a montane rain forest tree: An adaptive explanation. *Am. J. Bot.* 69:1224–30.

Lawton, R., and Dryer, V. 1980. The vegetation of the Monteverde Cloud Forest Reserve. *Brenesia* 18: 101–16.

Dieffenbachia (Araceae) (Loterías, Dumb Cane)

T. B. Croat

Ese conspicuo género de aráceas, generalmente se encuentra en forma de herbácea del sotobosque en la mayoría de las zonas de vida húmedas o muy húmedas en Costa Rica. Es más común en las áreas más húmedas y pueden formar rodales densos. Hay unas pocas especies, altamente variables, del género en Costa Rica, pero es poco conocido su taxonomía.

Dieffenbachia (fig. 7.49a) es de la subfamilia Philodendroideae y está emparentado muy estrechamente con el género bastante mayor de *Philodendron*, ambos con una inflorescencia similar con una espata convoluta que cubre completamente la inflorescencia, excepto durante el período de floración. A *Dieffenbachia* se le distingue de *Philodendron* por ser consistentemente terrestre, por tener un tallo que no enraiza en todos los nudos, por tener flores pistiladas muy raramente distribuidas en el espádice y por tener estaminoides, generalmente claviformes (fig. 7.49b). Las inflorescencias brotan de las axilas de las hojas sobre pedúnculos cortos, y las numerosas flores unisexuales brotan sobre una espádice más o menos claviforme que está subtenida y envuelta por una espata en forma de bote, convoluta, generalmente verde. La porción pistilada de la espádice está fusionada a la parte inferior de la espata, y las flores pistiladas son generalmente pocas y desnudas, en forma de cojín, generalmente de color amarillo o anaranjado, de dos o tres pistilos carpelados con estigmas sésiles anchos, subtendidos y rodeados por tres a cinco estaminoides claviformes, generalmente blancos. La parte estaminada superior de la espádice es claviforme y densamente cubierto de flores contiguas de cuatro o cinco lados y truncadas en el ápice. Cada flor tiene cuatro estambres fusionados. Entre las flores superiores estaminadas y las inferiores pistiladas hay una área de flores estaminadas, estériles similares a las flores fértiles estaminadas pero algo más irregulares y no producen polen. La espata convoluta es muy grande al abrirse durante la floración (Croat 1978) cuando los estigmas de las flores pistiladas están receptivos. Durante el primer día, las flores atraen los escarabajos grandes y torpes, rutelinos y dinástinos (Scarabaeidae), que generalmente se encuentran en números relativamente grandes. En una inflorescencia se han visto hasta veintiséis escarabajos de una misma especie. Supuestamente los escarabajos son atraídos a la inflorescencia por



Fig. 7.49 *Dieffenbachia*. a) hábito completo de *D. longispatha*: 2 m de altura. b) inflorescencia de *D. pittieri* al principio del segundo día del floración cuando están abiertas las flores estaminadas (fotos T. B. Croat).

el aroma agradable despedido durante la antesis, aunque se cree que se congregan para fines sexuales, ya que aparentemente la recompensa ofrecida por la inflorescencia es muy pequeña. Se ha observado a otros géneros emparentados masticando las flores estériles estaminadas. Jim Beach (comunicación personal) observó el mismo comportamiento en una especie en Finca La Selva, Costa Rica.

La emisión de este aroma probablemente está sincronizado con el comportamiento termogenético de la espádice propio del género *Philodendron* y de otros aráceas aroides (Engler 1920). En los casos estudiados, el comportamiento termogenético fue rítmico, con la espádice calentándose durante el primer día, cuando las flores estaminadas están receptivas y de nuevo durante el segundo día cuando liberan el polen (Sheridan 1960). El comportamiento termogenético es el resultado de una tasa de respiración acelerada, causada por una rápida oxidación de los almidones (Hackett 1957; Smith y Meeuse 1966; Meeuse y Buggeln 1969; Meeuse 1975).

Supuestamente en *Dieffenbachia* y en *Philodendron* opera el mismo tipo de polinización ya que en ambas se encuentra el mismo tipo de insectos.

En la mañana del segundo día, cuando las anteras de las flores estaminadas se están abriendo, la espata de *Dieffenbachia* ya se está cerrando y la parte inferior de la espata (llamada tubo) está virtualmente cerrada. Esto ocurre para evitar probablemente que los insectos, que en estos momentos están visitando la parte estaminada, se arrastren dentro del tubo. Sin embargo, antes que la espata se cierre completamente los escarabajos que se encuentran dentro del tubo se salen a través del espacio estrecho entre la espata y la espádice, y así se cubren de polen antes de alejarse volando (posiblemente para ser atrapados en otra planta en la fase pistilada).

Después que la espata de la inflorescencia fertilizada se cierra, permanece fuertemente cerrada hasta que maduran los frutos. La parte estaminada se pudre, "in situ", y parte de los desechos asociados se acumulan a menudo en el tubo de la espata. Tanto la parte estaminada de la espádice y la acumulación de los desechos en el tubo de la espata albergan gran cantidad de insectos pequeños (quizá también parte de los estados larvales de los insectos que ovipositan directamente en la inflorescencia estaminada cuando aún está abierta).

Cuando los frutos maduran (aún encerrados dentro de la espata), la espata, a menudo anaranjada o rojiza, se abre de nuevo y generalmente se rompe para mostrar las semillas carnosas, rojas. Aunque la mayoría de la planta no es comestible debido a la gran concentración de ácido oxálico en la savia, los frutos son comestibles y de buen sabor. Son llamativos y apropiados para la dispersión por las aves, aunque quizás también atraen a animales mayores.

Las semillas germinan rápidamente y se sabe que germinan dentro del espádice cuando faltan los agentes dispersores. Las plantas a menudo forman rodales densos y se reproducen muy fácilmente por medios vegetativos. Los animales a menudo rompen y pisotean los tallos quebradizos, que se separan fácilmente. De este modo se facilita aún más la reproducción vegetativa, ya que los pedazos, aún los más pequeños, producen rápidamente plantas nuevas en los nudos.

Croat, T. B. 1978. *Flora of Barro Colorado Island*. Stanford: Stanford University Press.

Engler, A. 1920. Araceae: Pars generalis et index familiar generalis. *Das Pflanzenreich* 4, 23A (Heft 74): 1-71.

Hacket, D. P. 1959. Respiratory mechanism in the aroid spadix. *J. Exp. Bot.* 8:157.

Meeuse, B. J. D. 1975. Thermogenetic respiration in aroids. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:117-26.

Meeuse, B. J. D., and Buggeln, R. G. 1969. Beetle pollination in *Dracunculus* and *Sauromatum* (Araceae). *Coleopt. Bull.* 14:70-74.

Sheridan, W. F. 1960. The occurrence of a temperature fluctuation in the spadix of *Philodendron selloum*. Master's thesis, University of Florida.

Smith, B. N., and Meeuse, B. J. D. 1966. Production of volatile amines and skatole at anthesis in arum lily species. *Plant Physiol.* 39:1024-30.

***Drimys winteri* (Winteraceae) (Quiebra muelas, Muelo, Chile Muelo, Drymis)**

G. S. Hartshorn

Winteraceae es una familia pequeña de siete géneros y noventa especies íntimamente emparentada con Magnoliaceae. La mayor parte de la familia es de Asia Suroriental, y únicamente los géneros, *Drimys* e *Illicium* en el Nuevo Mundo. *Drimys* se encuentra en América Central y del Sur, Australia, Nueva Zelandia y Malasia. La familia es una curiosidad botánica, ya que dos géneros, *Drimys* y *Zygogynum* son las únicas dicotiledóneas que carecen de vasos.

El ámbito de distribución *Drimys winteri* (*sensu lato*) es desde Oaxaca y Veracruz, México, a través de los Andes hasta el Estrecho de Magallanes. Es un árbol del subdosel en las zonas de vida del bosque pluvial de montano bajo y de montano en Costa Rica. Se le encuentra

comúnmente como postes de cerca vivos y se propaga vegetativamente.

Las hojas son simples, alternas, apiñadas en los extremos de las ramas, angostamente elípticas, y blancas en la parte inferior. Las flores son hermafroditas en las umbelas axilares. Standley (1920) informa que las hojas son una base para la fabricación de perfumes.

D. winteri proporcionó la base para la cáscara de "winter" que se vende comercialmente para el tratamiento del escorbuto. La cáscara, aromática y picante, se mastica en las regiones rurales para aliviar el dolor de muela y también se usa en infusión para los males del estómago (Standley 1937).

Record, S. J., and Hess, R. W. 1943. *Timbers of the New World*. New Haven: Yale University Press (pp. 553-54).

Standley, P. C. 1920. Trees and shrubs of Mexico. *Contrib. U.S. Nat. Herb.* 23:276.

———. 1937. Flora of Costa Rica. *Fieldiana, Bot.* 18:1-1616.

***Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) (Jacinto de Agua, Choreja, Lirio de Agua, Water hyacinth)** S. C. H. Barrett

El jacinto de agua (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms es una acuática perenne que flota libremente (fig. 7.50) de la familia monocotiledónea Pontederiaceae. Durante el siglo pasado, se extendió desde su ámbito nativo en Sur América tropical para convertirse en una de las más ampliamente distribuidas y problemáticas hierbas acuáticas (Sculthorpe 1967). Recientemente se ha extendido hasta las zonas templadas cálidas tales como Australia, California, Nueva Zelandia, y Portugal. La diseminación dramática de *E. crassipes* ha sido causada mayormente por el tráfico internacional de plantas ornamentales, seguida de una propagación clonal rápida una vez que la especie se "escapó" al hábitat acuático tan propio.

Hoy *E. crassipes* está clasificada entre las plagas acuáticas más serias (Holm *et al.* 1977), y se han invertido sumas anuales considerables al tratar de erradicar de los embalses, canales y ríos, sus grandes poblaciones flotantes.

El género *Eichhornia* se originó en el Nuevo Mundo y está compuesto por siete especies acuática de agua dulce, de las cuales *E. crassipes* es la única maleza ampliamente distribuida. Hay tres especies de *Eichhornia* en Costa Rica, N. del E. se ha descrito una cuarta especie, *E. costaricana*, endémica y muy estacional, las nativas *E. azurea* (fig. 7.50b), *E. heterosperma*, y *E. crassipes*, que con toda seguridad fue introducida a Centro América (ver más adelante). Las especies nativas son raras en Costa Rica, encontrándoseles en pantanos y estanques. *E. crassipes* al



Fig. 7.50 *Eichhornia crassipes*. a) floración masiva. b) inflorescencias de 3 formas florales (de izquierda a derecha-morfos con estilo largo, mediano y corto). c) crecimiento clonal y el hábito flotante libre. d) inflorescencia de *Eichhornia azurea*, forma de estilo alargado (fotos S. C. H. Barrett).

contrario, está bien distribuida y es común en los sistemas fluviales, canales y pantanos, particularmente en las provincias de Guanacaste y Limón. Algunas de las poblaciones más impresionantes están en los pantanos asociados con el Río Tempisque y en los canales entre Limón y Tortuguero. En la vecina Nicaragua *E. crassipes* infesta la mayoría de los lagos interiores y es un problema particularmente serio en el lago de Nicaragua.

Aunque todas las treinta y cuatro especies de Pontederiaceae son acuáticas de agua dulce, únicamente *E. crassipes* es una especie flotante verdadera. Posee una forma de crecimiento en roseta con raíces plumosas largas, tallos cortos desnudos, y hojas suborbiculares a muy

elípticas. Las hojas a menudo tienen pecíolos grandes, inflados (vejigas o flotadores) debido al desarrollo de un tejido esponjoso, parenquimatoso en las bases de las hojas, que le permite a la planta asumir su hábito de libre flotación. Los factores que inhiben el engrosamiento de los pecíolos incluyen la baja intensidad lumínica, las altas temperaturas, el enraizamiento en el suelo y las concentraciones bajas de ácido giberélico (Pieterse 1978). Frecuentemente, se encuentran poblaciones terrestres de *E. crassipes* en la periferia de masas de agua, en donde las plantas enraizadas, especialmente en grandes densidades, desarrollan pecíolos altos y angostos y hojas erectas que pueden alcanzar hasta 2 m de altura contrastando con las plantas flotantes que especialmente a la orilla de las alfombras son enanas y de forma postrada, con vejigas alargadas. Hay una serie de tipos intermedios entre los diferentes hábitos de crecimiento reflejando una plasticidad fenotípica muy desarrollada en la especie.

El crecimiento clonal, en *E. crassipes*, se lleva a cabo por la formación de rosetas hijas sobre los estolones. Los estolones brotan de capullos laterales formados en las axilas de las hojas sobre el eje del tallo principal. Los estolones son quebradizos y se rompen fácilmente de modo que las plantas hijas pronto se tornan fisiológicamente independientes. Este proceso es, particularmente, prevalente en hábitats ribeños, en donde las alfombras son fragmentadas continuamente por las corrientes rápidas. En la Cuenca del Amazonas, en donde las inundaciones y la inestabilidad de los hábitats acuáticos son particularmente notorios, el mecanismo principal de dispersión es por medio de los propágulos vegetativos. Como resultado los clones de *E. crassipes* se distribuyen muy ampliamente y los genotipos individuales están expuestos a un ámbito grande de condiciones ecológicas, facilitando el establecimiento en nuevos sitios por la alta plasticidad fenotípica y por el crecimiento clonal rápido.

El lirio de agua puede proliferar en aguas de una amplia gama de valores pH, pero se ha demostrado que el crecimiento óptimo es a pH 7 (Chadwick y Obeid 1966). Bajo condiciones favorables, diez plantas pueden multiplicarse hasta cubrir un acre en 8 meses (Penfound y Earle 1948). En una hectárea, puede haber hasta dos millones de plantas de tamaño mediano con un peso húmedo total de 270 a 400 toneladas métricas. *Eichhornia crassipes* es uno de los organismos fotosintéticos más productivos y puede producir desde 7,4 a 22,0 g/m² de materia orgánica por día (Pieterse 1978). La productividad sorprendente y las tasas de crecimiento clonal son los factores responsables por el comportamiento vegetativo agresivo de la especie. Por ejemplo, en el Sudán una sección de 1000 km del Río Nilo fue infestada en solo dos años. Se ha obtenido informes similares sobre el aumento explosivo de poblaciones de *E. crassipes*, especialmente en aguas ricas en nutrimentos en el ámbito espontáneo de la especie.

Bajo condiciones favorables, la floración en *E. crassipes* se frecuenta 2 a 3 meses después de la germinación de la semilla. La inflorescencia está compuesta por dos a treinta y cinco flores con guías de néctar amarillas en los pétalos bandera. La inflorescencia tarda de uno a dos días

para completar la floración, y los clones a veces florecen sincronizadamente, produciendo un despliegue floral espectacular. Los factores responsables para el inicio de estos episodios florales son aún desconocidos pero pueden estar asociados con los cambios en el estado nutritivo de las aguas. En Costa Rica, se pueden observar las angiospermas durante todo el año. En su ámbito nativo los principales insectos que visitan las flores son abejas de lengua larga, principalmente *Ancylloscelis gigas* y Megachilidae (Barrett 1977). Sin embargo, en Costa Rica, a pesar de sus flores vistosas, las visitas a *E. crassipes* son poco frecuentes, aunque *Apis mellifera* y *Trigona* sp. visitan las flores y lleva a cabo la polinización (Barrett 1979, 1980b).

Eichhornia tristilia posee un mecanismo raro de exocruzamiento conocido como Tristilia (Barrett 1977). Las especies tristílicas se registran en solo ocho géneros de angiospermas de tres familias de plantas, Lythraceae, Oxalidaceae, y Pontederiaceae (Ganders 1979). Las poblaciones de especies tristílicas, generalmente, contienen tres morfos florales, a menudo en proporciones iguales, que difieren en el largo del estilo, en la altura de las anteras, en el tamaño del polen y en el tipo de incompatibilidad. En *E. crassipes*, que es tetraploide ($2n = 4x = 32$), este polimorfismo se controla por dos loci (S, M) con S epistático a M. En los dos loci se da una dominación corta, mediana, de secuencia larga (Barrett, inédito). El desarrollo de un crecimiento clonal vigoroso y el hábito de libre flotación en *E. crassipes* evitan el funcionamiento normal de "tristilia", ya que estos rasgos favorecen establecimiento de poblaciones en las que predomina un solo morfo (Barrett 1977). Los altos niveles de autocompatibilidad en los tres morfos florales interrumpen aún más el exocruzamiento al permitir la autopolinización (Barrett 1977, 1979).

En Costa Rica y en el resto de Centroamérica, se encuentran únicamente las formas de estilo mediano y largo (Barrett 1977), siendo más frecuentes las medianas. La ausencia de la forma corta, que está limitada a las bajuras de Sur América, así como la ausencia de polinizadores especializados de *E. crassipes* puede usarse como prueba que Centro América no es su ámbito original de distribución.

En Costa Rica se ha documentado las modificaciones evolucionarias de tristilia en poblaciones de *Eichhornia crassipes*, en el pantano de Paloverde, aparentemente, se está rompiendo la separación espacial de las anteras y estigmas en la forma mediana para producir formas autógamas semihomoestilosas. La selección por autogamia, debido al servicio ineficiente y limitado de polinización, puede ser la causa del desarrollo de formas semihomoestílicas en *E. crassipes* se doblan hacia abajo (genoflexión) y en las poblaciones flotantes, por lo general, quedan sumergidas en 24 a 48 horas. No se conoce el significado adaptativo de la curvatura hacia abajo del eje floral, que también se presenta en otros miembros de Pontederiaceae, aunque puede ser para escapar del ataque de las plagas. En la Baja Amazonia, la depredación sobre las inflorescencias aéreas de *E. crassipes* por *Cornops aquaticum* (Orthoptera) y por *Tetraonyx chrysolinus* (Coleoptera) es mucho más severa que en aquellas que

están sumergidas. Bajo condiciones controladas, la producción aérea de semillas no es significativamente diferente de aquella en la que las infrutescencias están sumergidas, lo que indica que la sumersión no es necesaria para la maduración normal de las semillas (Barrett 1980a). Las pequeñas semillas (0,5 X 1,0 mm) maduran en 18 a 25 días y generalmente se hunden en cuanto se liberan de la cápsula. No obstante, aunque haya muy pocos polinizadores en muchas poblaciones de Costa Rica, se produce cierta cantidad de semillas. En un estudio de cuatro poblaciones en Aranjuez, Arenal, Paloverde y Turrialba, la producción promedio de frutos y de semillas por fruto fue de 1,4; 62,7; 76,7; 73,4; y de 9,6; 30,8; 61,0; y 43,2, respectivamente (Barrett 1980b).

A pesar de su alto potencial reproductivo, la mayoría de las colonias de *E. crassipes* están formadas por el crecimiento clonal de propágulos vegetativos flotantes. En muchas poblaciones se anula la reproducción sexual, particularmente en el estado advenedizo, por la ausencia de condiciones ecológicas adecuadas para la germinación de las semillas y para el establecimiento de las plántulas. La mayoría de las semillas se acumulan en los desechos orgánicos de las alfombras o se hunden. Las temperaturas bajas de las aguas profundas y el exceso de sombra del follaje denso inhiben la germinación. Los requisitos para la germinación son complejos, pero en su estado natural, las semillas necesitan que la temperatura del agua sea entre 28 a 36°C y que haya mucha luz solar. La reproducción sexual no se lleva a cabo en hábitats estacionales, tales como aquellos que se encuentran en partes del pantano de Palo Verde en la Provincia de Guanacaste, en donde las fluctuaciones en el nivel del agua producen períodos en que hay aguas tibias y poco profundas. En esta clase de hábitats los clones se destruyen periódicamente por desecación, debido a los cambios en el nivel del agua, y entonces las semillas juegan un papel importante en la renovación de las poblaciones. La reproducción sexual se favorece en regiones como la Cuenca del Amazonas, el Pantanal de Brasil, y en los Llanos de Venezuela, en donde las grandes fluctuaciones en el nivel del agua son características de los hábitats acuáticos.

- Barrett, S. C. H. 1977. Tristyly in *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (water hyacinth). *Biotropica* 9:230-38.
- . 1978. Floral biology of *Eichhornia azurea* (Sw.) Knuth. (Pontederiaceae). *Aquat. Bot.* 5:217-28.
- . 1979. The evolutionary breakdown of tristily in *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (water hyacinth). *Evolution* 33:499-510.
- . 1980a. Sexual reproduction in *Eichhornia crassipes* (water hyacinth). I. Fertility of clones from diverse regions. *J. Appl. Ecol.* 17:101-12.
- . 1980b. Sexual reproduction in *Eichhornia crassipes* (water hyacinth). II. Seed production in natural populations. *J. Appl. Ecol.* 17:113-24.
- Chadwick, M. J., and Obeid, M. A. 1966. A comparative study on the growth of *Eichhornia crassipes* Solms and *Pistia stratiodes* L. in water culture. *J. Ecol.* 54:563-75.

- Holm, L. G.; Plucknett, D. L.; Pancho, J. V.; and Herberger, J. P. 1977. *The world's worst weeds: Distribution and biology*. Honolulu: University Press Hawaii.
- Ganders, F. R. 1981. The biology of heterostyly. *New Zealand J. Bot.* (In press).
- Penfound, W. T., and Earle, T. T. 1948. The biology of the water hyacinth. *Ecol. Monogr.* 18:447-72.
- Pietarse, A. H. 1978. The water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): A review. *Abstr. Trop. Agric.* (Royal Tropical Institute, Amsterdam, the Netherlands) 4:9-42.
- Sculthorpe, C. D. 1967. *The biology of aquatic vascular plants*. London: E. Arnold.

***Elaphoglossum* (Pteridophyta) (Helecho Lengua, Lengua de ciervo) Paddle Fern.**
W.H. Wagner

El helecho lengua (*fig. 7.51*) es parte de uno de los grupos de plantas epifitas más numerosas y diversificadas de la América tropical. Hay muchas especies, todas ellas variaciones del mismo estereotipo. *Elaphoglossum* es el género más grande de los helechos epifíticos de Costa Rica.

Los frondes de *Elaphoglossum* varían desde 3 cm hasta más de 50 cm de largo, con láminas de 1 a 15 cm de ancho. El tallo es generalmente compacto, con un número variable de frondes, aunque también puede tomar la forma de rizomas rastreros, en cuyo caso los frondes se separan, entre sí, a lo largo del eje. Las hojas pueden ser glabras o también pueden estar provistas de escamas más o menos complejas, ya sea en toda su superficie o a lo largo de los márgenes. Los frondes son siempre simples, sus láminas de ovales a lineales se sostienen por pecíolos largos o cortos. Las venas son casi siempre libres, sin tramas, y si están tramadas, no hay venitas incluidas en las areolas.

Las frondas son dimórficas, y las hojas estériles tienen láminas más anchas y pecíolos más cortos que las fértiles (esporofilos). Por lo general, las plantas tienen solo hojas estériles (tropofilos), pues sólo se producen hojas fértiles durante ciertos años.

La reproducción es por millones de esporas en el lado inferior de los esporofilos. Las láminas fértiles son densas, cubiertas por esporangios pardos o negros en la parte inferior, formando una capa de cerca de 0,5 mm de grueso. Cuando las esporas están en estado embrionario y formándose, la cubierta de esporangios es blancuzca o verdosa. Después que se han liberado las esporas, el color de la cubierta de esporangios cambia a pardo pálido o beige. Las esporas son bilaterales y cubiertas por una cobertura áspera que se puede ver con un microscopio completo. La germinación se lleva a cabo en las horquetas de los árboles, preferiblemente si hay musgos. Las plantas sexuales a veces se pueden distinguir al encontrar estadios muy jóvenes de helechos lengua inmaduros.

La mayoría de las especies de *Elaphoglossum* se encuentran sobre los troncos, en las ramas y en las



Fig. 7.51 *Elaphoglossum lingua*: Fronda fértil dimórfica arriba a la izquierda y frondas estériles más cortas en la base. El Empalme (Cartago hacia Cerro de La Muerte), Costa Rica (foto, W. H. Wagner).

horquetas de los árboles del bosque. A algunos se les puede encontrar en los troncos de árboles relictos en potreros de altura, en donde se ha destruido el bosque. Unas pocas especies comunes se encuentran, a menudo, en taludes empinados, en compañía de musgos, licopodios y de helechos "cuerno de venado" (*Gleichenia*).

Se han registrado entre sesenta y setenta especies en Costa Rica.* El género es interesante debido a su uniformidad básica y a su estructura estereotípica; se le puede reconocer instantáneamente por los dos tipos de combinación de sus hojas en forma de paletas tropofilos y esporofilos y por las venas libres (que se pueden ver sosteniendo las frondas a la luz). Se debe advertir a los ecólogos de campo que algunos helechos polipodioides son parecidos a *Elaphoglossum*. Los helechos polipodioides, sin embargo, tienen venas finamente reticuladas y la trama del sistema tienen incluidas venitas conectadas solo por un extremo. Con pocas excepciones, tienen soros redondos u ovalados separados, y la tendencia de poseer frondas sueltas y no hacinadas, aunque puede haber algunas excepciones.

* N. del E. En Centroamérica deben existir unas doscientas especies y de ellas más del 50% están en Costa Rica.

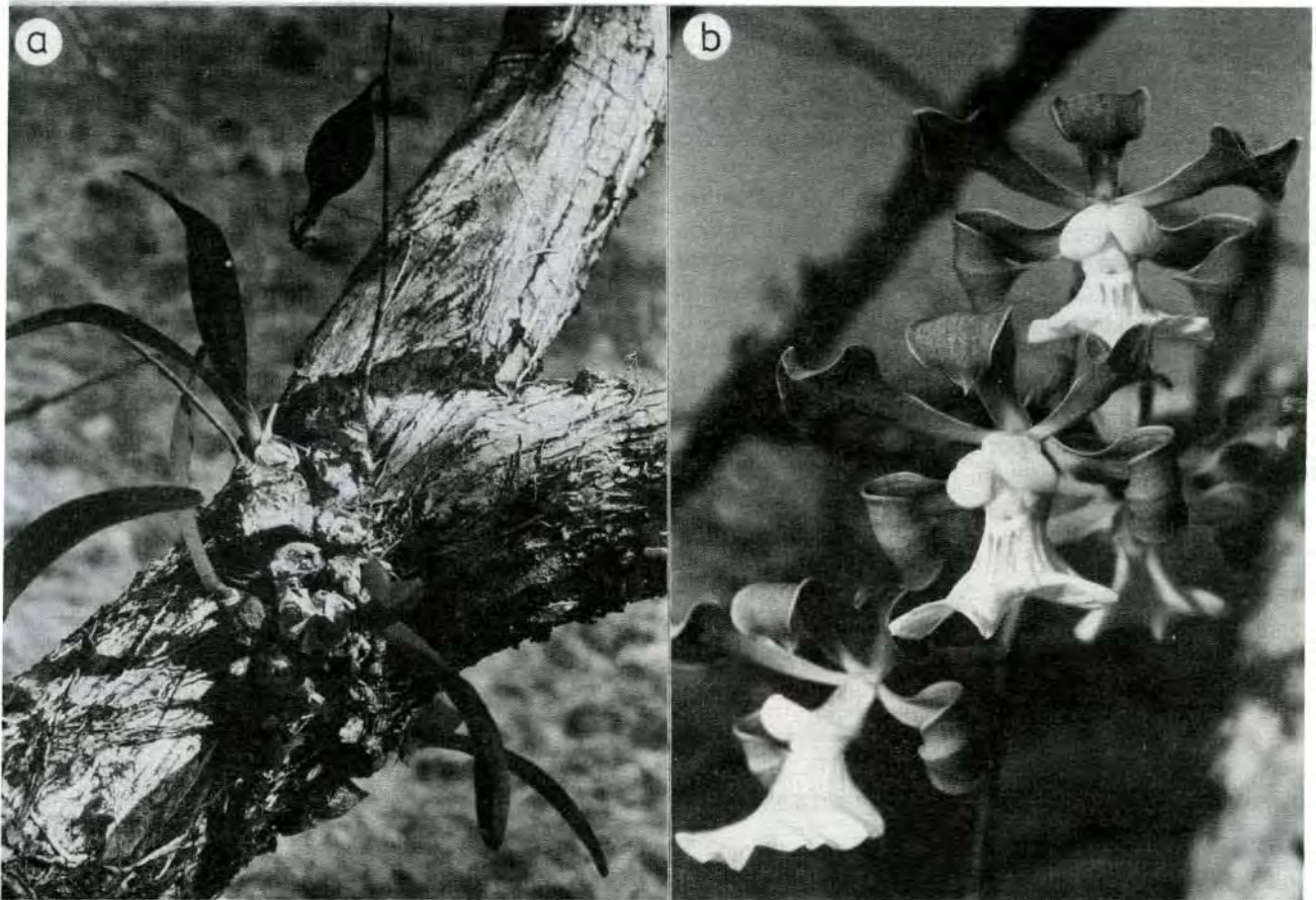


Fig. 7.52 *Encyclia cordigera*: a) Planta adulta (epífita) con tallo floral viejo portando un único fruto. b) Flores sin polinizar. Mes de marzo, Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos de D. H. Janzen).

***Encyclia cordigera* (Orchidaceae)**
(Semana Santa, Easter Orchid)
 D. H. Janzen

Esta orquídea epifítica de tamaño mediano (fig. 7.52a) es una de las cuatro orquídeas que se encuentran comúnmente en los árboles del bosque caducifolio de la provincia de Guanacaste (otras son *Brassavola nodosa*, *Laelia rubescens*, *Oncidium cebolleta*). Se le encuentra desde el sur de México hasta Venezuela, y en todo este ámbito, en el mismo hábitat caducifolio. Los pseudobulbos esferoidales están fuertemente adpresos al substrato y cada uno tiene dos hojas. Conforme crece un extremo de la planta, el otro se seca y se cae. Aun en las plantas más grandes, los tejidos mayores tienen únicamente cerca de cuatro años. Se puede encontrar *Encyclia cordigera* sobre muchas especies de árboles, pero parece que adquiere su mayor densidad en *Crescentia alata* y *Guazuma ulmifolia* (especialmente en el Parque Nacional Santa Rosa).

Las flores (fig. 7.52b) tienen tres sépalos y dos pétalos de color pardo oliváceo; el labelo trilobado es blanco y lila cuya forma y manchas le permiten parecerse mucho a la flor de *Gliricidia sepium* (Leguminosae), un árbol común del mismo hábitat y que florece al mismo

tiempo. Las flores de *E. cordigera* son visitadas por las hembras de la abeja *Xylocopa*, de tamaño mediano, y las caudículas de los polinios quedan pegados en la parte superior de la cabeza de la abeja (frons) o en la porción anterior del protórax, por el material pegajoso del roseto. Todas las visitas registradas hasta el presente han sido ya entrada la tarde; estas abejas visitan *G. sepium* asiduamente durante las primeras horas de la mañana.

La abeja, generalmente, visita una flor de la orquídea por inflorescencia y luego pasa a otra orquídea en otro árbol. Se desconoce la recompensa, pero se cree que es néctar. Si se quita el polinario, la flor conserva su color, pero se torna amarilla a las 24 horas, una vez que se haya colocado el saco de polen (polinio) en el estigma. Las flores sin polinizar permanecen receptivas por lo menos durante una semana. Las flores son hermafroditas (perfectas), hay de dos a ocho por inflorescencia, aunque yo he visto hasta dieciséis en una sola inflorescencia.

Si las flores son polinizadas artificialmente, producen hasta 85% de frutos; si son exocruzadas a mano, la producción de frutos será de 92 a 97%, según el número de progenitores (Janzen *et al.* 1980). Los frutos requieren de 12 a 13 meses para madurar, y se secan para abrirse y dispersar las semillas en el mes siguiente a la floración (el

último mes de la estación seca). La floración es en marzo, después que florece *Laelia rubescens*, con flores de color lavanda o blancas, en el mismo hábitat. Es muy raro encontrar en su estado natural más de tres frutos por inflorescencia y hay cerca de 500.000 semillas por fruto (D. Gladstone, com. pers.).

En el Parque Nacional Santa Rosa, un roedor no identificado se alimenta ávidamente de los pseudobulbos que han producido hojas el año anterior. Este daño se nota hacia el final de la época de lluvias (diciembre a febrero). No se ha registrado herbivoría sobre las hojas, flores o frutos, excepto por el mordisqueo ocasional de algún insecto mandibulado.

Las flores tienen nectarios bien desarrollados en sus bases, que son cuidados por hormigas (*Crematogaster*, *Pseudomyrmex*, *Camponotus*).

Janzen, D. H.; DeVries, P.; Gladstone, D. E.; Higgins M. L.; and Lewinsohn, T. M. 1980. Self- and cross-pollination of *Encyclia cordigera* (Orchidaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Biotropica* 12:72-74.

Enterolobium cyclocarpum (Leguminosae) (Guanacaste, Ear Fruit)

D. H. Janzen

Este enorme miembro del dosel, un árbol indígena, mimosaceo leguminoso (fig. 7.53a) es raro, pero muy conspicuo en los bosques caducifolios y semicaducifolios de las tierras bajas del Pacífico de Costa Rica. Las inflorescencias redondas, blancas, inconspicuas (fig. 53b) se producen en marzo y abril, al mismo tiempo que aparecen las hojas nuevas en las ramas que han estado peladas durante 1 a 3 meses de la estación seca; de modo que la producción de hojas nuevas comienza 4 a 8 semanas antes del comienzo de la estación lluviosa. En el mismo tiempo de producción de hojas nuevas, los frutos totalmente desarrollados (fig. 7.53c) de la floración del año anterior comienzan a madurar y tornarse pardos. Después de la producción de flores, los diminutos frutos verdes no pasan de 2 cm de largo hasta enero, luego aumentan en forma rápida, de tamaño hasta convertirse en frutos verdes de 10 a 14 cm de diámetro, que contienen hasta veintidós semillas (una fruta sin dañar generalmente tiene de diez hasta dieciséis semillas). Estas frutas verdes son ricas en saponinas (¿protectoras?), pero las semillas verdes de tamaño máximo son muy depredadas por loras *Amazona* en el bosque intacto (v.g., las bajuras del Parque Nacional Santa Rosa), quienes sacan las semillas verdes, dejando abandonados los frutos y la cubierta de las semillas. Los frutos maduros, secos, pardo oscuros, glabros, sin abrirse, caen de marzo a abril y en los potreros (v.g., Guanacaste) son ávidamente consumidos por el ganado y los caballos (Janzen 1981a,b, 1982c). En hábitats coetáneos, que carecen de estos animales domésticos, los frutos maduros

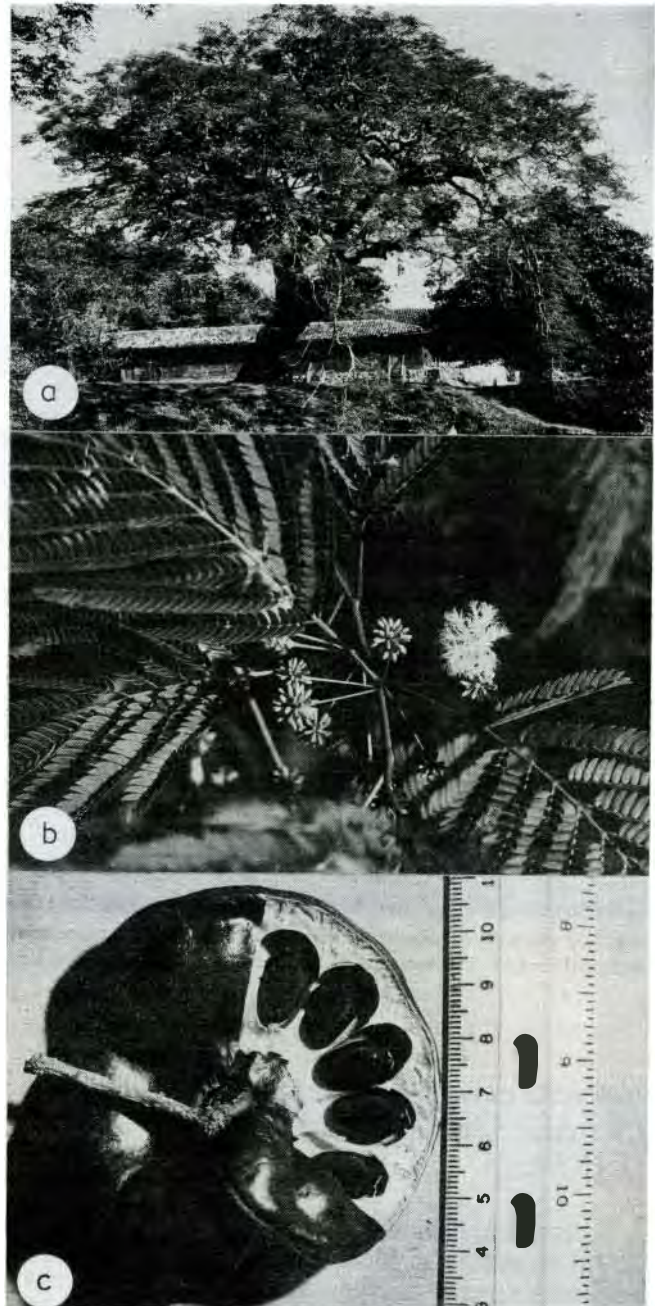


Fig. 7.53 *Enterolobium cyclocarpum*: a) Árbol adulto grande con follaje completo. b) Inflorescencia abierta y botones florales (mayo de 1980). c) Corte longitudinal de un fruto maduro mostrando las semillas en sus cavidades (mes de marzo de 1980). Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

caídos permanecen sin cosechar; supuestamente han sido cosechados por la extensa fauna de mamíferos grandes neotropicales que ocupó los bosques de Centro América hace más de diez mil años (Janzen y Martin 1982). Los pecaríes son depredadores de las semillas de *E. cyclocarpum* al quebrarlas con sus molares (Janzen y Higgins 1979). Un porcentaje desconocido de semillas duras puede sobrevivir el paso por el tracto digestivo de mamíferos grandes. Las dantas a veces comen los frutos, pero digieren la mayoría de las semillas de *E. cyclocarpum*

que se tragan (Janzen 1981c). Los caballos pasan muchas semillas intactas y sin germinar (Janzen 1981b), pero aquellas que comienzan a germinar dentro del caballo mueren por efecto del proceso digestivo.

Las semillas maduras, ovoides, pardas, pesan de 300 a 1.100 mg (gravedad específica cerca de 1,3); 63% de su peso seco es la cubierta de la semilla. Cerca del 2% del peso seco de las semillas de *E. cyclocarpum* es albizina (Rehr *et al.* 1973) y 1% de ácido piperico, un aminoácido poco común (E. A. Bell, com. pers.). En Costa Rica no son atacadas por brúquidos u otros insectos (excepto, rara vez, por la larva de una polilla ficitina, pirálida, que se come el fruto maduro; ver Janzen 1979; Hatheway y Baker 1970). Sin embargo, las semillas más pequeñas de la especie del bosque pluvial *Enterolobium schomburgkii* Benth. son atacadas en Panamá, dentro del fruto, por un brúquido (*Mimosestes* sp.). Las semillas de *E. cyclocarpum* son atacadas, en el suelo, por el brúquido *Stator generalis*, en Panamá (C. D. Johnson com. pers.). Un gran número de flores son destruidas por la mosca cecidómiida, productora de agallas, *Asphondylia enterolobii* (Gagne 1978); las agallas son de 12 a 18 mm de diámetro y muestran el mismo desarrollo retardado de los frutos en desarrollo.

Las semillas latentes, duras, no germinan a menos que se hayan escarificado por el uso, el pasaje por el tracto digestivo o por métodos mecánicos. Sin embargo, si la cubierta de la semilla ha sido penetrada, hay una germinación de 100% en un hábitat húmedo. Algunas semillas germinan inmediatamente después del inicio de las lluvias; estas semillas tienen la cubierta rota por abrasión en el suelo, por actividad de microorganismos o por pasaje dentro de algún animal.

En el Parque Nacional Santa Rosa, las semillas son fuertemente depredadas por un pequeño roedor terrestre *Liomys salvini* (Heteromyidae). Estos animales cosechan las semillas de las vainas recién caídas, de las vainas podridas, de la boñiga de los caballos, y de los depósitos de basura. Ellos se las pueden comer duras en el mismo lugar, o las pueden almacenar en una cueva para comérselas más tarde. Luego escarifican las semillas abandonadas para comérselas después que se hayan suavizado durante las primeras etapas de germinación (Hallwachs y Janzen 1963). La depredación de semillas por *L. salvini* es lo suficientemente intensa (Janzen 1982a,b), para que resulte muy poco probable que la plánta pueda reproducirse en los hábitats del bosque ocupados por este roedor. Sin embargo, en los potreros abiertos quedan semillas olvidadas debido a que la densidad de *L. salvini* es ahí más baja; aunque este hecho no asegura un reclutamiento de población, ya que las semillas en los potreros abiertos están muy expuestas al fuego y a la desecación.

Enterolobium cyclocarpum es de crecimiento rápido. Un árbol de 1 m DAP en un potrero en el Parque Nacional Santa Rosa puede tener tan solo 60 años de edad. En el bosque intacto, tienden a ser más abundantes en áreas locales perturbadas con frecuencia (tales como las orillas de los pantanos, ríos, y quebradas) pero se les encuentra, ocasionalmente, en casi todos los tipos de hábitats. Al progresar desde los bosques caducifolios de Guanacaste

hasta los bosques perennifolios como los de la Península de Osa, los Guanacastes se hacen progresivamente más raros y más limitados a los sitios perturbados. Por ejemplo, los únicos árboles adultos y grandes de *E. cyclocarpum* en el Parque Nacional Corcovado son cuatro troncos (en un solo sistema radical) en la orilla del estuario en el extremo inferior del Río Sirena; pueden haberse desarrollado por semillas introducidas por colonos. Se pueden encontrar árboles adultos grandes hasta cerca de 700 a 1.100 m de altura, si el clima es seco (v.g., en la Meseta Central). Se les ha sembrado muy ampliamente en Costa Rica y el resto del mundo. Sin embargo, el árbol, según observaciones, es nativo desde México hasta Brasil.

La madera del corazón, de color pardo rojizo oscuro, es muy resistente a los hongos, pero cuando se deja la troza en el suelo, los hongos y los insectos rápidamente destruyen las capas exteriores. Una goma soluble en agua, sella las heridas en el tronco vivo. Las larvas de una especie de polilla (*Coenipita bibiyrix*, Noctuidae) generalmente se comen la cosecha entera de hojas en el mes de julio, en Guanacaste.

Aún quedan muchos adultos grandes en los potreros en Guanacaste. Sin embargo, casi no hay reproducción de estos árboles por semilla. Aparentemente, las plántulas se mueren por el pisoteo, el fuego, la desecación (no hay sombra que las proteja en la estación seca), la competencia con las gramíneas y quizá, también por el pastoreo. Excepto en parques y jardines, este árbol probablemente estará naturalmente extinto dentro de 100 años en Costa Rica, ya que los adultos grandes envejecen y mueren o son cortados para postes de cerca, leña, o madera.

- Gagne, R. J. 1978. A new species of *Asphondylia* (Diptera: Cecidomyiidae) from Costa Rica with taxonomic notes on related species. *Proc. Entomol. Soc. Washington* 80:514-16.
- Hallwachs, W., and Janzen, D. H. 1983. Adequacy of *Enterolobium cyclocarpum* seeds as diet for *Liomys salvini*. *Brenesia*, in press.
- Hatheway, W. H., and Baker, H. G. 1970. Reproductive strategies in *Pithecollobium* and *Enterolobium*: Further information. *Evolution* 24:253-54.
- Janzen, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23:1-27.
- . 1981a. Seed swallowing by Costa Rican range horses. *Ecology* 62:587-92.
- . 1981b. *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican Pleistocene seed dispersal agents. *Ecology* 62: 593-601.
- . 1981c. Digestive seed predation by a Costa Rican Biard's tapir. *Biotropica* 13 (suppl.):59-63.
- . 1982a. Attraction of *Liomys* mice to horse dung and the extinction of this response. *Anim. Behav.* 30: 483-89.
- . 1982b. Removal of seeds by tropical rodents from horse dung in different amounts and habitats. *Ecology*, in press.

- . 1982c. Differential seed survival and passage rates in cows and horses, surrogate Pleistocene dispersal agents. *Oikos* 38:150–56.
- Janzen, D. H., and Higgins, M. L. 1979. How hard are *Enterolobium cyclocarpum* seeds? *Brenesia* 16:61–67.
- Janzen, D. H., and Martin, P. S. 1982. Neotropical anachronisms: The fruits the gomphotheres ate. *Science* 215:19–27.
- Rehr, S. S.; Bell, E. A.; Janzen, D. H.; and Feeny, P. P. 1973. Insecticidal amino acids in legume seeds. *Biochem. Syst.* 1:63–67.

***Epidendrum radicans* (Orchidaceae)**
(Bandera Española, Gallito)

C. A. Todzia

Epidendrum radicans Pavon ex Lindl., es una de las orquídeas más comunes y sobresalientes de Costa Rica (fig. 7.54). Su crecimiento amplio y tupido se ve en áreas perturbadas y es especialmente abundante en las orillas de los caminos desde San Pedro hasta Cartago y en la Carretera Interamericana desde el Tejar hasta el Cerro de La Muerte. En Costa Rica, la especie se encuentra muy distribuida, tanto en el lado del Atlántico como en el del Pacífico, desde 3.000 m en la Cordillera de Talamanca hasta 300 m en las regiones muy húmedas de la bajura, más comúnmente entre 1000 y 2000 m. Su ámbito de distribución es desde México a través de Centro América hasta Panamá y florece durante todo el año con picos en enero o febrero y agosto o setiembre.

La planta es terrestre y crece en masas densas, en suelos abiertos, rocas, o taludes cubiertos de malezas. Aunque rara vez es epifítica, a veces se le ve en los claros de luz en los bosques de montano. Los tallos son subscandentes, prostrados o trepadores, enredándose en masas, desde cerca de 1 dm a 1 m de largo, simples o ramificados, por lo común delgados y con hojas en las partes nuevas, provistas de raíces blancas largas que se originan en lados opuestos de las bases de algunas de las hojas. Estas raíces pueden funcionar tanto para almacenar agua y alimentos como de sostén (Withner 1974).

La inflorescencia consta de un racimo simple, densamente floreado, sostenido por un pedúnculo largo (Ames y Correll 1952). El color de las flores varía desde amarillo a rojo, mayormente en el extremo anaranjado rojo del espectro.

El labelo es trilobulado (el lóbulo terminal es bilobulado) y parreado, el disco está provisto de dos callos cortos, en forma de lengüeta, redondeados en su base, y con una quilla erecta delgada o gruesa que se extiende a lo largo del centro hasta cerca del centro del lóbulo central. Hay manchas rojas en el centro de este labelo anaranjado. La cápsula es oblicuamente elipsoide, de 2,5 a 4 cm de largo, y contiene más de 10.000 semillas, diminutas, que son dispersadas por el viento. La cápsula seca se abre a lo largo de suturas longitudinales, quedando unidas las valvas por arriba y por debajo.



Fig. 7.54 *Epidendrum radicans*: Inflorescencia con cuatro flores. San Vito de Java, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

Fácilmente se confunde *Epidendrum radicans* con *E. ibaguense* HBK; las dos se diferencian entre sí porque *E. ibaguense* tiene un hábito erecto, sin raíces laterales, y columna recta. También, la distribución de *E. ibaguense* es más sureña, desde Colombia hasta Brasil (R. L. Dressler com. pers.).

Se cree que este *Epidendrum* es polinizado por mariposas y en Costa Rica, frecuentemente se encuentran los polinios en las proboscis de mariposas de orillas de los caminos (P. J. DeVries, com. pers.). Esta orquídea exhibe un síndrome clásico psicófilo, que incluye la antesis diurna, un lugar de aterrizaje horizontal, colores vivos, presencia de néctar, aunque menos que en las flores visitadas por esfíngidos, un tubo de néctar largo y delgado, guías de néctar simples, órganos sexuales bien cubiertos que no sobresalen y una flor erecta (van der Pijl y Dodson 1966). Los cuatro polinios se adhieren a la proboscis del polinizador por medio de un disco viscoso. La figura 59 en el trabajo de van der Pijl y Dodson (1966) muestra a un colibrí visitando a *E. radicans*, en busca de néctar; pero es

altamente improbable la polinización por lo estrecho de la abertura del nectario (G. Stiles, com. pers.).

Después que una flor ha sido polinizada, el labelo, normalmente de un color anaranjado más claro que los sépalos y los pétalos, se torna más oscuro semeando así las otras partes restantes del perianto y tornándose menos atractivo a los polinizadores. De particular interés es el proceso de la inflorescencia como una unidad. Las flores inferiores de un compacto racimo, se abren antes, de manera que son visitadas de primero. Después de polinizadas, se tornan de un color uniforme, formando un anillo exterior más oscuro alrededor de las flores centrales recientemente abiertas con sus labelos anaranjado brillante. La inflorescencia así se convierte en un blanco para abejas (R. L. Rodríguez com. pers.). Este fenómeno es similar a aquel que muestra *Lantana camara*, de la que Barrows (1976) dice: "el cambio de color puede indicar a los polinizadores que las flores anaranjadas o anaranjado rojizas no contienen néctar, lo que causaría que los polinizadores concentraran sus actividades en las flores amarillas que están listas para la polinización".

La variación en el color de las flores existe entre plantas que crecen en elevaciones altas y bajas. Los componentes de color anaranjado y rojo son definitivamente más marcados en las alturas. En elevaciones inferiores la flor entera es más anaranjada. También hay algunos grupos genéticos que son rojo mate (R. L. Rodríguez com. pers.). Una posible explicación de esto podría ser que la diferencia en el color de la flor ayuda a atraer a polinizadores alternos.

Con frecuencia, en ciertas localidades, *Epidendrum radicans* crece junto a *Lantana camara* L., *Asclepias curassavica* L., o con ambas, y también, aunque no tan comúnmente, con *Senecio hoffmanii* Klatt. e *Hidalgoa ternata* Llave y Lex. Todas estas especies usan la misma combinación de anaranjado y rojo como atractivos para atraer a los polinizadores. Algunas de las mariposas visitan estas especies indiscriminadamente, cuando se encuentran juntas son *Anartia fatima*, *Danaus* spp., y *Papilio polyxenes*. *Epidendrum radicans* es, suponemos, un mimico batesiano ya que aparentemente contiene la menor cantidad de néctar (P. Bierzychudek, com. pers.).

En un estudio reciente de *E. ibaguense*, en Panamá, especie muy similar, Boyden (1980) concluyó que "estas observaciones, aunque limitadas, sugieren que *E. ibaguense* puede ser una mimica legítima de *L. camara* y de *A. curassavica* y que las mariposas monarca son engañadas por la mimica." Por otro lado, Bierzychudek (1981) llegó a una conclusión contraria después de encontrar que las flores de *E. radicans* no eran tan visitadas cuando se encontraban en presencia de *L. camara* y *A. curassavica* que cuando estaban solas. Sin embargo, cabe agregar que ya que *E. radicans* no produce néctar, cualquier visita es un ejemplo de mimetismo.

En abril, los parásitos himenópteros (*Eurytoma*) han sido colectados en las cápsulas de semillas, en algunas poblaciones en todo el país. Estas avispa, cerca de 20 en cada cápsula infestada, generalmente ya se habían comido el contenido total de la cápsula al llegar a la edad de

adultos. Estos se dispersan al madurar, abriendo las cápsulas (P. Bierzychudek, com. pers.).

Hawkes (1952) dice que el endocruzamiento de *E. radicans* producen miles de semillas viables. La progenie de una cápsula exhibe un amplio espectro de tonos y colores nuevos. Esto trae a colación la pregunta, aún sin respuesta, sobre la importancia relativa del control genético del color de la flor en contraste con el control ambiental.

- Ames, O., and Correll, D. C. 1952. Orchids of Guatemala. *Fieldiana, Bot.* 26:333-35.
- Barrows, E. M. 1976. Nectar robbing and pollination of *Lantana camara* (Verbanaceae). *Biotropica* 8:132-34.
- Bierzychudek, P. 1981. *Asclepias, Lantana* and *Epidendrum*: A floral mimicry complex? *Biotropica* 13 (suppl.):54-58.
- Boyden, T. C. 1980. Floral mimicry by *Epidendrum ibaguense* (Orchidaceae) in Panama. *Evolution* 34: 135-36.
- Hawkes, A. D. 1952. An orchid new to Panama. *Orchid J.* 1:149-50.
- Van der Pijl. L., and Dodson, C. H. 1966. *Orchid flowers: Their pollination and evolution*. Coral Gables: University of Miami Press (pp. 87-90).
- Withner, C. L., ed. 1974. *The orchids: Scientific studies*. New York: John Wiley (pp. 334-35).

***Gliricidia sepium* (Leguminosae)**
(Mata Ratón, Madero Negro, Gallinitas)
 D. H. Janzen

Este árbol pequeño del bosque caducifolio es quizá uno de los más enigmáticos de Costa Rica. Como árbol silvestre se le encuentra en sucesiones medias a tardías de bosques caducifolios muy secos, en las colinas secas de las bajuras de Guanacaste. Como árbol domesticado, se le encuentra en todo el trópico. En Costa Rica está ampliamente distribuido como postes vivos de cerca en elevaciones inferiores a 1.800 m. Una rama cortada del tronco se siembra, crece, florece y fructifica. Sin embargo, estas plantas nunca producen una población silvestre o natural. Aparentemente esta especie ha sido trasladada a todos los rincones del mundo por este medio de propagación. La he visto como cerca viva en Nigeria, Uganda, India y en la Península de Malasia. No sé, sin embargo, si produce semillas viables fuera de Costa Rica.

El árbol no tiene hojas (fig. 7.55a) desde el principio de enero hasta mayo, (o cuando llegan las primeras lluvias) en la Provincia de Guanacaste. Las primeras flores (fig. 7.55b) aparecen a principios de enero y ya al final de febrero el árbol está en plena floración. Los frutos (fig. 7.55a) maduran seguidamente, torciéndose para abrirse mucho antes del final de la estación seca. Las flores, de veinte a cuarenta, son blancas, amarillas o lilas, en inflorescencias de 10 a 20 cm de largo. Una sola rama puede tener



Fig. 7.55 *Gliciridia sepium*: a) Frutos verdes casi de tamaño máximo (10 cm) e inflorescencias, en una rama sin hojas en la época seca (mes de marzo). b) mariposa hespérida que visita las flores. c) Rama nueva que sale de una rama adulta. Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

hasta cuarenta inflorescencias (generalmente veinte) que maduran, en forma progresiva, desde la base hasta las más distales. Las espiguillas florales son proximales (basales) hasta donde hubo un grupo de hojas en la estación lluviosa anterior. Las flores son visitadas asiduamente por abejas *Xylocopa* (temprano en la mañana), avispas, abejas pequeñas y varios otros insectos en busca de néctar durante el día. Sospecho que los verdaderos polinizadores son las grandes abejas *Xylocopa*. Las loras *Aratinga canicularia* se comen de (10 a 20 cm de largo, por 1 a 2 cm de ancho), los ovarios de las flores. Los frutos maduros, son similares a frijoles. Las semillas verdes grandes (Janzen 1982), a menudo, son depredadas por las larvas de una palomilla piralide no identificada.

Ciertos años, las hojas nuevas de *G. sepium* son comidas ávidamente por una especie de escarabajo crisomelido no identificada, justo al mes de brotar éstas. (fig. 7.55c)

Si se elimina toda la cosecha de hojas de un árbol, en forma manual, a principio de la estación, se reponen en 2

ó 3 semanas. Si se elimina la cosecha dos veces en una estación, se produce una reducción severa en el tamaño de los frutos en la estación siguiente (Rockwood 1973). El ganado no come las hojas de *G. sepium*. Glander (1977) descubrió que en el ámbito de forrajeo de una colonia de monos aulladores (congos) en finca La Pacífica había muchos árboles de *G. sepium* aunque los monos comían las hojas de únicamente cuatro de ellos. En el Parque Nacional Santa Rosa, las hembras de *Hylesia lineata* (Saturnidae), durante una explosión de población, ovipositaron más de diecisiete masas de huevos (de cien a cuatrocientos huevos en cada una) en solamente uno de los veinticuatro árboles de *G. sepium* en una cerca. El árbol escogido fue bastante defoliado.

Hay larvas de Hesperiiidae y de una polilla (Arctiidae) que se alimentan, en forma regular, de *G. sepium*. También, en el follaje, hay un componente, sin identificar, que se dice es ser buen rodenticida (se secan las hojas, se muelen y se agregan a un cebo) sin ser tóxico para otros animales, aún si lo comen.

La madera es muy dura y resistente al ataque por hongos y por termitas. Es de gran valor para postes cortos de teléfono, para postes esquineros de cercas y en la construcción de viviendas.

Glander, K. E. 1977. Poison in a monkey's Garden of Eden. *Nat. Hist. N.Y.* 86:34-41.

Janzen, D. H. 1982. Ecological distribution of chlorophyllous developing embryos among perennial plants in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 14:232-36.

Rockwood, L. L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. *Ecology* 54:1363-69.

Guarea rhopalocarpa (Meliaceae) (Caoba, Caobilla, Cóbano)

K. S. Bawa y S. H. Bullock

Este es un árbol del sotobosque, hasta de 20 m de alto y 25 cm DAP, de los bosques perennifolios de bajura muy húmedos y muy húmedos de premontano de Costa Rica y de Panamá Occidental. Se estima que en La Selva la densidad es de 7,5 árboles reproductivos por hectárea en áreas planas de suelo aluvional viejo, y de 3.5/ha en suelos residuales con gran declive. Ahí no hay árboles en los pantanos. La especie es caducifolia.

Un aspecto poco común de la especie es que tiene varios períodos de floración y de fructificación durante cada año. Puede producir flores en enero, marzo, mayo, agosto, setiembre, y octubre, aunque estos episodios de floración no guardan ninguna periodicidad de un año a otro. La floración en una población dentro de un mismo ciclo puede ser asincrónica, aunque probablemente los

episodios típicos duran menos de cuatro semanas en una población dada. También durante períodos de floración, es posible que algunas plantas maduras no florezcan. La floración más intensa, tanto en el número de flores por árbol, como en el número de árboles en flor se da en setiembre u octubre.

Las inflorescencias se producen sobre el tronco y las ramas mayores. El tamaño promedio de los racimos es el doble en los árboles masculinos (16 cm) que en los femeninos (8 cm), pero las flores son más ralas en los masculinos, de modo que en estos hay menos de dos veces, las flores por racimo que en las femeninas (70 vs 56, respectivamente). Las flores masculinas y femeninas son muy similares; ambas tienen un cáliz pequeño tetralobulado, de cuatro a seis pétalos libres, un tubo estaminado, y un pistilo. Los pétalos son rosados y el tubo estaminado es blanco.

El tubo estaminado tiene de ocho a diez anteras en la parte interior. El pistilo tiene un estigma en forma de disco y un estilo corto que sostiene el estigma en el extremo del tubo estaminal; el ovario tiene de cuatro a cinco lóbulos, con dos óvulos en cada uno de ellos. El tubo estaminal en las flores femeninas es generalmente más corto que en las masculinas. Las anteras en el tubo estaminal en las flores femeninas no tienen polen y no se dehisan. El estigma es pegajoso en las flores femeninas pero seco en las masculinas. El ovario, en las flores funcionales masculinas, contiene óvulos que se tornan negros cuando son expuestos al aire en secciones recién cortadas; este cambio de color no ocurre en los óvulos de las flores femeninas.

¿Por qué las flores femeninas tienen un tubo estaminal y las masculinas un pistilo bien desarrollado? En Meliaceae los pétalos son libres y, aparentemente, las funciones de una corola tubular, por ejemplo, las de almacenar el néctar, las asume el tubo estaminal. Hay dos posibles razones por las que en las flores masculinas se retiene el pistilo. Primeramente, el ovario está cubierto por pelos glandulares que es probable segreguen néctar. Y en segundo lugar, el estigma (y el estilo) pueden ayudar en la polinización, ya sea facilitando un sitio de aterrizaje para los polinizadores o limitando el acceso al néctar a los polinizadores legítimos.

Las flores se abren de noche (1800-1900 h), siendo las polillas los principales polinizadores. Los colibríes también visitan las flores en la mañana. Las flores duran típicamente dos noches. Las flores, tanto masculinas como las femeninas, producen néctar de la misma calidad y en la misma cantidad.

Los frutos alcanzan su pleno desarrollo en 6 ó 8 semanas, y permanecen en el árbol durante otras 4 semanas antes de abrirse y dispersar las semillas. El fruto tiene de seis a ocho valvas, una cápsula de paredes gruesas con una a dos semillas en cada lóbulo; se abre en el árbol, dejando visible las semillas, que son dispersadas por aves, de aríloides pequeños.

Los depredadores principales de las semillas son las larvas de gorgojos que la infestan masivamente en su estado de desarrollo. Una sola larva puede comer varias semillas, y puede haber varias larvas en cada fruto; pupan en el suelo.

Las hojas alternas, bipinnadas, del género *Guarea* tienen una propiedad muy poco común de crecimiento intermitente desde el extremo del raquis. Las hojas de *Guarea* se alargan desde el extremo del raquis en cada nuevo brote de foliolos y la hoja puede persistir hasta cinco años; sin embargo, la vida normal de los foliolos es menos de un año. Las hojas compuestas de varios tamaños constituyen un buen carácter diagnóstico del género.

La descripción de la especie se basa en observaciones de 119 árboles marcados en la estación experimental de la OET en la Selva, en donde existen por lo menos otras seis especies de *Guarea*.

Guazuma ulmifolia (Sterculiaceae)
(Guácimo, Guácima, Caulote, Tapaculo)
D. H. Janzen

Este árbol caducifolio, esterculiáceo, común del bosque (fig. 7.56) ocupa tierras de bajura secas desde el centro de México hasta Panamá. En Costa Rica se le encuentra desde el centro de la Provincia de Puntarenas, hasta la frontera con Nicaragua, en todos los bosques caducifolios con elevaciones inferiores a 1.000 m. Es muy común en potreros y en cercas vivas, ya que el tronco retoña fácilmente, y no necesita la sombra del bosque para el establecimiento de las plántulas, y porque sus hojas y sus frutos constituyen un valioso alimento para el ganado y los caballos, no se le erradica de los potreros. Cuando se encuentra a pleno sol, tiene un hábito de crecimiento muy ancho y rara vez sobrepasa una altura de 8 m. En el bosque puede alcanzar una altura de 15 m, pero el tronco siempre se mantiene retorcido, hondamente rugoso.

En Guanacaste, la caída de las hojas de guácimo es generalmente durante el mes de enero, pero si el árbol se encuentra en un sitio con buena irrigación, puede retener las hojas hasta que se produzcan las nuevas en mayo. En lugares secos un brote de hojas nuevas de color verde brillante (alternas, de bases desiguales, ovaladas, punteadas, dentadas de 10 a 20 cm de largo) generalmente aparecen a finales de abril o a principios de mayo, con algunos pocos individuos, produciendo hojas nuevas hasta mediados de junio y aún julio, pero en el bosque de dosel cerrado casi toda la producción de hojas y la elongación de las ramas cesa alrededor de tres semanas después del comienzo de las lluvias. Las hojas de los mamones y de los árboles jóvenes no caen todas en forma completa, durante la estación seca, aún en los lugares más secos.

La floración más grande se da cuando el árbol está casi sin hojas durante marzo ó abril, aunque hay algunas flores e individuos en floración hasta bien entrado junio y tan temprano como enero. Un solo árbol puede producir cientos de miles de flores pequeñas de color crema o amarillo, que pueden ser polinizadas por el viento, ya que hay pocas señas de actividad de insectos a pesar de su gran número. Los frutos pequeños, verdes y esféricos, aparecen inmediatamente después de la floración pero su diámetro

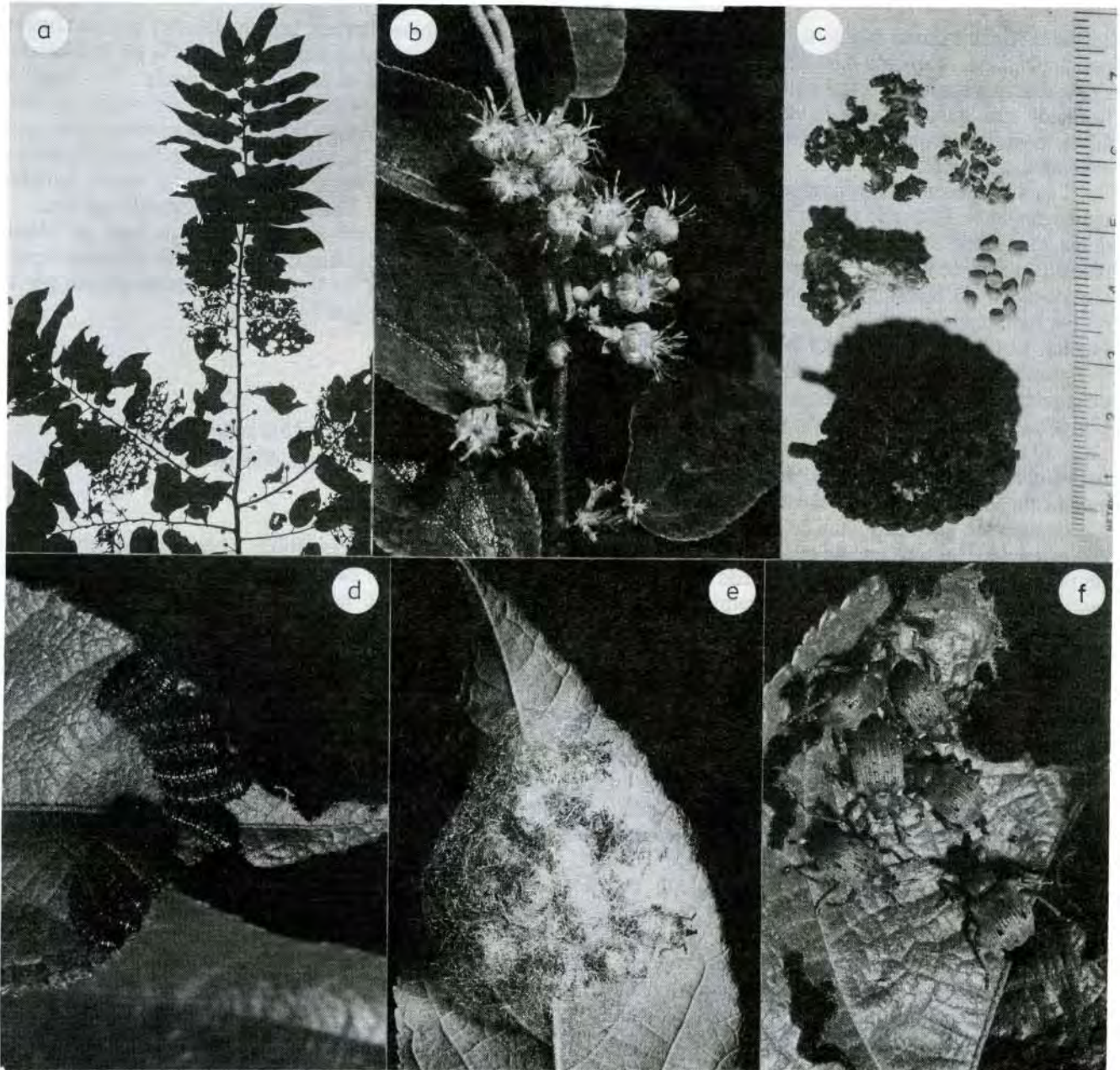


Fig. 7.56 *Guazuma ulmifolia*: a) Rama nueva casi horizontal en la copa de un árbol; frutos inmaduros en pedicelos en la base de la rama; herbivoría por larvas del gorgojo *Phelypera distigma* cuando la rama era muy joven (foto tomada en el mes de diciembre). b) Flores, uno o dos de las cuales pueden convertirse en frutos (foto tomada en mayo); c) Fruto maduro con perforación de salida del brúquido *Amblycerus* (abajo), centro de la fruta y semillas intactas (centro), y fragmentos duros de la testa y partes de semillas dejadas por larvas de *Amblycerus* (parte superior). d) Larvas del gorgojo *Phelypera distigma* de la misma cohorte consumiendo el borde de la hoja. e) Capullos de larvas de *Phelypera* de una misma cohorte; y adultos emergentes. Adultos de una misma cohorte alimentándose en una hoja de *Guazuma* (D-F, mes de junio). Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

no pasa de 4 ó 8 mm hasta bien entrado noviembre, cuando crecen rápido, de modo que en febrero o marzo hay muchos frutos maduros en el árbol y muchos han caído. Hay, sin embargo, una gran variación en la programación de este suceso entre un árbol y otro. Algunos árboles pueden tener algunos frutos maduros tan temprano como enero, mientras que otros están produciendo frutos diminutos latentes durante este tiempo. En marzo todos los frutos de un árbol pueden haber nacido, mientras que en otro, a escasos pies de distancia apenas están madurando.

La fruta madura es ovoide y dura (2 a 3 cm de diámetro), de textura leñosa pero tiene una capa delgada de pulpa negra dulce de sabor a melaza en su superficie exterior. Este fruto tiene cinco hileras de semillas lisas de 2 a 3 mm de diámetro, esféricas, duras en su interior ($\bar{x} = 59,8$ semillas en cada fruto no dañado, $d.e. = 13,9$ $N = 37$). La porción exterior está saturada de estructuras muy pequeñas y muy duras en forma de V, Y, y W que pasan a través del tracto digestivo de un caballo, sin ser digeridas. Dentro de los lóbulos llenos de semillas, hay un centro tan

duro como una piedra de cerca de 8 mm de largo y 3 a 4 mm de ancho. Sospecho que estas dos partes duras evitan que las semillas sean molidas por los dientes de un caballo o de otro agente dispersor del Pleistoceno (Janzen 1982). Los pecaríes y dantas se comen y mastican los frutos en la naturaleza. En cautiverio, una danta puede comer hasta doscientos frutos maduros de *G. ulmifolia* de una vez y un pécarí se puede comer de veinte a treinta. No se sabe si los frutos sobreviven los molares y la digestión de estos dos animales. Los venados de cola blanca cautivos los rechazan, quizá porque tienen fuentes alternas de alimentos; los vaqueros de Guanacaste dicen que los venados silvestres los comen. Los agutíes y ardillas en cautiverio y en la naturaleza, roen la pulpa dulce exterior y desechan la porción que contiene las semillas. Sin embargo, sospecho que el verdadero agente dispersor de los frutos de *G. ulmifolia* fue el caballo o un animal similar. En los potreros del Parque Nacional Santa Rosa, los caballos pueden comer de ochocientos a dos mil frutos de una sola vez, dos veces al día. Muchas de las semillas pasan, a través de este animal, intactas y germinan poco después si se les coloca en suelo húmedo, también el ganado consume ávidamente los frutos caídos. Si se muelen muy finamente los frutos, se pueden incluir en la dieta de los pollitos, pues no son tóxicos (Bressani y Navarrete 1959).

El ganado, los caballos, los pecaríes, y las dantas consumen con avidez las hojas de *G. ulmifolia*. Un pecarí puede consumir de veinte a cincuenta ramas terminales, de 10 a 15 cm de largo de una sola vez, cada una contiene de tres a seis hojas. Durante la época de producción de hojas nuevas a final de la estación seca, las ramas de *G. ulmifolia* comienzan a alargarse, produciendo hojas grandes únicas en todo el trayecto. Cerca de la producción de la décima hoja nueva (finales de mayo o a principio de junio en el Parque Nacional de Santa Rosa), las hembras del gorgojo *Phelypera distigma* ponen masas de huevos sobre las ramas (la descripción de los huevos de *P. distigma* en Janzen 1979, es errónea). Estos huevos eclosionan inmediatamente en grupos de veinte a cuarenta larvas que se comen las hojas más nuevas como lo harían las larvas de las polillas. En unas dos semanas hay, en grupos de dos, a quince puparios de seda, en la parte inferior de las hojas. Emergen como adultos unos pocos días después, se alimentan corto tiempo de las hojas de *Guazuma* y de una o dos semanas se trasladan al hábitat general para esperar once meses para producir la generación siguiente. Durante este tiempo se les puede encontrar dentro de hojas enrolladas, bajo la corteza de árboles o en grietas. Es sorprendente que no ovipositen sobre las hojas nuevas que se producen en los extremos de las ramas en junio ni durante los próximos tres meses. Las grandes larvas, amarillas y rojas, de la polilla *Lirimiris truncata* (Notodontidae), también consumen las hojas de *G. ulmifolia* en junio o julio al igual que las larvas urticantes de *Hylesia lineata* (Saturniidae) y varios microlepidópteros. Aparentemente la larva de un crisomélido crisomelino se alimenta (en Santa Rosa) únicamente de las hojas de *G. ulmifolia*. Los frutos verdes, la corteza, y las hojas contienen cantidades bastante gran-

des de un mucílago claro que tiene la propiedad, cuando se le sumerge en el jugo fresco de la caña de azúcar de aglutinar las impurezas y se le usa para este fin en la manufactura rural de azúcar.

Bressani, R., and Navarrete, D. A. 1959. Composición química y digestibilidad del fruto del caulote o guacimo (*Guazuma ulmifolia* Lam.) y su uso en raciones para polluelos. *Turrialba* 9:12-16.

Janzen, D. H. 1979. Natural history of *Phelypera distigma* (Boheman), Curculionidae, a Costa Rican defoliator of *Guazuma ulmifolia* Lam. (Sterculiaceae). *Brenesia* 16:213-19.

———. 1982. Natural history of guacimo fruits (Sterculiaceae: *Guazuma ulmifolia*) with respect to consumption by large mammals. *Am. J. Bot.* 69:1240-50.

Gynerium sagittatum (Graminae) (Caña Brava, Cane)

R. W. Pohl

Gynerium sagittatum es un pasto rizomatoso, gigante, perennifolio que forma grandes colonias clonales. La especie se encuentra desde el sur de México hasta Perú y Paraguay y en las Indias Occidentales. Los únicos pastos en Costa Rica que se podrían confundir con *Gynerium* son la caña de azúcar, que tiene hojas distribuidas algo uniformes a lo largo del culmo y tallos dulces, y *Arundo donax*. *Gynerium* tiene todas sus hojas en abanico cerca del ápice del culmo, y sus tallos sólidos no son dulces. Las láminas de las hojas de *Arundo donax*, una planta ornamental, son anchas y los tallos huecos. Al contrario que con la



Fig. 7.57 *Gynerium sagittatum*: partes reproductivas (cortesía de Field Museum, Chicago).

mayoría de las demás gramíneas, *Gynerium* es dioico, y las colonias son unisexuales. Se cree que es polinizado por el viento. Aparentemente, florece durante todo el año, aunque muchos tallos no florecen del todo. En ambos sexos, las panículas (fig. 7.57) son muy grandes, hasta de 2 m de largo, en pedúnculos terminales alargados, y con apariencia de pluma, de ramas delgadas inclinadas hacia abajo, semipendulosas. Las panículas femeninas tienen una apariencia lanosa debido a las lemas hirsutas, que caen de las panículas cuando maduran. Las panículas de las plantas estaminadas, aunque aparentemente similares, tienen lemas glabras, y las espículas no se desarticulan.

Esta especie forma grandes colonias conspicuas a lo largo de los márgenes de los principales ríos u otros sitios, desde el nivel del mar hasta una altura de aproximadamente 1.100 m. También se le ve comúnmente a lo largo de la carretera desde Siquirres a Limón y a lo largo de las quebradas alteradas de los bosques pluviales de la Península de Osa. Una colonia (o clon) se dispersa enviando estolones glabros en forma horizontal, hasta distancias de 20 m. Estos estolones se yerguen en sus extremos para producir tallos verticales llenos de hojas. Los tallos leñosos sólidos se cosechan en grandes cantidades y se usan en la construcción de viviendas rústicas y como puntales en los bananales; las panículas secas se venden en los Estados Unidos para ornamentos.



Fig. 7.58 *Heliconia latispatha*: Inflorescencia con las flores proyectadas hacia arriba desde las brácteas. Sirena, Parque Nacional de Corcovado, Península de Osa, Puntarenas, (fotos D. H. Janzen).

Conert, H. J. 1961. *Die Systematik und Anatomie der Arundinae*. Weinheim: Cramer Verlag.

Pittier, H. 1957. *Ensayo sobre plantas usuales de Costa Rica*. 2d ed. San José: Editorial Universitaria.

Pohl, R. W. 1980. Flora costaricensis: Family number 15, Gramineae. *Fieldiana, Bot.*, n.s., 4:1-608.

***Heliconia latispatha* (Heliconiaceae) (Platanillo, Bijagua Wild Plantain)**

F. G. Stiles

Entre las plantas más características y llamativas del Nuevo Mundo están las del género *Heliconia* (familia Musaceae o Heliconiaceae) con sus grandes y extravagantes hojas semejantes a las del banano. Hay cerca de treinta especies de *Heliconia* en Costa Rica, la mayoría de ellas en las bajuras y en las colinas muy húmedas; una especie (*H. lankesteri*) se encuentra a 2.000 m de altura. Como componentes de un grupo, se puede caracterizar a las heliconias como plantas de las quebradas, de los claros, y de las áreas sombreadas de crecimiento secundario del bosque. *H. latispatha* (fig. 7.58) es el miembro más heliófilo del género en Costa Rica, a menudo crece en pleno sol, frecuentemente expuesto a altas temperaturas y a la desecación. Su hábito natural son los charrales de segundo crecimiento a lo largo de las orillas y en los bancos de arena de los ríos, en donde las inundaciones periódicas evitan el establecimiento de árboles grandes. También invade rápidamente los claros secundarios hechos por el

hombre, en donde llega a ser la planta dominante a las orillas de los caminos, en potreros encharcados, así como en las orillas de bosques y campos abiertos. Debido a su tolerancia al calor y a la sequía, *H. latispatha* es la única heliconia que hay en los bosques secos tropicales de Guanacaste, en donde se le encuentra mayormente en las bajuras de los ríos y en otros lugares edáficos y húmedos. También se le localiza hasta 1.300 m de altura a lo largo de caminos y quebradas, en la vertiente del Caribe y hasta 1.100 m en la vertiente del Pacífico. Aunque es una planta de áreas abiertas, una vez que se establece puede permanecer varios años en bosques de regeneración.

H. latispatha es una heliconia de tamaño mediano, cuyos tallos alcanzan 3 a 4 m de altura; las plantas son más altas (hasta 6 m) en las alturas de las vertiente del Caribe y más bajas (a menudo 2 m o menos) en Guanacaste. Una planta de *H. latispatha* consta de uno a muchos tallos cubiertos de hojas (cada uno con varias inflorescencias) unidos por rizomas subterráneos; el conjunto se llama a menudo un clon o cepa ("macolla"). *H. latispatha* rápidamente forma grandes cepas, ya que los rizomas crecen típicamente 10 a 30 cm antes de producir un tallo nuevo, de modo que el clon pronto se abre y llega a dominar vegetativamente un área de varios metros cuadrados. Cada tallo consiste de un pseudotronco formado por las bases imbricadas del pecíolo y por varias hojas de 0,5 a 1,5 m de largo y de 20 a 35 cm de ancho. Las hojas son rígidas, con grandes cantidades de celulosa y probablemente

también de taninos, por lo que son de bajo valor nutritivo para los herbívoros. Cuando el tallo tiene cerca de un año produce una inflorescencia sobre un pedúnculo rígido más o menos a nivel de las hojas. Esta inflorescencia consiste de doce a diecisiete brácteas vistosas, en espiral, alrededor de un raquis de 35 a 60 cm de largo. Estas brácteas disminuyen de tamaño, desde cerca de 30 cm en la bráctea basal (que a menudo tiene también una lámina) hasta 5 a 10 cm en el extremo; la inflorescencia total toma así la forma de un cono invertido. Estas brácteas rígidas, delgadas, en forma de bote, con sus superficies externas de colores llamativos: anaranjado, rojo y amarillo, con un raquis de amarillento a verdusco constituyen el atractivo principal para los polinizadores. Cada bráctea de las ramas ("branch bract") tiene cerca de veinte flores de amarillas a verdosas que maduran en secuencias (generalmente una cada dos días) y duran un día cada una. Las flores son tubulares y el perianto tiene un promedio de 40 a 45 mm de largo, con una cámara de néctar abultada en la base; la distancia entre la boca del tubo y el néctar es un promedio de 30 mm. Cada flor secreta cerca de 75 ul de néctar, rico en sacarosa con una concentración de azúcar equivalente a 0.90 m de sacarosa (a nivel del mar; las plantas de elevaciones mayores producen néctar más diluido). Antes de madurar, cada flor está envuelta por una bráctea membranosa floral que continúa cubriendo el fruto hasta que madura y se cae o se pudre el perianto. El fruto madura en 2 a 3 meses, cuando se torna rápidamente de verde a negro azulado. Para entonces, la bráctea floral ya se habrá podrido o se habrá corrido hacia un lado, dejando expuesto el fruto a los agentes de dispersión, de modo que la vida de una inflorescencia es cerca de 4 meses, después de lo cual muere el tallo. El clon produce nuevos tallos hacia arriba justo antes o durante la época de floración; cuando mueren los tallos viejos, ya los nuevos tienen el tamaño suficiente para mantener la dominancia vegetativa, y el clon puede sobrevivir hasta que muere ahogado por bejucos y por la sombra excesiva de la vegetación más alta.

Hay pocos herbívoros que se alimentan de las plantas de heliconia y rara vez se ven plantas dañadas severamente. Sobresalen, por su presencia, los escarabajos crisomélidos hispinos, llamados "hispinos de las hojas arrolladas", ya que las larvas y los adultos comen solo las capas tiernas superficiales de las hojas antes de desarrollarse y endurecerse. El número de especies que se alimentan de *H. latispatha* varía desde cuatro en las bajuras muy húmedas a tres o menos en los lugares más secos; no hay pruebas de que exista competencia dentro o entre las distintas especies de hispinos. Las larvas redondas, parecidas a una moneda, duran mucho tiempo para desarrollarse (200 días para las de *Chelobasis persplexa*), probablemente debido al bajo valor nutritivo de las hojas. También son lentas en desarrollarse las larvas de un satírido (v.g., *Pierella*) y las mariposas brasólicas (*Opsiphanes* y *Caligo*) que a menudo causan un daño mayor a las hojas del provocado por los coleópteros. Estas mariposas pueden convertirse en plagas en los bananales, al igual que el hongo *Fusarium oxysporum*, patógeno común de la heliconia

silvestre, causante de la enfermedad llamada "Maya de las heliconias" o en el banano, "Enfermedad de Panamá".

Todas las heliconias de Costa Rica son polinizadas por colibríes, aunque, las especies están adaptadas de varios modos para ser polinizadas por ermitaños o por no ermitaños. Las especies polinizadas por los no ermitaños crecen típicamente en clones pequeños diseminados y tienen muy pocas flores de corolas largas y curvas, ricas en néctar disponibles durante la época de floración. En las especies polinizadas por ermitaños, las flores son más cortas y más erectas, y en cantidades mayores; tienden a crecer en clones más grandes con más inflorescencias, de modo que a menudo atraen a las aves territoriales, ya que uno o pocos clones adyacentes pueden suplir todos los requerimientos de energía diaria de un ave. *H. latispatha* es una clásica *Heliconia* no ermitaña cuyo polinizador principal en la mayoría de los lugares es *Amazilia tzacatl*, también visitan a *H. latispatha* en la mayoría de los sitios muchos otros no ermitaños (v.g., *Amazilia amabilis*, *A. decora*, *A. rutila*; *Thaluranía furcata*, *Florisuga mellivora*); *Heliodoxa jacula* es importante en las tierras altas, y el pequeño ermitaño, *Phaethornis longuemareus*, es importante en Guanacaste. Ocasionalmente otros ermitaños visitan *H. latispatha* en caso de que hubiere ermitaños territoriales en la vecindad.

H. latispatha florece principalmente a principio de la estación lluviosa, desde junio a agosto (aunque ocasionalmente hay inflorescencias en cualquier mes, especialmente en la vertiente del Pacífico). La mayoría de las especies de *Heliconia* florecen en esta estación, lo que sugiere que hay competencia para la obtención de polinizadores y para la hibridación. La especie polinizada por no ermitaños más a menudo simpátrica con *H. latispatha*, y que florece al mismo tiempo es *H. imbricata*. Aunque esta última tiende a ser de hábitats más sombreados y difiere en la colocación del polen (superficie dorsal de la cabeza y pico en *H. imbricata*, y superficie ventral en *H. latispatha*), la hibridación a veces ocurre en las dos, especialmente en las áreas perturbadas por el hombre.

Las brácteas de las ramas de *H. latispatha* a veces contienen agua y mantienen pequeñas comunidades de insectos acuáticos (larvas de abejas, moscas y zancudos) y protozoarios que se alimentan de desechos en estado de descomposición (tubos viejos del perianto, brácteas de ramas, etc.). En las especies que tienen más fondo y forma de bote, como son *H. imbricata* y *H. wagneriana*, que parecen ser más especializadas en su papel de "tanques", el volumen de agua es mucho mayor y las comunidades animales mucho más ricas; probablemente su función principal es la de proteger la flor contra las aves y abejas ladronas de polen (aunque las larvas en su oportunidad se comerán las flores y tomarán el néctar). Otra función es desarrollar frutos contra los herbívoros.

El fruto de *Heliconia* es una baya que contiene tres semillas grandes de corteza muy dura, rodeadas por una pulpa delgada y seca que parece ser apetecida por algunas aves a pesar de su poco volumen. En La Selva, se han visto alrededor de veintiocho aves alimentándose del fruto de *H. latispatha* incluyendo pinzones, tanagras, mosqueros, una

cotinga, etc. Estos pájaros se tragan el fruto entero y más tarde regurgitan las semillas, o pueden macerar el fruto y dejar caer las semillas "in situ". Las semillas requieren de 6 a 7 meses para germinar, ya que el embrión está aún muy poco maduro en el momento de la dispersión, lo que aumenta el período de latencia de la semilla y a la vez aumenta la probabilidad de germinación en un período más favorable. En *H. latispatha*, el florecer en julio o agosto producirá frutos maduros en setiembre o octubre y germinación entre abril y junio al inicio de las lluvias, permitiendo que las plántulas se establezcan antes de empezar las lluvias fuertes en julio.

Las hojas de *Heliconia* por mucho tiempo han tenido muchos usos entre los indígenas: como material para techar sus viviendas, como cubiertas o envolturas para sus alimentos, etc. También se dice que algunas especies tienen propiedades medicinales. En el mundo moderno aparentemente su uso principal es como plantas ornamentales, muchas especies se reproducen e hibridizan en cultivo (causando gran confusión en la nomenclatura). Generalmente se ha considerado a *H. latispatha* como una maleza pestífera, aunque con el tiempo podemos llegar a aprovecharnos de estas mismas cualidades que la hacen la ruina del campesino—su fortaleza y rápido crecimiento, así como su relativa inmunidad al ataque de los herbívoros.

- Daniels, G. S. and Stiles, F. G. 1979. The *Heliconia* taxa of Costa Rica: Keys and descriptions. *Brenesia* 15, suppl. 1.
- Linhart, Y. B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. *Am. Nat.* 107:511–23.
- Seifert, R. P., and Seifert, F. H. 1976. Natural history of insects living in the inflorescences of two species of *Heliconia*. *J. N.Y. Ent. Soc.* 84:233–42.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285–301.
- . 1978. Notes on the natural history of *Heliconia* (Musaceae) in Costa Rica. *Brenesia* 15, suppl. 1.
- Strong, D. R. 1977. Insect species richness: The hispine beetles of *Heliconia latispatha*. *Ecology* 58:573–82.
- Strong, D. R., and Wang, M. D. 1977. Evolution of insect life histories and host plant chemistry: Hispine beetles on *Heliconia*. *Evolution* 31:854–62.
- Waite, B. H. 1963. Wilt of *Heliconia* spp. caused by *Fusarium oxysporum* f. *cupense* race 3. *Trop. Agric.* 40:299–305.

Hura crepitans (Jabillo, Sandbox tree)

G. S. Hartshorn

Hura crepitans (Euphorbiaceae) está ampliamente distribuida desde Costa Rica hasta la cuenca del Amazonas y en las Indias Occidentales. La única otra especie del género, *H. polyandra*, se encuentra en Centro América

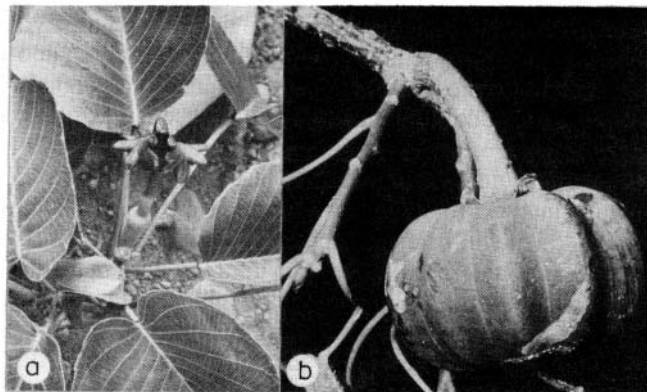


Fig. 7.59 *Hura crepitans*: a) Estigma floral y bases de las hojas. Puerto Viejo, Distrito de Sarapiquí, Costa Rica (foto, G. S. Hartshorn). b) Fruto verde de tamaño máximo, mostrando tiras de látex seco sobre la superficie verde (foto D. H. Janzen).

subtropical desde Nicaragua hasta México. En Costa Rica, *H. crepitans* se encuentra en suelos aluvionales y en terrenos ondulados en las zonas de vida tropicales secas y húmedas. En la zona de vida tropical muy húmeda, está limitada a los aluviones recientes, en donde puede llegar a tener un diámetro de 3 m y una altura de 45 m.

El tronco cilíndrico tiene un pequeño abultamiento en su base; la corteza está densamente cubierta por pequeñas espinas cónicas; la corteza interior contiene un látex acuoso, cáustico, que se usa para atontar peces (Standley 1937).

Las hojas son simples, alternas, de pecíolos muy largos, ovadas, con el margen crenulado. Las inflorescencias son monoicas con flores estaminadas en espigas cónicas, carnosas, terminales, de pedúnculos largos. La flor pistilada tiene una columna estilar marrón, prominente, en cuyo extremo hay un disco carnoso lobulado (fig. 7.59a).

El fruto es una cápsula leñosa dehiscente (fig. 7.59b). El nombre común en inglés (Sandbox Tree) viene de la costumbre, en tiempos coloniales, de usar las cápsulas huecas e inmaduras como recipientes de arena para secar tinta. En las bajuras del Atlántico en Costa Rica, se usan los árboles grandes de *H. crepitans* para la fabricación de embarcaciones rústicas (canoas).

H. crepitans es un árbol tolerante de sombra que necesita claros en el dosel del bosque para la regeneración exitosa. Los árboles jóvenes tienen un extraordinario crecimiento tricótomo. Una de las tres ramas se hace dominante y más vertical pero continúa dividiéndose tricotómicamente. A pesar de esta gran ramificación que se aparta del eje vertical, todos los árboles tienen el tronco recto.

- Frankie, G. W.; Baker, H. G.; and Opler, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881–919.
- Record, S. J., and Hess, R. W. 1943. *Timbers of the New World*. New Haven: Yale University Press (p. 160).

Standley, P. C. 1937. Flora of Costa Rica. *Fieldiana, Bot.* 18:1-1616.

Whitmore, J. L., and Hartshorn, G. S. 1969. *Literature review of common tropical trees*. Contribution 8. Seattle: University of Washington, College of Forest Resources (pp. 57-59).

***Hylocereus costaricensis* (Cactaceae)**
(Pitahaya Silvestre, Wild Pitahaya)

W. A. Haber

Los cactus están representados en Costa Rica por cerca de treinta y cinco especies; sin embargo, la mayoría son epifitas de tallos delgados del dosel de los bosques pluviales muy poco parecidas a las formas gruesas terrestres de los desiertos norteamericanos (Standley 1938). En la mayoría de las especies, las flores son grandes y blancas, polinizadas por polillas esfíngidas o por murciélagos (*fig. 7.60*). Unas pocas especies son polinizadas por colibríes, mientras que otras probablemente son altamente especializadas y únicas.

Hylocereus costaricensis es un arbusto espinoso, epifítico, de las bajuras del Pacífico seco (noroeste de Costa Rica) similar a *H. undatus*, la pitahaya "cultivada". La planta está formada por tallos espinosos, triangulares en corte transversal, con cada ángulo formando una lengüeta delgada. El tallo se ramifica frecuentemente desde nudos bien marcados. El tejido suave exterior, cubre un tallo leñoso interior que le da rigidez a la planta y la mantiene erguida. Este cacto crece en las ramas y horquetas de los árboles, adhiriéndose a la corteza por medio de varias raíces pequeñas que se originan en areolas a lo largo de los tallos; los tallos pueden colgar hasta 1 a 2 m de las ramas de los árboles que los albergan. Es común ver individuos grandes y sanos en árboles de *Pithecellobium saman* y de *Bombacopsis quinatum* en la estación del MAG al suroeste de Cañas.

El aspecto más llamativo de esas plantas es la biología de su floración. Sus flores, entre las más grandes del mundo, alcanzan cerca de 30 cm de largo y pesan hasta 100 g cada una. La floración se da durante toda la estación lluviosa (mayo-octubre) pero es más concentrada en julio y agosto, en la región de Cañas. Una planta individual puede producir flores periódicamente de 2 a 3 meses. Las flores tienen un tubo largo y delgado (12 a 14 cm de largo), compuesta por docenas de pétalos blancos que se abren hacia afuera desde la garganta en todas las direcciones. El aspecto general de la corola es el de una estrella de muchas puntas, de unos 25 cm de diámetro.

Cada flor está activa únicamente durante 5 h en una sola noche. Los botones se abren en plena oscuridad (1930-2000 h) y se cierran al amanecer (1500); la apertura de la flor dura solo unos pocos minutos. Las plantas pueden tener hasta diez flores al mismo tiempo, pero,

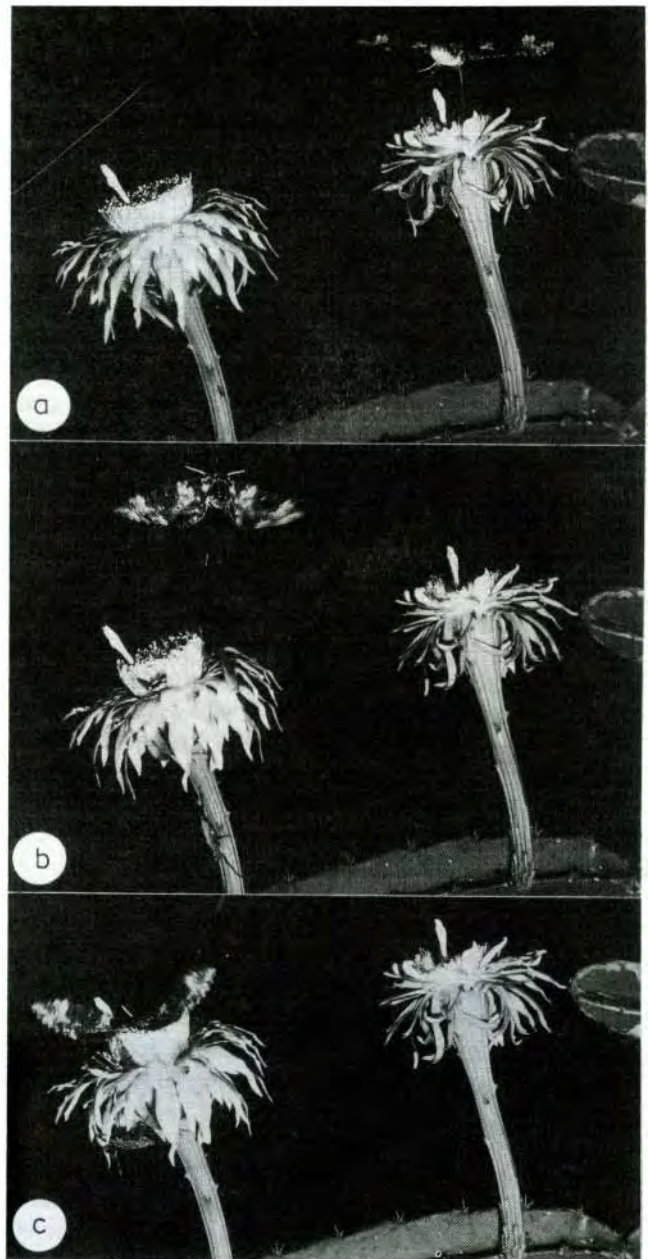


Fig. 7.60 Acanthocereus pentagonus (semejante a *Hylocereus costaricensis*): a) Palomilla *Manduca rustica* revoloteando con la lengua extendida hacia la flor nocturna abierta. b) Igual a a) pero trasladándose a otra flor. c) La palomilla se posa en la flor, supuestamente para libar el néctar. Cerca de Cañas, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos W. A. Haber).

generalmente maduran solo de uno a tres botones a la vez. En una región dada, las flores se abren en forma sincronizada (durante la misma noche), aunque estos episodios florales pueden suceder con varias semanas de diferencia. Probablemente, la apertura de las flores está sincronizada por los fuertes aguaceros que caen unos pocos días antes.

Al abrirse, se libera una fuerte fragancia que recuerda al jazmín y otras flores polinizadas por mariposas nocturnas. El olfato humano, a favor de viento, puede percibir este olor hasta una distancia de 100 m.

Las polillas esfíngidas grandes comienzan a visitar las flores, apenas se abren; su comportamiento normal es el de revolotear por encima de la flor e introducir la lengua en la base de la corola para extraer el néctar. En las flores de *Hylocereus*, las mariposas revolotean únicamente durante unos pocos segundos mientras dirigen la lengua hacia la corola, y luego se consumen virtualmente dentro de la flor y se arrastran hasta donde pueden dentro de la garganta; permanecen de 5 a 20 s dentro de la flor bebiendo néctar antes de salir para atrás y alzar el vuelo. Con esto se asegura que el cuerpo y las alas de cada insecto se cubran de miles de granos de polen, ya que la parte interior de la corola está densamente cubierta por cientos de anteras abiertas. El enorme estigma, de diez a once lóbulos (1,5 cm de largo) se extiende desde la corola hasta justo más allá de las anteras y se inclina hacia el centro de la corola, de modo que cada polilla frota la parte inferior del cuerpo y de las alas contra el estigma tanto al entrar en la flor como al salir.

Cada flor puede ser visitada hasta diez veces, la mayoría entre las 2000 y 2230 horas. La secreción de néctar y las visitas por las mariposas disminuyen marcadamente después de las 2300 h y muy posible que termine, en la mayoría de las flores, a las 0300 h. La de otras flores grandes (100-150 u./.) que visitan los esfíngidos; la concentración de azúcar es entre 29 y 34%. El olor también disminuye después de las 2300 horas y después de las 0300 no se puede percibir.

Las especies más comunes de esfíngidos que visitan las flores de *Hylocereus* (ver fig. 7.60) son *Manduca sexta*, *M. rustica* y *M. ochus*, cuyas lenguas son de 108, 142, y 145 mm de largo, respectivamente. Muchas otras especies de esfíngidos de lengua larga existen en el área de *Hylodereus* (una con una lengua de 25 cm de largo) pero no se ha observado el comportamiento de estas especies en las flores.

Alrededor del 90% o más de las flores de *Hylocereus* producen frutos, que son de 6 a 10 cm de largo cuando maduran, de color púrpura rojizo en el exterior y escarlata brillante en el interior. El fruto carece de espinas pero, tiene cerca de una docena de extensiones abultadas. El tejido suave interior contiene hasta tres mil semillas negras pequeñas, y el fruto es comestible para humanos, aves y mamíferos. El fruto de esta y de otras especies emparentadas de Cactaceae se usa para hacer una excelente bebida, de muy buen sabor, macerando los tejidos interiores y las semillas en agua; las semillas se consumen con el resto de la pulpa.

Algunos insectos (saltamontes) a menudo se alimentan de los botones florales, así como varios mamíferos, incluyendo el ganado. Las glándulas producen atraen hormigas agresivas, como *Solenopsis*, que resguardan los botones y, así, desaniman a los depredadores.

Standley, P. C. 1938. Flora of Costa Rica. *Fieldiana, Bot.* 18:1-1616.

Hymenaea courbaril (Leguminosae) (Guapinol, Stinking Toe)

D. H. Janzen

Este árbol cesalpináceo, leguminoso, grande (fig. 7.61a) de las bajuras costaneras del Pacífico, es de fama reconocida porque produce una resina que al fosilizarse, es la fuente principal de la mayoría del ámbar neotropical (Langenheim 1969, 1973). *Hymenaea courbaril* se encuentra desde las bajuras del oeste de México hasta el centro de Sur América y es el único miembro del género en América Central y en las Islas del Caribe (Lee y Langenheim 1975). Hay una especie de *Hymenaea* en África que anteriormente se conocía como *Trachylobium* (ver Langenheim 1973, Martin y Langenheim 1974). En Costa Rica, *H. courbaril* se encuentra hasta en alturas de 1.000 m en las estribaciones de la Cordillera de Guanacaste y hasta 500 m en las colinas de Palmar Norte. Al parecer, cuando el bosque era cerrado (época precolombina) *H. courbaril* tuvo una distribución continua en la costa del Pacífico de Costa Rica, desde la frontera con Nicaragua hasta los bosques de la Península de Osa (aún existen extensos rodales en el Parque N.E. Antonio y cerros de Palmar Norte). También hay una colonia reproductiva en el Parque Nacional Corcovado. En hábitats de bosques caducifolios y muy abundante a lo largo de cursos de agua intermitentes y permanentes, y a veces hay árboles en las laderas. No se le encuentra, sin embargo, en colinas calizas (v.g., vecindad inmediata del Refugio de Vida Silvestre Palo Verde), ni en las llanuras perennifolias y semicaducifolias, como las bajuras del Parque Nacional Santa Rosa o en los bajos inundados del Río Tempisque en las cabeceras del Golfo de Nicoya. En los bosques pluviales de la Península de Osa, está limitado a las cimas, a varios cientos de metros sobre el nivel del mar, incluso varios kilómetros tierra adentro, aunque hay un adulto grande a sólo 100 m del mar en la Sirena en el Parque Nacional Corcovado.

Los árboles adultos de *H. courbaril*, en el bosque caducifolio, son perennifolios y están entre los árboles más grandes, con su copa generalmente a nivel del dosel o aun sobrepasándolo (hasta 40 m de altura). El término "perennifolio" no se aplica únicamente a *H. courbaril* sino a también a *Manilkara zapota*, *Andira inermis*, *Mastichodendron capiri*, *Ficus* spp. y a otros árboles del bosque llamados "perennifolios". Al igual que en estos otros árboles, la caída de las hojas en *H. courbaril* (dentro de la copa y menos entre las copas) es altamente sincronizada, seguida de una reposición dentro de las próximas 1 ó 2 semanas. Las hojas caen desde diciembre hasta mediados de enero. Si el comienzo de la época seca no es muy rápido ni muy severo, las hojas nuevas alcanzan su pleno desarrollo y el árbol tiene una superficie fotosintética normal. Si las condiciones son muy secas, sin embargo, las hojas se desarrollan sólo parcialmente, lo que produce una copa difusa y rala durante el resto del año. Es muy contradictorio pensar que mientras estos árboles adultos demuestran que sus hojas son funcionales y que almacenan recursos ventajosamente aun durante la época más seca, las cambien por hojas nuevas cada año.

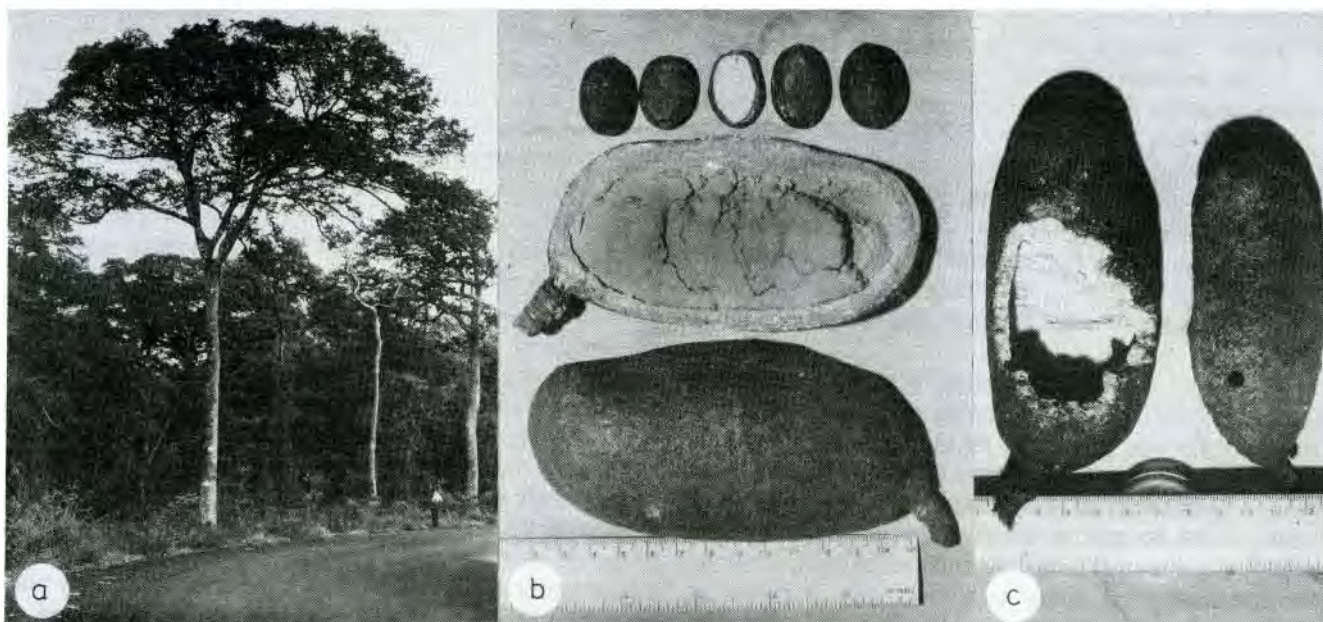


Fig. 7.61 *Hymenaea courbaril*: a) Arbol adulto grande con todas sus hojas. b) Vaina madura intacta (abajo); vaina abierta para mostrar la pulpa seca que rodea las semillas (centro); semillas limpias libres de la pulpa seca (arriba, centro, semilla abierta). c) Vaina madura abierta por un tepezcuintle (izquierda) y vaina madura con perforación de salida del gorgojo *Rhinochenus transversalis* (derecha). Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

La floración se lleva a cabo desde ya entrado diciembre hasta el fin de junio, según el criterio de un coleccionista de plantas. Sin embargo, cada población tiende a tener un pico de floración de cerca de dos meses, con dos colas largas en la distribución. Aún no está claro si los miembros de estas colas llegan a producir frutos. En las tierras altas, como entre Villa Colón, Alajuela y Grecia, el pico de floración del guapinol es de diciembre hasta principios de febrero. En las bajuras del Guanacaste, generalmente es desde finales de enero hasta finales de marzo. En el Parque Nacional Santa Rosa, la floración es desde febrero hasta finales de abril, aunque se puede desplazar el pico hasta un mes en cualquier dirección según sean las condiciones climáticas.

Un árbol individual puede tener flores durante un período de 1,5 meses, produciendo de dos a cinco flores por noche en cada racimo de 50 a 150 botones. Las flores blancas son de cerca de 2 a 4 cm de largo. Las anteras son grandes y colocan el polen en la piel del pecho y de la cabeza de los murciélagos nectarívoros (v.g., *Glossophaga*) que visitan las flores (cf. Heithaus, Fleming, y Opler 1975). Aparentemente, todos los guapinoles son autoincompatibles, aunque las pruebas de cruzamiento son muy difíciles de comprobar, a menos que se hagan en lugares que estén por completo a pleno sol (v.g., en potreros). A pleno sol, los árboles tienen una mayor probabilidad de que la polinización experimental producirá una buena cosecha de frutos. Casi todos los árboles adultos grandes de *H. courbaril* florecen cada año, pero la mayoría de ellos no producen frutos todos los años. Quizá, la floración anual es como un acto de masculinidad, ya que el árbol que después de la floración aborta todas sus flores, puede ser "elegido" para ser uno de los progenitores masculinos para

los pocos árboles productores de frutos en sus alrededores o para una subpoblación en alguna área vecina (cf. Janzen 1975).

Si un árbol va a producir una buena cosecha de frutos, un racimo de 50 a 150 flores producirá de uno a diez frutos verdes aplanados, de los cuales todos, menos uno a cinco, serán abortados dentro del mes siguiente, los restantes alcanzarán su pleno desarrollo dentro de 4 a 6 semanas después de la floración y permanecerán verdes a pleno sol durante la próxima estación lluviosa mientras las semillas aumentan de tamaño gradualmente. Durante este tiempo las semillas son traslúcidas (inmaduras) o blancas (adultas) y la corteza exterior del fruto mantiene el proceso de fotosíntesis. En noviembre o diciembre, los frutos comienzan a tornarse de color pardo rojizo y su corteza se endurece (y también se solidifica la resina). La pulpa que cubre las semillas (fig. 7.61 b) se convierte de un rico almidón en una pasta harinosa húmeda. Las vainas maduras caen al suelo sin abrirse; si no las abre algún animal (fig. 7.61c) permanecen ahí y se pudren en la siguiente estación lluviosa. Generalmente las semillas al germinar no pueden abrir esta vaina y si la abren, las raíces no están en buena posición para el desarrollo de la plántula.

El patrón de producción de frutos es complejo (aunque probablemente es representativo de muchas otras especies de árboles caducifolios; Janzen 1978). En el Parque Nacional Santa Rosa, donde he visto los mejores registros, quizá los árboles que producirán frutos, en un sistema de drenaje menor, lo harán a intervalos de 2 a 5 años, y esta subpoblación no estará necesariamente sincronizada con las demás en el área. Existe el mismo patrón más hacia el sur, en Guanacaste, en los árboles relictos, de franjas angostas a lo largo de bosques riberinos en los

potreros, pero, hay más árboles que fructifican en años "no fructíferos". En la misma región general, hay árboles grandes viejos aislados y sin competencia a pleno sol en potreros abiertos. Algunos de éstos pueden producir frutos hasta cuatro años consecutivamente antes de fallar un par de años. Creo que esta fructificación se debe a que el árbol acumula suficientes reservas para producir una cosecha grande, y que los árboles grandes pueden hacer esto casi todos los años. Sin embargo, puede haber una especie de sistema de estímulo físico, en vista de la sincronización de las subpoblaciones en los bosques del Parque Nacional Santa Rosa.

Hay seis causas principales, y un sinnúmero de causas menores, de la muerte en las semillas de *H. courbaril* antes de que germinen, en Guanacaste. Hay tres especies de gorgojos *Anthonomus* (Curculionidae) cuyas larvas se desarrollan en los botones. La planta bota estos botones antes de que se abran y los gorgojos adultos emergen de ellos en el suelo. Al alcanzar el fruto verde su pleno desarrollo, al sexto o séptimo mes (octubre o noviembre) pone un huevo en un hueco de la vaina y la larva atraviesa la pared para minar la pulpa y las semillas. Corta una muesca en cada semilla (matando casi a todas), abre un hueco de salida para el adulto casi hasta la corteza, y pupa dentro de la fruta. El adulto nuevo emerge por el hueco en el fruto maduro sin abrir (fig. 7.61c), a menudo antes que el fruto caiga del árbol. En noviembre, es fácil contar los frutos atacados por *R. transversalis* ya que se toman pardos, mientras que los sanos permanecen de color verde o rojizo durante otro mes. Las hembras de *Rhinochenus stigma* ponen grupos de cerca de seis huevos cada uno en la pared de la vaina y las larvas penetran en una o dos semillas en donde pasan su vida larval (puede haber varias nidadas en una sola vaina); este insecto mata únicamente parte de las semillas. Las larvas pupan dentro de las semillas, y después de emerger, deambulan dentro del fruto esperando que un vertebrado lo abra (Janzen 1974). Cuando esto sucede se alejan rápidamente de la vaina (si las atrapa una guatusa *Dasyprocta punctata*, se las come ávidamente). Las guatusas se comen la pulpa seca, amarilla, que rodea las semillas, así como algunas semillas y entierran otras a una profundidad de 2-4 cm en el suelo y en el mantillo. La calidad de la pulpa es de alto valor nutritivo, de modo que una rata de laboratorio puede vivir hasta un mes alimentándose únicamente de ella (Janzen, inédito). Los agutíes o guatusas desentieran y luego se comen algunas de las semillas. Los pecaríes también quiebran las vainas con sus molares. El destino de estas semillas se desconocen, aunque pudiera ser que se mueran o que sean desechadas por los pecaríes. No sería raro encontrar que estas semillas fueron abiertas por algún mamífero extinto (Janzen y Martin 1982). Este relato es similar al de los demás *H. courbaril* de los bosques pluviales del Parque Nacional Corcovado, pero, ahí aún no se ha encontrado al gorgojo *Anthonomus* y en los frutos hay tres especies de *Rhinochenus* en lugar de dos.

Cuando comienzan las lluvias las semillas restantes germinan, aunque muchas plántulas son destruidas por roedores que cortan los cotiledones apenas salen a la

superficie de la tierra. Si la plántula sobrevive hasta tener cerca de cuatro hojas, puede vivir alrededor de 3 años sin crecer más de 30 cm a la sombra, aunque crece más rápidamente en los claros. Casi a pleno sol a la orilla de un potrero, una plántula de guapinol probablemente puede llegar a convertirse en un arbolito arbustivo dentro de 25 a 30 años, y empezar a florecer, pero sin producir frutos.

La hormiga cortadora *Atta*, cosecha las hojas nuevas mientras están pálidas pero no así cuando están maduras. Como se ha dicho anteriormente, parece que *H. courbaril* sirve de hospedero a la chupadora de savia, *Fulgora later-naria*. En el Parque Nacional Santa Rosa, las larvas de *Hilesia lineata* y otro satúrnido se alimentan de las hojas maduras. Generalmente, la cosecha de hojas de *H. courbaril*, al caer, no ha sufrido ningún daño por acción de los herbívoros. Stubblebine y Langenheim (1977) y Langenheim, Foster y McGinley (1980) han encontrado que las resinas de las hojas de *H. courbaril* son tóxicas para la oruga de una palomilla generalística (*Spodoptera*). El follaje también fue rechazado por pecaríes cautivos y por una danta (Janzen 1982). La variación en la calidad y composición de las resinas de las hojas y de otras partes de la planta se ha estudiado extensamente por Langenheim *et al.* (1978); Martin, Langenheim, y Zavarin (1974) y por Langenheim (1980).

- Heithaus, E. R.; Fleming, T. H.; and Opler, P. A. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841-54.
- Janzen, D. H. 1974. The deflowering of Central America. *Nat. Hist.* 83:48-53.
- . 1975. Behavior of *Hymenaea courbaril* when its predispersal seed predator is absent. *Science* 189: 145-47.
- . 1978. Seeding patterns of tropical trees. In *Tropical trees as living systems*, ed. P. B. Tomlinson and M. H. Zimmerman, pp. 83-128. New York: Cambridge University Press.
- Janzen, D. H. 1982. Wild plant acceptability to a captive Costa Rican Baird's tapir. *Brenesia*. In press.
- Janzen, D. H., and Martin, P. S. 1982. Neotropical anachronisms: The fruits the gomphotheres ate. *Science* 215:19-27.
- Langenheim, J. H. 1969. Amber: A botanical inquiry. *Science* 163:1157-69.
- . 1973. Leguminous resin-producing trees in Africa and South America. In *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review*, ed. B. J. Meggers, E. S. Ayensu, and W. D. Duckworth. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- . 1980. Terpenoids in the Leguminosae. In *Proceedings of the International Legume Conference, Royal Botanic Gardens, Kew, England*, in press.
- Langenheim, J. H.; Stubblebine, W. H.; Lincoln, D. E.; and Foster, C. E. 1978. Implications of variation in resin composition among organs, tissues and popu-

- lations in the tropical legume *Hymenaea*. *Biochem. System. Ecol.* 6:299-313.
- Langenheim, J. H.; Foster, C. E.; and McGinley, R. 1980. Effects of different quantitative compositions of *Hymenaea* leaf resins on a generalist herbivore *Spodoptera exigua*. *Biochem. System. Ecol.* 8:385-96.
- Lee, Y. T., and Langenheim J. H., 1975. A systematic revision of the genus *Hymenaea* (Leguminosae; Caesalpiniodeae; Detarieae). *Univ. California Publ. Bot.* 69:1-109.
- Martin, S. S., and Langenheim, J. H. 1974. Enantio-8(17), 13(16), 14-labdatrien-18-oic acid from trunk resin of Kenyan *Hymenaea verrucosa*. *Phytochemistry* 13:523-55.
- Martin, S. S.; Langenheim, J. H.; and Zavarin, E. 1974. Quantitative variation in leaf pocket resin composition in *Hymenaea courbaril*. *Biochem. System. Ecol.* 3: 760-87.
- Stubblebine, W. H., and Langenheim, J. H. 1977. Effects of *Hymenaea courbaril* leaf resin on the generalist herbivore *Spodoptera exigua* (beet armyworm). *J. Chem. Ecol.* 3:633-47.

***Hyparrhenia rufa* (Gramineae)**
(Jaraguá, jaragua, pasto africano)
 R. W. Pohl

Jaragua es el pasto cultivado más común en todas las regiones secas y medias de Costa Rica en elevaciones hasta de 900 m. Es de origen africano, como lo son muchos pastos forrajeros cultivados de los trópicos americanos. Durante las épocas de días largos del año el jaragua produce únicamente grandes y densas cepas de follaje basal, llegando las más grandes, que no han sido recortadas por el pastoreo, a tener hasta 1 m de altura. Cerca de octubre, las plantas comienzan a producir culmos florales (fig. 7.62). Este inicio es muy común en muchos regímenes climáticos y aparentemente depende del largo del día y no está asociado al régimen de sequía. Para la época de floración, los culmos habrán alcanzado una altura hasta de 2 m. El follaje tiene un tinte pronunciado de rojizo a pardusco. Aunque la escasa floración puede observarse durante un período de un día (en la estación lluviosa), la producción masiva sincronizada de culmos y de floración se lleva a cabo sólo en los días cortos.

El jaragua es el pasto cultivado dominante en muchas áreas de Costa Rica, especialmente en el Guanacaste, en donde no solo cubre los potreros, sino que también es abundante en las orillas de los caminos, que en ciertas épocas del año se cortan para recoger sus semillas. Aunque haya pastos más productivos, hay pocos en Costa Rica que resistan el abuso y el sobrepastoreo como *H. rufa*. Aunque otros pastos de potrero introducidos sean más populares en la actualidad y se les esté sembrando para competir con el jaragua, es poco probable que tanto el pangola (*Digitaria decumbens* Stent) como el estrella africana (*Cynodon nlemfuensis*) puedan reemplazarlo.

- Daubenmire, R. 1972. Ecology of *Hyparrhenia rufa* (Mees.) in derived savannah in northwestern Costa Rica. *J. Appl. Ecol.* 9:11-13.
- Pohl, R. W. 1980. Flora costaricensis: Family number 15, Gramineae. *Fieldiana, Bot.*, n.s., 4:1-608.

***Hypericum* (Culantro Cimarrón*, Hierba de San Juan)**
 G. B. Williamson

El género *Hypericum*, aunque predominantemente de climas templados, se encuentra en todos los Neotrópicos en elevaciones superiores. La taxonomía de estos colonizadores de los montes elevados, cuyos hábitats son islas en el vasto mar de bajuras tropicales, es aún primitivo, de modo que aquí se ofrecen descripciones diagnósticas para tres especies de la vegetación del "páramo" del Cerro Asunción de Costa Rica:

1. *Hypericum irazuense*, el arbusto rameado dominante de hasta 4 m de altura (fig. 7.63b); hojas de 2 mm de ancho, estilo más largo que los estambres (fig. 7.64).
2. *Hypericum strictum* el arbusto rameado común de hasta 0,5 m (fig. 7.63a); hojas de 1 mm de ancho; estilo más corto que los estambres (fig. 7.64).
3. *Hypericum caracasenum*, el arbusto raro a veces sin ramear de hasta 0,5 m de alto; hojas de 4-6 mm de ancho; estilo grueso y cerca del mismo largo que los estambres (fig. 7.64).

Las transecciones de vegetación desde la cima del Cerro Asunción (3,396m) hacia abajo, en diferentes direcciones, hasta cerca de 3.340 m muestran que las densidades relativas de *H. irazuense*, *H. strictum*, y *H. caracasenum* son más o menos 13:3:2, respectivamente. *H. strictum* domina la vertiente a barlovento del este, que es más seco y que probablemente está expuesta a frecuentes incendios. *H. irazuense* domina la vertiente húmeda del oeste y todas las demás elevaciones menores que no están expuestas a los incendios. Los anillos de incendios antiguos sugieren que éstos ocurren en las mayores elevaciones de las vertientes del este y que a menudo se apagan al llegar a las vertientes del oeste y a las alturas menores. *H. caracasenum* se encontró únicamente en rincones limpios a lo largo de un camino rústico abandonado en la vertiente oeste húmeda.

Aparentemente, tanto *H. caracasenum* como *H. strictum* son colonizadores precoces de tierras perturbadas, la primera tiene hojas elípticas más grandes y crece en sitios protegidos y húmedos; y en la segunda, las hojas son como agujas adpresas y crece en sitios más secos, expuestos a los vientos. Ambas especies están expuestas

* N. del E. "Culantro cimarrón" también se llama a las especies silvestres de *Eryngium* (Umbelliferae).

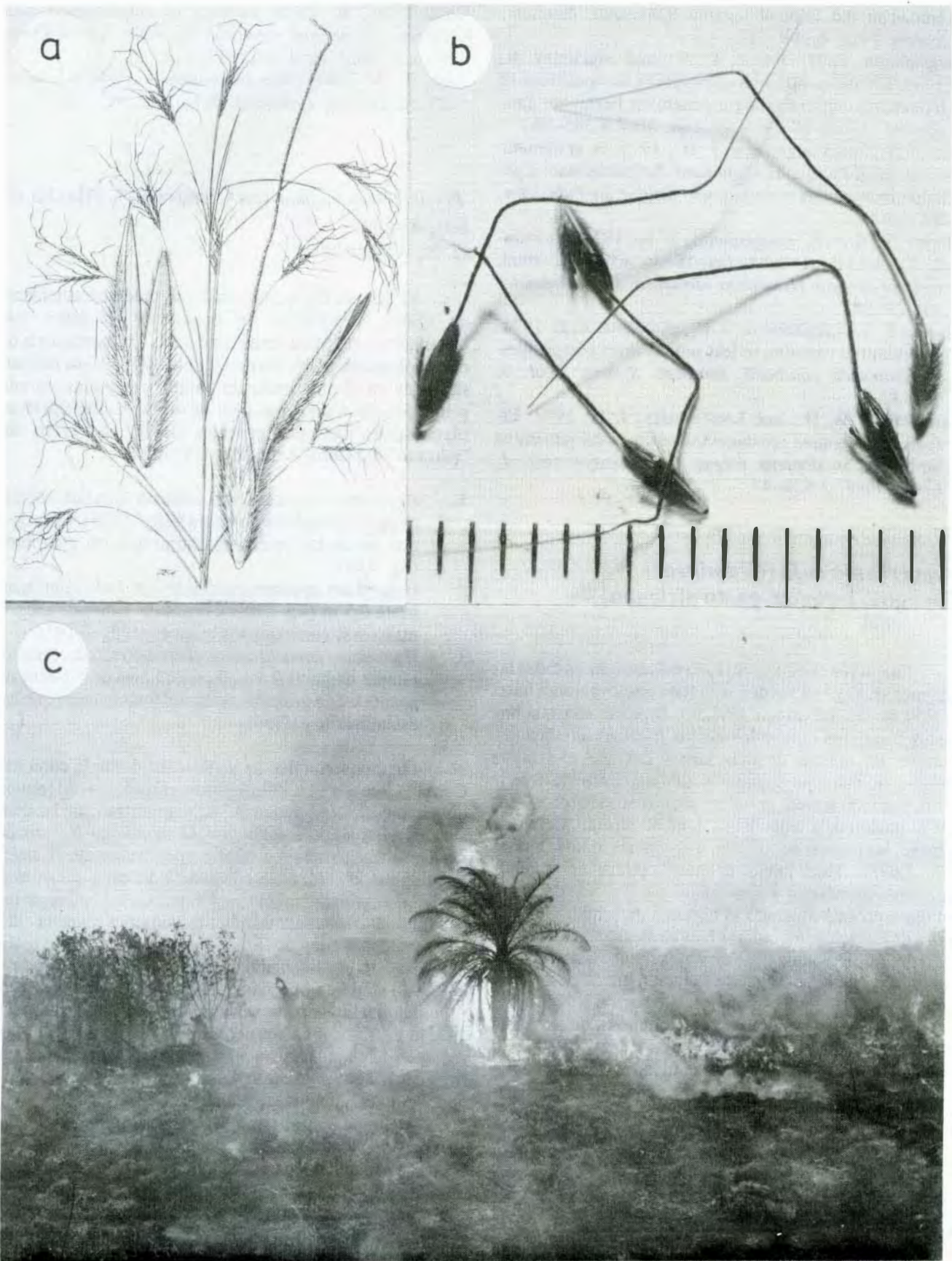


Fig. 7.62 *Hyparrhenia rufa*: *a*) Partes reproductivas (cortesía Field Museum). *b*) Frutos recién caídos (con otras partes florales aún adheridas). Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. *c*) Pastizal de Jaragua recién quemado (aún incendiado a la derecha), el cual quema la mayor parte de la corona de una palmera de coyol (*Acrocomia vinifera*) (fotos D.H. Janzen).

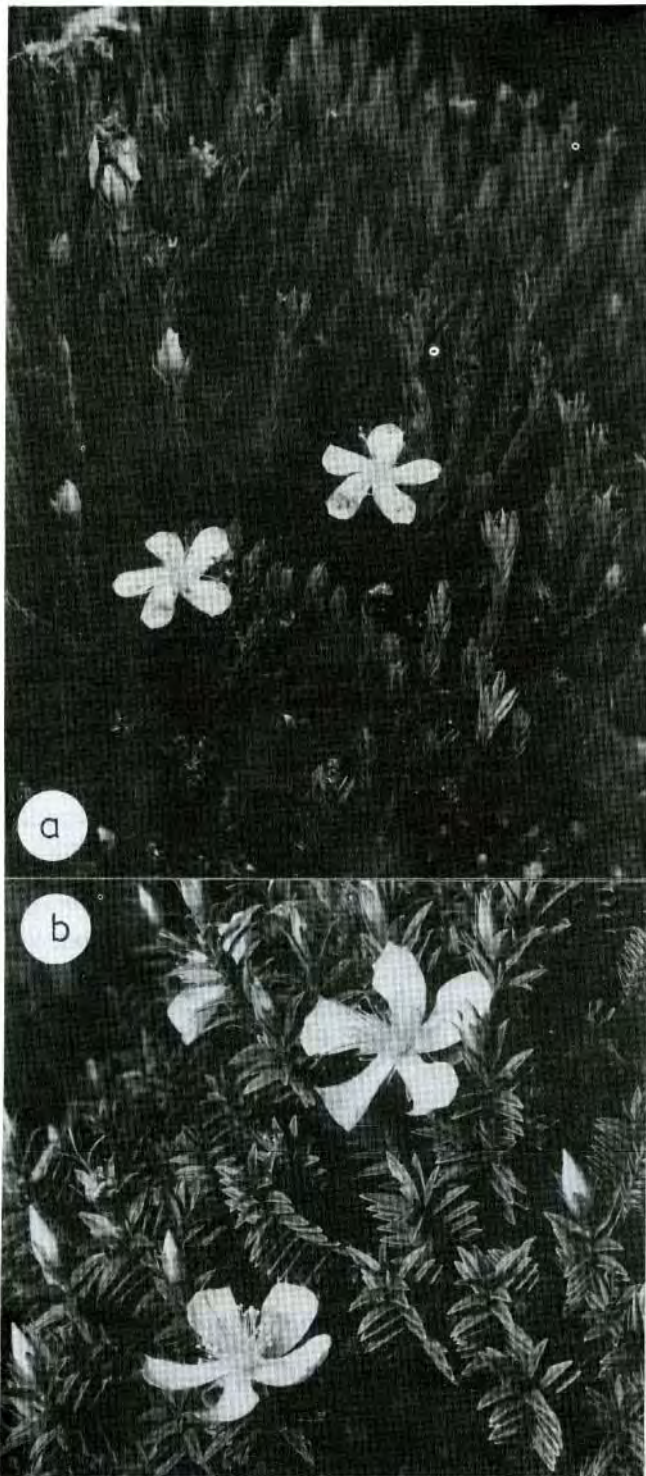


Fig. 7.63 *Hypericum*: a) *H. strictum*. b) *H. irazuense*. Cerro de la Muerte (elevación 3,250 m), Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

a ser sobrepasadas en altura y a ser excluidas por arbustos más grandes, inclusive por *H. irazuense*; la sucesión por medio de la colonización por semillas y la regeneración por estolones es extraordinariamente lenta. Por ejemplo, una colonia de *H. irazuense* (*H. caracasenum* de Janzen (1973) alcanzó únicamente 0,5 m de su altura original 3 años después de un incendio y aún había parches de tierra

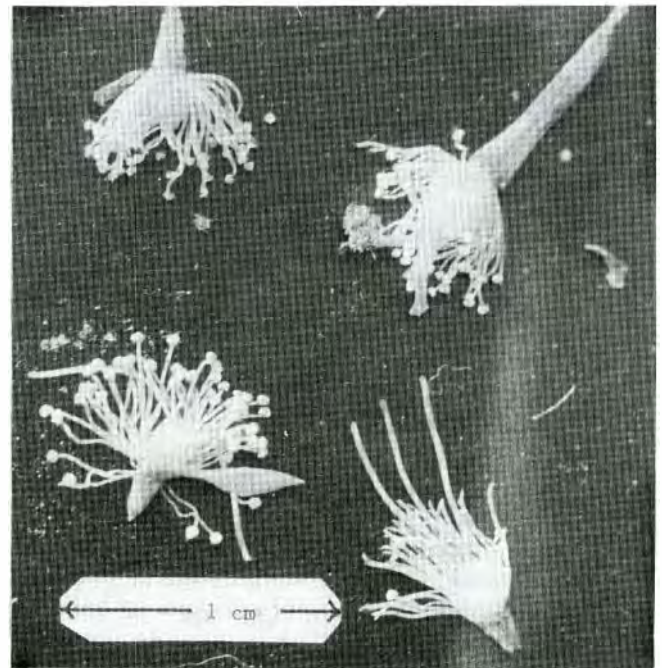


Fig. 7.64 *Hypericum*: Flores con pétalos removidos para mostrar su estructura. *H. strictum* (arriba a la izquierda); *H. caracasenum* (derecha arriba); y *H. irazuense* flor recién abierta (abajo a la izquierda), y flor mayor (abajo a la derecha) (foto, G. W. Williamson).

desnuda sin colonizar (Janzen 1973). De modo que la recolonización serial de *H. caracasenum*, en lugares húmedos y, de *H. strictum*, en los secos por *H. irazuense* y especies afines puede requerir décadas siempre que no haya peligro de más disturbios ni incendios.

La polinización de las tres especies de *Hypericum* se produce por las visitas de *Bombus ephippiatus*, que también visita más de veinticinco especies de plantas en el Cerro Asunción (E. R. Heithaus, com. pers.). Las abejas muestran una marcada preferencia por *H. irazuense*. Visitan *H. irazuense* en busca de polen, y retornan a la misma especie 88% de las veces, mientras las que visitan *H. strictum* vuelven a esta especie sólo 60% de las veces. Además, las abejas al abandonar *H. strictum* se dirigen hacia *Vaccinium consanguineum*, una fuente de néctar el 21% de las veces, y las que abandonan *H. irazuense* se dirigen a *V. consanguineum* solamente 2% de las veces. No existen datos comparables para *H. caracasenum*.

La preferencia de las abejas por una especie determinada se confirmó en un arreglo floral experimental (una caja de botellas, con doce flores de cada una de las especies), de *H. strictum* y de *H. irazuense*. La relación *strictum*: *irazuense* fue 4:16 el primer día, 7:24 el segundo y de 6:39 el tercer día. El hecho de que las relaciones sean significativamente diferentes a 1:1, pero no así entre una y otra indica que las abejas tienen una preferencia que no cambia a diario.

Un dato interesante de la preferencia de las abejas es que visitan a *H. strictum* con más frecuencia cuando crece a la par de *H. irazuense* que cuando se encuentra sola: la medida de las visitas por flor (vida total de la flor) resultó ser de 3,5 entre especies mixtas pero de sólo 0,5 en rodales puros.

El resultado para *H. strictum* es que es más probable que haya polinización cruzada cuando se encuentra en situación de sucesión que cuando es dominante. O sea, si las visitas por las abejas por flor siguen una distribución al azar (curva de Poisson) entre las flores de una especie, la polinización cruzada, basada en la medida de estas tasas, podría darse en 95% de las flores de *H. strictum* cuando las plantas se encuentran en sucesión pero, solamente en 36% cuando son dominantes. Este resultado implica que la especie puede producir semillas genéticamente más variables ya que se elimina localmente por medio de la sucesión. Si tal mecanismo operara a través de la selección natural, entonces *H. strictum* podría beneficiarse por la producción de polen menos deseado.

Poco se conoce sobre la autosuficiencia de estas especies de *Hypericum*, pero, las flores de *H. strictum*, metidas en bolsas, comenzaron a semillar antes de que el experimento concluya. Los estilos cortos de *H. strictum* (fig. 7.64) podrían promover la autosuficiencia, ya que aún una lluvia liviana podría afectar el transporte del polen. Al contrario, los estilos más largos de *H. irazuense* llegan más allá de las anteras y se curvan hacia afuera cuando se abre la flor; solamente después que se hayan caído muchas de las anteras de los filamentos es que los estilos se enderezan para que puedan tocarlos las abejas visitadoras (fig. 7.64).

Las especies de *Hypericum*, en las montañas neotropicales, son consumidas por el ganado, aunque aparentemente no son dañadas por el pastoreo en el Cerro Asunción. Otras especies, en varias partes del mundo, son notoriamente molestas porque contienen "hipercin" (Scheel 1973), que produce escoriaciones y hasta la muerte (Harris, Peschken, y Milrog 1969).

Harris, P.; Peschken, D.; and Milrog, J. 1969. The status of biological control of the weed *Hypericum perforatum* in British Columbia. *Canad. Entomol.* 101:1-15.

Janzen, D. H. 1973. Rate of regeneration after a tropical high elevation fire. *Biotropica* 5:117-22.

Scheel, L. D. 1973. Photosensitizing agents. In *Toxicants occurring naturally in foods*, pp. 558-72. Washington, D.C.: National Academy of Sciences.

Inga (Leguminosae) (Guaba, Guajiniquil, Caite, Paterno) S. Koptur

En el Neotrópico hay cerca de 400 especies de *Inga* (Fabaceae: Mimosoidae); de 25 a 30 en Costa Rica (León 1966); son árboles del dosel y del subdosel que se pueden reconocer por sus hojas alternas, paripinnadas, una vez compuestas, con un raquis alado (fig. 7.65a), y, generalmente, con glándulas entre foliolos opuestos. Todas las especies de Costa Rica tienen nectarios, pero no todos los individuos de cada especie los tienen (v.g., *I. oerstediana* Benth ex Seem. en la carretera al Volcán Turrialba, cerca

de Santa Cruz). El género *Pithecellobium*, estrechamente emparentado, también tiene glándulas pero, sus hojas son bipinnadas.

Las flores de *Inga* están en inflorescencias en forma de motas. La parte principal de la flor es el estambre, y los filamentos blancos de los numerosos estambres (25-230 en cada flor) constituyen los atractivos visuales para los polinizadores. Algunas especies de *Inga* tienen inflorescencias individuales (v.g., *I. brenesii* Standl., *I. mertoniana* J. León, *I. quaternata* Poeppig.); otras las tienen en grupos en inflorescencias compuestas (*I. densiflora* Benth., *I. punctata*, *I. longispica* Standl. las flores secretan néctar que sirve de recompensa a los visitantes, y, a menudo, tienen un olor característico: la mayoría tiene un olor dulce (lo que sugiere que los polinizadores son mariposas nocturnas), en otras es como levadura (para atraer a murciélagos). El polen de *Inga* está formado por políades, de 16, 24 ó 32 grupos de granos, que se dispersan como una sola unidad, (León 1966; Koptur, inédito) como sucede en las demás mimosoidaeas leguminosas (Elias 1972). Hay ocho políades en cada antera; los estigmas son discoides. El estigma es algo más grueso que los estambres pero, a menudo, es difícil distinguirlo en las especies de flores pequeñas. Algunas especies de *Inga* tienen individuos con estilos de longitudes muy variadas (*I. brenesii*, *I. oerstediana*).

Los frutos de *Inga* (fig. 7.65b) son vainas leguminosas de muchas formas y tamaños. Pueden ser verdes y aplanadas, cuadradas, lanudas y pardas o largas y retorcidas, lanudas o glabras (León 1966; Holdridge y Poveda 1975). Las semillas están cubiertas generalmente por una pulpa blanca y dulce que facilita la dispersión por aves y mamíferos. También este fruto, conocido comúnmente como "guaba", es muy apetecido por los humanos.

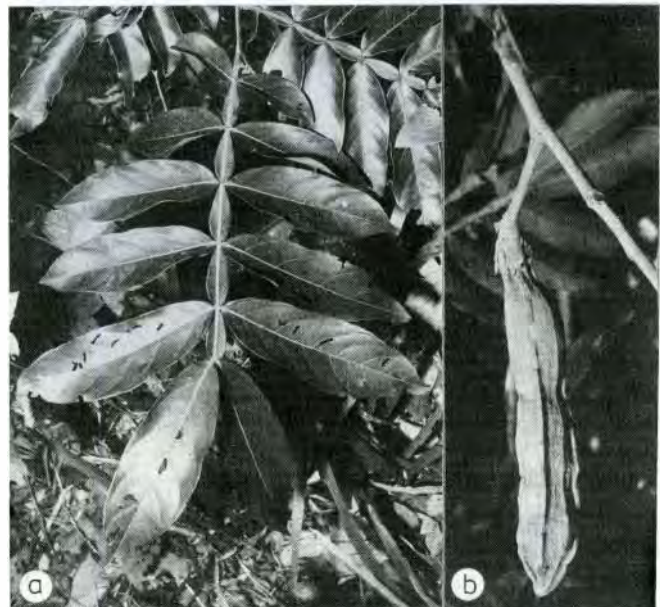


Fig. 7.65 *Inga vera*: a) Hoja extendida de 20 cm de longitud. b) Fruto de tamaño máximo aunque inmaduro, 10 cm de longitud. Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Puntarenas, Costa Rica, julio 1980 (fotos D. H. Janzen).

Hay muchas especies de *Inga* de importancia comercial como árboles de sombra en las plantaciones de café y de cacao. En años recientes, *Erythrina* spp. ha reemplazado parcialmente a *Inga* como árboles de sombra pero aún quedan muchos árboles de *I. oerstediana*, *I. punctata*, e *I. ruiziana* en los cafetales. Estos árboles, que albergan el llamado "mosaico de hormigas" pueden servir de protección contra los enemigos naturales de las plantas cultivadas (Leston 1974). También se siembran estos árboles por sus frutos. Es difícil propagar esta especie por estaca (por tanto, rara vez se ven como postes vivos en las cercas). La reproducción por semillas generalmente es muy buena, y las plántulas jóvenes se trasplantan con mucho éxito.

En Costa Rica, en áreas donde son abundantes las hormigas que se alimentan de néctar, (en las bajuras y en elevaciones medias, especialmente en áreas secas), los árboles de *Inga* se benefician de la asociación con esos insectos (Koptur, inédito; ver revisión de Bentley 1977). Los nectarios extraflorales funcionan en las hojas nuevas; la secreción de néctar generalmente se termina cuando maduran las hojas. Las hormigas visitan los nectarios y a la vez patrullan las hojas de *Inga*, protegiéndolas de una gran variedad de insectos herbívoros. El helecho mirmecófilo *Solanopteris brunei* es una epífita común en los árboles de *Inga* (Gómez 1974). Las diferentes especies de *Inga* se aprovechan de la protección de la hormiga en distintos grados; aparentemente también hay un trueque entre la protección de las hormigas y las otras defensas (mecánica, química, etc.) en las distintas elevaciones, (las hormigas no se encuentran en números significativos en las alturas). Mis estudios en Monteverde, Puntarenas, muestran que es mayor la tasa de parasitismo por orugas que se alimentan de las hojas de *Inga* a 1.550 m de altura (en el bosque nuboso, en donde hay muy pocas hormigas) que a 1.300 m (en donde las hormigas son más abundantes). El comportamiento de secreción extrafloral de néctar, aunque relacionado con las hormigas, no se pierde en las elevaciones altas; aquí se ha visto a avispas parasíticas y moscas en los nectarios y en los cebos de miel. El funcionamiento continuo de los nectarios en un hábitat sin hormigas, es otra forma de defensa biótica. Es probable que los parásitos, que son atraídos a las plantas con nectarios extraflorales, encuentren larvas en estas plantas y puedan ovipositar en estos herbívoros (Koptur, inédito; ver revisión de Price *et al.* 1981).

Se debe recordar que las hormigas no son necesariamente residentes en los árboles de *Inga*; a menudo pueden hacer sus nidos en la tierra muy cerca del árbol, en un tronco, o en otros árboles. Sin embargo, *I. brenesii* con frecuencia puede tener una población residente de hormigas (*Myrmelachista* sp.) en agallas de las ramas y ramitas. También puede haber hormigas residentes en "formicarios", (pequeñas residencias de su fabricación) en la base de las hojas de *Inga sapindoides* Willd. Y, claro está, puede haber nidos en las ramas y en los troncos de *Inga*. Hay muchas clases de hormigas asociadas y que protegen a *Inga*, incluyendo a *Crematogaster limata palans*, *Camponotus substitutus*, *Pheidole biconstricta* y *Solenopsis* sp.

Las hojas de *Inga* están expuestas a daños por muchas clases de herbívoros, incluyendo a saltamontes, homópteros, larvas de lepidópteros, coleópteros, monos, y perezosos (Koptur, datos sin publicar; Milton 1978; Montgomery y Sundquist 1978). También arañas, ortópteros pequeños, larvas de hespéridos y microlepidópteros. Los lepidópteros que envuelven las hojas, generalmente raspan el tejido (epidermis superior y mesofilo) dejando secciones, peladas, de color café. Es interesante notar que en áreas en donde son abundantes las hormigas en árboles de *Inga*, el arrollador de hojas más común (y a veces el único) es un tipo de oruga; también a menudo se encuentran hormigas cortadoras y abejas en las hojas. Los minadores de hojas, generalmente, tienen su hogar en el mesofilo de una hoja de *Inga*. También hay muchas agallas de varias formas y tamaños, causadas por avispas y moscas pequeños, en la lámina de los foliolos causadas por avispas y moscos pequeños, en la lámina de los foliolos o dentro del raquis y del pecíolo.

Mis estudios en hojas marcadas han mostrado que hay grandes daños mientras se están desarrollando las hojas nuevas (especialmente por "masticación"). Por lo general, se encuentran los enrolladores de hojas en material adulto (aunque hay algunos que se especializan en los extremos de los tallos). Los minadores aparecen después sobre las hojas, al igual que la mayoría de las agallas. Se ha encontrado que muchas larvas de lepidópteros prefieren las hojas tiernas en sus primeros estadios y que luego al llegar a estadios avanzados se alimentan tanto de las hojas nuevas como de las más viejas. Las principales familias de lepidópteros hervíboros son Pieridae, Hesperidae, Megalopigidae, Saturniidae, Notodontidae, y Geometridae (en mi estudio se observaron 16 familias).

Aunque, se puede esperar que en las flores blancas de olor dulce haya únicamente anthesis nocturna, con el néctar como su recompensa. Este comportamiento, en las flores de *Inga*, es muy errático. En *Inga vera* las flores son grandes, la anthesis es nocturna y la visitan las polillas y murciélagos durante la noche (Salas 1967, 1974). *I. brenesii* tiene flores grandes que se abren durante el día y la noche, y aparentemente, es visitada por varios "turnos" de polinizadores: colibríes (Feinsinger 1978), abejas grandes y mariposas durante el día; polillas al amanecer y al atardecer; y por polillas y murciélagos durante la noche (Koptur, inédito). *I. punctata* es una especie de flores pequeñas y de olor agradable, cuyas anthesis ocurren temprano en la mañana y al anochecer: durante ambas épocas la visitan mariposas nocturnas pequeñas, mariposas durante el día, y muchas polillas pequeñas durante la noche. *I. densiflora* es muy similar a *I. punctata* en tamaño y en el arreglo de las flores, aunque su anthesis es principalmente durante la mañana: sus principales visitantes son mariposas y colibríes. *Inga mertoniana* tiene flores que se abren muy lentamente desde la tarde de un día hasta media mañana del día siguiente: es visitada principalmente por mariposas (y en menor grado que en otras especies, por colibríes).

Muchas de estas especies pueden continuar la secreción de néctar y las visitas de los polinizadores

muchas horas después que ha desaparecido el polen y después que el estigma ha dejado de ser receptivo, dando la falsa impresión que aún se está llevando a cabo la polinización. La mayoría de los árboles de *Inga* son visitados por más organismos que aquellos que les sirven de polinizadores. Los verdaderos polinizadores son aquellos cuyos períodos de actividad concuerdan con los eventos florales (dehiscencia de las anteras, receptividad de los estigmas), cuyos cuerpos y comportamientos permiten que el polen sea colocado en los estigmas, (en todas las especies hasta ahora estudiadas) traspasando polen de un individuo a otro (ya que estos árboles de *Inga* son principalmente autoincompatibles: *I. brenesii*, *I. punctata*, *I. densiflora*, *I. mortaniana* e *I. oerstediana*). En algunas especies (*I. brenesii* e *I. punctata*) he encontrado que individuos adyacentes, muy próximos, son poco exitosos en la producción de frutos con la polinización manual, quizás porque son muy similares genéticamente. El sistema de incompatibilidad es ametofítico.

El desarrollo de los frutos en todas las especies de *Inga* hasta ahora observadas se lleva a cabo de una manera característica; primero el fruto en sí se desarrolla (aumenta de tamaño, se endurece, se desarrolla la pulpa blanca dulce. Algunas vainas se abren en el árbol, de donde se pueden dispersar las semillas por aves y por mamíferos. Los monos y las ardillas abren los frutos y se comen la pulpa. Entre los depredadores de los frutos están los puercos espín (que se comen la fruta aun antes de madurar; B. Guindon, com. pers.). Entre los depredadores de las semillas se encuentran avispas, coleópteros, y organismos que las ingieren y las digieren. Germinan bien sin la necesidad de pasar por el tracto digestivo de un animal, endozocoria.

- Bentley, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8:407-27.
- Elias, T. S. 1972. Morphology and anatomy of foliar nectaries of *Pithecellobium macradenium* (Leguminosae). *Bot. Gaz.* 133:28-42.
- Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecol. Monog.* 48:269-87.
- Gómez, L. D. 1974. Biology of the potato-fern, *Solanopteris brunei*. *Brenesia* 4:37-61.
- Holdridge, L. R., and Poveda, Luis J. 1975. *Arboles de Costa Rica*. Vol. 1. San José: Centro Científico Tropical.
- León, J. 1966. Central American and West Indian species of *Inga* (Leguminosae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 53:365-59.
- Leston, D. 1973. The ant mosaic—tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *Pest Art. News Summ. (PANS)* 19:311-41.
- Milton, K. 1978. Behavioral adaptations to leaf-eating by the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*). In *The ecology of arboreal folivores*, ed. G. G. Montgomery. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

Montgomery, G. G., and Sunquist, M. E. 1978. Habitat selection and use by two-toed and three-toed sloths. In *The ecology of arboreal folivores*, ed. G. G. Montgomery. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

- Price, P. W.; Bouton, C. E.; Gross, P.; McPheron, B. A.; Thompson, J. N.; and Weis, A. E. 1980. Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:41-65.
- Salas, S. 1967. *Inga* sp. as a bat pollinated tree in Cañas, Costa Rica. OTS project report, mimeographed.
- . 1974. Analisis del sistema de polinización de *Inga vera* ssp. *spuria*. Thesis, Universidad de Costa Rica.

Ipomea pes-caprae (Convolvulaceae) (Pudre Oreja, Churrystate de playa, Beach Morning Glory)

D. E. Wilson

Este bejuco convolvuláceo es uno de dos componentes llamativos de la vegetación de la franja costera de Costa Rica y de los demás trópicos. El otro es *Canavalia maritima*, que crece muy enredado con *Ipomea pes-caprae* para formar la asociación de *pes-caprae* de las playas arenosas. Las dos especies son muy similares en su forma de crecimiento. Ambas tienen tallos rastreros erguidos que se arrastran en la arena hasta más de diez metros. Los tallos que se dirigen hacia el océano, a menudo, dan un giro de 180° al llegar cerca de 10 m de la línea de marea alta. Las plantas pueden crecer bajo tierra, probablemente enterradas por arenas movedizas. La forma de vida sinuosa y subterránea hace difícil precisar en donde termina una planta y comienza otra.

Además de compartir el mismo hábitat, las dos especies son muy parecidas y crecen en grandes conglomeraciones entretrejidas en las orillas interiores de la playa. La morfología superficial de la hoja es similar, con las hojas suculentas separadas del suelo sobre pecíolos largos. Sin embargo, las hojas de *Canavalia* son alternas y pinnadamente trifoliadas, mientras que las de *Ipomea* son simples, con un seno apical que supuestamente le da una apariencia de pata de cabra (de ahí su nombre de *pes-caprae*).

Las flores de ambas son del mismo tono morado, algo rosado, siendo superficialmente similares. Esto sugiere que comparten los mismos polinizadores a pesar de su morfología diferente. Las flores de *Ipomea pes-caprae* tienen sépalos verdes delicados, fuertemente traslapados, que forman una copa estrecha en la base de la corola, que tal vez sirva para poner un obstáculo a los depredadores de néctar, además de retardar su evaporación. Los pétalos rosados están completamente unidos para formar la corola y hay cinco rayas rosadas, más oscuras, radiando desde la base hasta las orillas de los pétalos, que quizás tengan la función de guías hacia el néctar, ya que aparentemente

estas plantas son polinizadas durante el día. Las flores carecen de olor y no están abiertas durante la noche.

Los cinco estambres separados están unidos en la base con los pétalos, y el tubo de la corola se estrecha alrededor del ovario. En la base de los filamentos hay abultamientos hirsutos que encierran el ovario; quizá también sirven de protección contra los insectos no-polinizadores.

Uno de los aspectos más curiosos del diseño de la flor de *Ipomea* es la heterogeneidad consistente de la longitud de los filamentos de los estambres. De las cinco anteras, una está por encima del estigma, una a nivel del estigma, y dos por debajo. Solamente podemos especular sobre la función de este arreglo, pero puede ser la de facilitar la polinización por varias especies de insectos. Además, cualquier diferencia en la maduración de estos estambres (el más alto madura de último) podría proporcionar un mecanismo de endogamia de emergencia si no se ha llevado a cabo la polinización cruzada. Robertson y Gooding sugieren que hay un mecanismo similar en *I. tiliacea*, en la región del Caribe.

Las anteras se abren hacia arriba, hacia los pétalos, separándose del estigma, que se desplaza hacia un lado, lo que tal vez facilite el exocruzamiento. Los granos de polen de *Ipomea* son grandes, esféricos y espinulosos. Un nectario amarillo, anular, que rodea la base del ovario secreta el néctar. El ovario, se aproxima a los 2 mm de largo, y el angosto estilo cerca de 1,5 mm. El estigma, grande y capitado, es de cerca de 2 mm de largo, al igual que el diámetro.

Los estambres y el pistilo están hondamente empujados en la porción tubular angosta de la corola; probablemente un insecto deba entrar por completo en la flor para polinizarla.

En ambas litorales de Costa Rica, *Ipomea pes-caprae* y *Canavalia maritima* producen grandes cantidades de flores durante la época lluviosa (julio-noviembre) así como grandes cosechas de semillas que maduran en la estación seca (diciembre-abril). Las dos plantas se diferencian marcadamente en su estrategia de reproducción. En *Canavalia*, en apariencia, se ha desarrollado una gran variedad de defensas químicas contra el ataque a sus semillas por insectos. Las semillas de *Canavalia maritima* contienen canavanina, un aminoácido tóxico no proteínico, que probablemente contribuye a la toxicidad general de la planta para los insectos.

Aparentemente las flores, las hojas y las semillas de *Ipomea* sufren grandes daños a causa de insectos, mientras que en *Canavalia* esto no sucede. A las flores de *Ipomea*, a menudo, le faltan los estambres y pistilos al llegar el mediodía, quizá comidos por saltamontes. También se pueden encontrar brúquidos adultos (*Megacerus leucospilus*) en las flores, aunque quizá no las coman.

La tasa diferencial de depredación de las semillas de *Canavalia* y de *Ipomea* es sorprendente. *Canavalia* no es atacada del todo, siendo grande el número de semillas viables que se encuentran en el suelo durante casi todo el año. Por otro lado, las semillas de *Ipomea pes-caprae* son bastante dañadas por las larvas del brúquido *M. leu-*

cospilus. Las tasas de depredación son entre 15% y 85% en muestras de ambas costas de Costa Rica.

Estos resultados, junto a otras observaciones, sugieren que puede haber diferencias fundamentales en las estrategias de reproducción de estas especies. La hipótesis es que *Canavalia maritima* depende de la germinación exitosa de sus semillas, mientras que *Ipomea pes-caprae* depende mucho más del crecimiento vegetativo de los estolones de una planta progenitora. *Ipomea* tiene una frecuencia mucho más alta de nódulos radicales que *Canavalia*, tanto por metro como por cada nido de hoja, lo que sugiere una mayor producción de raíces.

Aunque a primera vista, las dos especies parecen entremezclarse al azar, en verdad *Ipomea* es más dominante cerca del agua y *Canavalia* en los culmos con orientación de tierra adentro.

Gates, F. C. 1915. Notes from the tropical strand: *Ipomoea pes-caprae* and *Canavalia lineata*. *Torrey* 15:27-28.

Robertson, E. T., and Gooding, E. G. B. 1963. *Botany for the Caribbean*. London and Glasgow: Collins Clear-type Press.

Wilson, D. E. 1977. Ecological observations of the tropical strand plants *Ipomoea pes-caprae* (L.) R. Br. (Convolvulaceae) *Canavalia maritima* (Aubl.) Thou. (Fabaceae). *Brenesia* 10/11:31-42.

Ipomea trifida (Convolvulaceae) (Churristate, Pudre Oreja, Morning Glory)

D. H. Janzen

Esa planta herbácea trepadora, convolvulácea, común en las orillas de los caminos, taludes de riachuelos y potreros, aporta un color lavanda a la campiña de las bajuras, desde México hasta Panamá a partir de setiembre hasta finales de enero (en marzo en lugares húmedos). En Costa Rica, en elevaciones inferiores a 1.500 m es muy común en bosques caducifolios en donde se le encuentra en áreas derivadas del bosque pluvial. En el Parque Nacional Corcovado se le encuentra como miembro de la sucesión primaria en las orillas de los ríos y en antiguos taludes de ripio; en el Parque Nacional Santa Rosa, en orillas de cárcavas rocosas muy empinadas, en bosques casi sin perturbar. El bejuco se extiende sobre la vegetación baja hasta una altura de 2 a 3 m y cuando florece puede tener hasta cien flores por cada metro cuadrado de superficie que cubre. Las flores (fig. 7.66) duran solo un día y, por lo general se marchitan y cierran temprano en la tarde. El labelo lavanda de la corola se torna más oscuro en la base del tubo que tiene un diámetro de 1,5 cm. En ocasiones, una planta puede tener flores por completo blancas. La flor es de 3,5 a 4,5 cm de diámetro en la parte delantera. Las anteras se abren bien adentro de la garganta de la corola al contrario de lo que sucede en las pudre orejas que son



Fig. 7.66 *Ipomoea trifida*: Flores y follaje. Mes de enero de 1980, Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen)

visitadas por colibríes. El erguido pecíolo es de 3 a 8 cm de largo y sostiene las flores bien por encima de la vegetación.

En cuanto se abren las flores (antes del amanecer, cerca de las 0430-0500 horas, en plena oscuridad) son visitadas por unas pocas polillas esfíngidas (Sphingidae) y por mariposas nocturnas y matutinas (Hesperiidae). Estos insectos se desplazan muy rápido sobre grandes áreas de flores y entre parches de flores y tal vez sean muy eficaces en la polinización cruzada. Sin embargo, sospecho que los principales polinizadores son machos y hembras de la abeja *Ptiloglossa* (Colletidae) que aparecen apenas se pueden ver las flores, con la primera luz de la mañana. Tienen un vuelo zumbador muy marcado y visitan una media docena de flores dentro de unos pocos metros cuadrados trasladándose a otro parche. Las hembras, a menudo, llevan grandes cargas de polen de otras especies de plantas cuando visitan las flores de *I. trifida* en busca de néctar (v.g., *Cassia*, *Solanum*, *Bixa*). Estas abejas son muy velludas y tanto los machos como las hembras se cubren muy bien del polen de *I. trifida*. Quizá, ambos sexos buscan sólo el néctar en estas flores, y para esto se arrastran hacia el fondo del tubo ancho en la base de la corola; tienen lengua bifurcada, corta e hirsuta, que pareciera estar diseñada para libar grandes cantidades de néctar en forma rápida.

Visitan estas y otras fuentes de néctar (v.g., *Pasiflora foetida*, *Manihot aesculifolia* y varias sapindáceas en el Parque Nacional Santa Rosa, en su calidad de ser las primeras abejas de la mañana, por lo tanto, consiguen la mayor cantidad de néctar por flor, que cualquiera otra especie de abejas. Al rayar el sol, *Ptiloglossa* generalmente deja de forrajear sobre *I. trifida* y permanece en el nido durante el resto del día. Cerca del amanecer *I. trifida* es visitada por una gran cantidad de abejas pequeñas (*Tri-*

gona, *Halictidae*, *Anthophoridae*, etc.) aunque sospecho que muchas de estas, si no todas, no son polinizadoras. *Ptiloglossa* visita los parches de *I. trifida*, muy eficiente, temprano en la madrugada, en toda Centro América. En el Parque Nacional Corcovado las abejas comienzan su tarea en plena oscuridad (junto con *Megalopta*, una abeja halíctida nocturna) y pueden haberse retirado muy antes de que se puedan ver las flores con la primera luz.

El número de flores y de semillas producidas parece estar muy ligado a la humedad total de la estación lluviosa anual. En años secos, las plantas son pequeñas y tienen pocas flores. En un año húmedo, la misma planta puede cubrir una área de decenas de metros cuadrados con miles de flores durante varios meses al mismo tiempo.

Las semillas de *I. trifida* son pardas, casi negras, glabras, lisas y pequeñas para el género. En cada cápsula seca, beige y coriácea hay cuatro semillas. La cápsula se quiebra en la estación seca conforme la parte herbácea sobre el nivel de la tierra va muriendo. Son atacadas, muy leve, por las larvas de *Megacerus ricaensis*, que pegan huevos sencillos en la cápsula verde, y las larvas penetran las semillas, que empiezan a endurecer teniendo su máximo tamaño. Los adultos nuevos salen al mismo tiempo que se dispersan las semillas. Parece que hay una, o a lo sumo dos generaciones por año, y no se ha encontrado este insecto en ninguna otra especie de plantas en Santa Rosa (hay, sin embargo, muchas otras especies de *Megacerus* que se alimentan de las semillas de varias convolvuláceas en el parque; Janzen 1980).

Las flores de *I. trifida* son consumidas extensamente por un coleóptero meloideo, negro y grande, en el Parque Nacional Santa Rosa. Entre los insectos que se alimentan de hojas hay larvas del esfíngido *Agrius cingulatus*, varias larvas de ártidos y varios escarabajos crisomélidos. Los pécaris de collar en cautiverio, el venado de cola blanca y la danta comen muy ávidamente el follaje al igual que lo hacen en la naturaleza las dos primeras especies (Santa Rosa, 1978, 1979).

Las hojas de *I. trifida* tienen forma de punta de lanza de una o tres puntas, son pequeñas, glabras y los pecíolos son largos. Las ramas están unidas a un tallo principal que a su vez está conectado a un tubérculo grande del tamaño y forma de un camote (un cilindro grueso, con el eje largo en ángulo recto con la superficie de la tierra, con un peso de 0,2-1 kg). Los tubérculos son algo leñosos y se encuentran entre 30 y 50 cm por debajo del nivel del suelo. Cuando se les asa en el horno despiden un olor a camote asado, pero no llegan a suavizarse. No es clara la relación que pudiere existir entre esta planta y el camote domesticado.

Janzen, D. H. 1980. Host-specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *J. Ecol.* 68:929-52.

Schlesing, R. A. 1970. Sequence and timing of bee foraging in flowers of *Ipomoea* and *Aniseia* (Convolvulaceae). *Ecology* 51:1061-67.

***Jacaratia dolichaula* (Caricaceae) (Papaya Silvestre, Papaya de Venado, Wild Papaya)**
K. S. Bawa

Jacaratia dolichaula es un árbol pequeño de 8 m de alto, del sotobosque de bosques húmedos, muy húmedos, muy húmedo de premontano y pluviales de premontano, en claros por la caída de árboles, aunque también se encuentra en bosques maduros durante varios años antes de cerrarse el dosel. También a veces se le encuentra en vegetación secundaria nueva. La especie es dioica, y hay una diferencia profunda entre la morfología y la recompensa floral, el número promedio de flores en cada planta, y la periodicidad de floración entre las plantas masculinas y femeninas.

La floración comienza en noviembre y dura hasta junio, pero, las plantas individuales no siempre florecen durante más de ocho semanas. Las plantas masculinas florecen más temprano, que las femeninas. Por ejemplo, en la Estación de La Selva, al 30 de diciembre de 1977, solamente el 22% de las flores femeninas había florecido, comparado con el 55% de las masculinas; las plantas masculinas también tenían mayor cantidad de flores. La relación varía de 1:700 en la primera parte de la época de floración 1:5 al alcanzar el "pico." El sesgo en la relación también se debe en parte al mayor número de plantas. Las plantas masculinas pierden todas sus hojas antes de florecer, pero las femeninas nunca están sin hojas.

Las flores masculinas (fig. 7.67) son sésiles y se producen en manojos; el tubo de la corola es blanco, de hasta 100 mm de largo y termina en cinco verticilos de cinco estambres en cada uno, siendo los externos más largos. El pistilo es rudimentario, y consiste de un ovario poco desarrollado y una proyección en forma de estilo.

Las flores femeninas (fig. 7.67) se encuentran solas en tallos hasta de 40 mm de largo y carecen del tubo de la corola: los pétalos hasta de 40 mm de largo, están completamente libres y son de color verde pálido. El ovario, sin embargo, tiene cinco lóbulos blancos, petaloides, estigmáticos, que vistos desde arriba, parecen similares a los lóbulos de la corola de las flores masculinas.

Las flores masculinas se abren entre las 17 y las 18 horas, y duran dos noches, y luego se caen. El néctar es secretado poco después de la antesis, y el tubo de la corola generalmente contiene hasta 10 ul de néctar. Las flores femeninas quizá sean receptivas durante 4 ó 5 días a juzgar por la condición de las estigmas. Carecen de néctar pero producen una secreción estigmática, que en la especie emparentada, *Carica papaya*, se sabe contiene aminoácidos (Baker 1976). No se conoce si la savia sirve de recompensa floral, o si ayuda a la germinación del polen y al crecimiento del tubo del polen, o a ambas. Las flores femeninas tienen el mismo olor que las masculinas.

Los polinizadores principales son las polillas esfingidas. También se han observado mariposas que visitan las flores, pero aún hay dudas si juegan algún papel en la polinización.

Las flores femeninas, aparentemente, ofrecen muy poco o ninguna recompensa a los polinizadores pero



Fig. 7.67 *Jacaratia dolichaula*: Flores (femenina a la izquierda y masculina a la derecha). Fina La Selva, Distrito de Sarapiquí, Costa Rica (foto K. W. Bawa).

imitan las flores masculinas para poder ser polinizadas. Las polillas deben ser atraídas a las flores femeninas por su olor y por los glóbulos petaloides estigmáticos blancos. Quizá extienden sus proboscis dentro del canal estigmático, que recubre el ovario en forma longitudinal, para sacar el néctar, antes de percibir que el polen "equivocado" se deposita dentro del canal. Baker. (1976) ha llamado este tipo de sistema de polinización en *Carica papaya* una polinización "errada". La biología floral básica de diferentes especie de *Carica* y *Jacaratia*, en Caricácea, es la misma, y parece que la "polinización errada" o la imitación de las flores masculinas por las femeninas es común dentro de la familia.

La mímica, en apariencia, evolucionó debido a la disparidad entre el número de flores masculinas y femeninas; esta disparidad, en sí, puede deberse a las diferencias en la alocaación de recursos hacia la reproducción por plantas masculinas o femeninas, o a la competencia intrasexual entre masculinas, resultando en una constante producción de flores, o ambas alternativas (Bawa 1980). La floración temprana de las plantas masculinas puede también explicarse en términos de competencia intrasexual (Bawa 1980). La floración precoz de las flores masculinas también se puede explicar por la competencia intrasexual (Bawa 1980).

Los frutos tienen la misma morfología que los de la papaya, excepto que son más pequeños y de un color anaranjado pálido exteriormente y blancos en la parte interior. Se requiere aproximadamente 12 semanas para que los frutos maduren después de la polinización. Existen algunas evidencias, aún sin confirmar, de que hay partenocarpia, bien conocida en papaya. El fruto contiene numerosas semillas suaves (hasta 200) que germinan fácilmente sin pretratamiento. Las semillas de algunos frutos tienen una viabilidad de 0% (¿será un caso de partenocarpia?). Las semillas son bastante polimórficas de color y superficie; las semillas de un mismo árbol, sin embargo, son monomórficas para estos caracteres.

No se conocen los agentes dispersadores de la semillas, pero, se ha visto que las loras se alimentan de los frutos. A menudo se encuentran lascáscaras vacías alrede-

dor de los árboles y existe la posibilidad de que los agentes dispersadores de las semillas sean también los depredadores. No se conoce de daños en las semillas por insectos.

La variación en la expresión sexual de los árboles, aunque común en *Carica papaya* (Story 1977), no se ha registrado en ninguna de las 80 plantas en las que se ha estudiado esta expresión sexual durante tres períodos de floración.

En resumen, las diferencias entre las plantas masculinas y femeninas son pronunciadas. Junto a otros miembros de la familia, la especie constituye un material interesante para la investigación de los problemas de dimorfismo sexual y la selección sexual en plantas.

Baker, H. G. 1976. "Mistake" pollination as a reproductive system with special reference to the Caricaceae. In *Tropical trees: Variation, breeding and conservation*, ed. J. Burley and B. T. Styles, pp. 161–69. London: Academic Press.

Bawa, K. S. 1980. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae). *Evolution* 34:467–74.

Bullock, S. H., and Bawa, K. S. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rican rain forest. *Ecology* 62:1494–1504.

Story, W. B. 1977. Papaya. In *Evolution of crop plants*, ed. N. W. Simmonds, pp. 21–24. London: Longman.

***Jacquinia pungens* (Theophrastaceae) (Borriquito, Siempre Viva, Siempre Verde, False Evergreen, Needle Bush)**

D. H. Janzen

Esta planta, que probablemente tiene una sola especie pero, a la se le han asignado muchos nombres desde México hasta Panamá, es un árbol arbustivo teofrastáceo del subdosel (fig. 7.68), que es muy probable que uno descubra los extremos puntiagudos de sus hojas al recular sobre ellas. *J. pungens* también es conspicua por tener hojas en la estación seca en los bosques caducifolios de las bajuras que ocupa; sin embargo, permanece sin hojas durante la estación lluviosa (fig. 7.68b), haciendo que su nombre común en español esté muy equivocado.

Jacquinia pungens tiene forma de vida definitivamente arbustiva con muchas ramas y ramitas una más arriba que la otra. Las hojas pequeñas se encuentran en manojos, en una copa profunda. Esta forma de vida, tan atípica de una planta del sotobosque, no es del todo sorprendente, considerando que *J. pungens* crece en un desierto estacional (Janzen 1970). Al producir las hojas en la estación seca, la planta cosecha una enorme cantidad de recursos energéticos que pasan, sin ser aprovechados en su mayoría, por encima del dosel caducifolio. Esta heliófila

bota las hojas conforme comienzan las lluvias (cuando el dosel comienza a producir las) y permanece latente durante la estación lluviosa. Esta latencia no constituye una holgazanería por parte de la planta, ya que las reservas de almidones disminuyen progresivamente durante la estación lluviosa y al permanecer caliente durante esta estación húmeda, le cuesta a la planta latente hasta el 50% de sus reservas de carbohidratos en los tallos (Janzen y Wilson 1974). Durante este tiempo no está ni cosechando las reservas superiores del suelo ni del mantillo, ya que no tiene raíces laterales en estos estratos. En su lugar tiene una raíz pivotante larga y gruesa que penetra varios metros hasta donde encuentra la humedad para alimentar sus hojas durante la estación seca.

Las flores algo tubulares de color anaranjado rojo (fig. 7.69a) de *J. pungens* se producen cuando la planta está completamente llena de hojas y se cree que son polinizadas por colibríes, aunque no hay registros que avalen esta hipótesis. Cuando las hojas se abren por primera vez, las enteras están bien adheridas y se mueven hacia los lados de la boca del tubo de la corola, exponiendo el estigma para la deposición del polen. Los frutos esféricos de 2 a 3 cm de diámetro aparecen poco después de la floración, y comienzan a madurar de color amarillo a final de la estación seca. Algunos frutos no maduran sino varios meses después de entrar la estación lluviosa. Los frutos maduros indehiscentes tienen una cáscara gruesa (fig. 7.69), y un endocarpo o arilo dulce, jugoso, y de 2 a 10 semillas lisas achatadas ovales cerca de 100 mg de peso). Es presumible, que los frutos sean consumidos por aves o mamíferos que pasan las semillas intactas. Los frutos inmaduros tienen un sabor desagradable y quizá contienen el mismo veneno que se usa en la pesca (¿saponinas?).

J. pungens es una planta común en bosques caducifolios relativamente intactos, pero de seguro no forma una capa continua del sotobosque. El problema es, ¿por qué no es más común, si el bosque prácticamente no existe, cuando está fotosintetizando y cosechando con sus raíces? Además, ¿por qué es tan poco común este modo de cosechar recursos? Solamente los cactus terrestres, varias epifitas (cactus, orquídeas, bromelias) y algunos árboles con cortezas de vivo color verde (v.g., *Bursera* spp., *Parkinsonia aculeata*, *Prosopis juliflora*) son, aparentemente los principales fotosintetizadores de la época seca en los bosques caducifolios. Los árboles grandes y casi perennifolios, tales como *Hymenaea courbaril*, *Ficus* spp., *Andira inermis*, *Manilkara zapota*, *Mastichodendron capiri*, y *Brosimum alicastrum*, se asocian en sitios más húmedos.

Janzen, D. H. 1970. *Jacquinia pungens*, a heliophile from the understory of tropical deciduous forest. *Biotropica* 2:112–19.

Janzen, D. H., and Wilson, D. E. 1974. The cost of being dormant in the tropics. *Biotropica* 6:260–62.



Fig. 7.68 *Jacquinia pungens*. a) Corona con todo el follaje durante la época seca. b) Sin el follaje durante la estación lluviosa. Finca La Pacífica, cerca de Cañas, provincia de Guanacaste (fotos D. H. Janzen).

***Lantana camara* (Verbenaceae)**
(Cinco Negritos, Lantana)

D. W. Schemske

Este arbusto, el cual es probable sea originario de las Indias Occidentales (Moldenke 1973), se distribuye ahora en todo el mundo en hábitats perturbados, es muy común en potreros y orillas de caminos de toda Costa Rica, y es abundante en el Parque Nacional Santa Rosa, la Pacífica, y en la Península de Osa. Las plantas son de 1 a 2 m de alto y en ocasiones están armadas con agujones cortos. La floración y la fructificación continúan durante todo el año, "con picos" en los primeros dos meses de la estación lluviosa. Las inflorescencias son axilares y muy redondas, casi compuestas (capitadas) (fig. 7.70). La polinización manual de plantas en laboratorio indica que la especie es un exocruzador obligado (Barrows 1976). Las mariposas son los polinizadores primarios, con visitas poco frecuentes por colibríes.

Las flores son amarillas cuando se abren y gradualmente cambian de color hasta anaranjado, luego a rojo durante un período de 24 horas. Permanecen en la inflores-

cencia cerca de tres días, creando un "blanco" de flores amarillas en el centro rodeadas por verticilos sucesivos de flores anaranjadas y luego rojas. Únicamente las flores jóvenes amarillas secretan néctar; de modo que los polinizadores rara vez prueban las flores anaranjadas o rojas. Muller (1977) sugirió que las flores de colores múltiples pueden ser más atractivas para los polinizadores; pero, el experimento de comparar las tasas de visitas a las inflorescencias multicolores naturales no se ha llevado a cabo. Hay algunas especulaciones sobre mimetismo entre *Lantana camara*, *Asclepias curassavica*, y *Epidendrum radicans* orquídea, de color anaranjado, (Boyden 1980). La interpretación es que la convergencia floral aumenta la densidad "efectiva" de la planta con respecto a los polinizadores potenciales y aumenta las tasas de visitas. Sin embargo, la distribución, generalmente sin traslapar de estas especies en el campo no sugiere que la selección de la mímica por color mejoraría en forma significativa, las probabilidades de polinización.

El patrón centrípeto de la maduración floral y la retención de las flores más allá del período de producción



Fig. 7.69 *Jacquinia pungens*: a) Flores. b) Fruto abierto que muestra las semillas maduras y la pulpa que las rodea. Finca La Pacífica, cerca de Cañas, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos de D. H. Janzen).

de néctar, aumenta el tamaño de la plataforma de aterrizaje y la tasa de visitas de las mariposas grandes. En Osa, las mariposas grandes visitaron *Lantana camara* con preferencia sobre las flores azules de *Lantana trifolia*, una especie sintópica con inflorescencias más cortas (Schemske 1976). La longitud promedio del cuerpo de las mariposas de *Lantana camara* fue de 18,3 mm comparado con 12,2 mm para las de *L. trifolia*. Fueron observadas aproximadamente 24 especies de mariposas que visitaban *Lantana camara* en Osa, con tres ninfálicos (*Anartia jatrophae*, *A. fatima*, y *Agraulis vanillae*), tres piéridos (*Eurema daira*, *Phoebis sennae*, y *Ascia monuste*), y varias especies de hespéridos del género *Urbanus*, para un total de 85% de todas las visitas (Schemske 1976).

Además de aumentar el tamaño de la plataforma de aterrizaje, la retención de flores sin néctar, en la periferia de las inflorescencias, protege las flores interiores de los ataques *Trigona fulviventris*, una abeja meliponina que roba néctar abriendo la corola con sus mandíbulas. En Osa, 34% de las flores examinadas (N = 1,500) fue vandalizado, pero únicamente 23% de las flores amarillas en las inflorescencias rodeadas por flores mayores sin néctar fue comparado con 71% de aquellas de flores, sólo amarillas de las inflorescencias nuevas (Barrows 1976). No hay indicios de que los polinizadores evitaron visitar las flores saqueadas.

El fruto, dispersado por aves, es una drupa carnosa, esférica, de 3 a 6 mm de diámetro que contiene dos semillas y que madura rápidamente, cambiando de color, de verde oscuro a morado. Las aves de las familias Pipridae, y Thraupidae son las que más se ven alimentándose de los frutos de *Lantana*, con visitas ocasionales de los



Fig. 7.70 *Lantana camara*: Inflorescencia con botones sin abrir en el centro, flores amarillas recién abiertas alrededor y flores aún mayores, anaranjadas afuera. Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

mosqueros más frugívoros, Tyrannidae. Leck (1972) encontró que *Manacus vitellinus*, *Tyrannus melancholicus* y *Myiodynastes maculatus*, *Chlorophanes spiza* (Coerebidae) y *Dacnis cayana*, y *Tangara inornata* y *Euphonia fulvicrissa* son los principales explotadores de los frutos de *Lantana camara* en un claro en la Isla Barro Colorado en Panamá. En Costa Rica, se puede esperar que haya una aglomeración similar aunque más rica que las especies panameñas de *Manacus* y *Euphonia*, además de algunas tangaras, especialmente *Ramphocelus passerinii* y varios mosqueros (es probable *Myiozetetes similis*).

Las hojas son ricas en alcaloides y especialmente libres de daños por herbívoros. Esa virtual inmunidad a la herbivoría se debe en gran parte al "status" que tiene la planta de ser una plaga en los trópicos del Viejo Mundo. Hay varios informes sobre envenenamiento por *Lantana* en bovinos y ovejas.

- Barrows, E. M. 1976. Nectar robbing and pollination of *Lantana camara* (Verbenaceae). *Biotropica* 8: 132-35.
- Boydén, T. C. 1980. Floral mimicry by *Epidendrum ibaguense* (Orchidaceae) in Panama. *Evolution* 34: 135-36.
- Leck, C. F. 1972. Seasonal changes in feeding pressures of fruit- and nectar-eating birds in Panama. *Condor* 74:54-60.
- Moldenke, H. H. 1973. Verbenaceae. In Flora of Panama, ed. R. E. Woodson and A. W. Echery. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 60:41-148.
- Müller, F. 1877. Letters to the editor. *Nature* 17:78-79.
- Schemske, D. W. 1976. Pollinator specificity in *Lantana camara* and *L. trifolia* (Verbenaceae). *Biotropica* 8: 260-64.



Fig. 7.71 *Lecythis costaricensis*: Tronco y base (al centro) de corteza muy agrietada; bosque pluvial primario (la palmera que se ve a la derecha es *Welfia georgii*). Finca La Selva, distrito de Sarapiquí, Costa Rica, mayo de 1974. (foto G. W. Hartshorn).

***Lecythis costaricensis* (Lecythidaceae)**
(Jícara, Olla de Mono, Monkey Pot)
 G. S. Hartshorn

El género *Lecythis* es uno de los diez géneros de Lecythidaceae endémicos de los Neotrópicos. Aunque es una familia pequeña, con cerca de 100 especies, es bien conocida por sus árboles grandes, por sus frutos operculados llamativos, y por sus nueces comestibles. La especie más conocida por supuesto, es la nuez del Brasil (*Bertholletia excelsa*), uno de los árboles más diseminados y más fácilmente reconocidos de la Cuenca del Amazonas. Algunas especies de *Lecythis* (v.g., *L. zabucajo*) son conocidas por sus nueces sapucaia, paraíso, o crema. Sin embargo, es sabido que las semillas de *L. minor*, contienen cantidades tóxicas apreciable de selenio (Kerdal-Vargas 1966); los síntomas más conocidos son la pérdida de las uñas de las manos y del cabello entre la gente que las comen.

Lecythis costaricensis Pittier se encuentra en la zona de vida tropical muy húmeda en las bajuras del Atlántico de Panamá, Costa Rica, y Nicaragua, que es el ámbito de distribución más norteño de las 45 especies del género. Mori (1970) dice que hay "rodales casi puros" de *L. costaricensis*, dando como ejemplo el que está por encima de San Clemente (Provincia de Limón), pero también se le encuentra en muy baja densidades. En La Selva es un árbol raro del dosel, con el tronco, de hasta 175 cm de diámetro y 45 m de alto (fig. 7.71).

La corteza exterior de *L. costaricensis* es café oscura, con grietas verticales muy marcadas (fig. 7.71) que hace que los árboles grandes sean fácilmente reconocidos. Los árboles con un diámetro menor de 40 cm DAP no tienen las grietas prominentes en la corteza exterior. La corteza interior, de color beige amarillo, consiste de numerosas capas fibrosas delgadas, características de la familia. Las tiras largas de la corteza interior de *Lecythis* y *Eschweilera* se usan como cordelería en la Cuenca del Amazonas.

También se usa la corteza interior de Lecythidaceae para calafatear embarcaciones, para hacer papeles de cigarrillos, para yesca, y en la curtiembre (Record y Hess 1943).

Las hojas de *L. costaricensis* son simples, alternas, sin estípulas, sobre pecíolos de 5 mm de largo; la lámina, de 7-8 cm, es glabra, delgada, y oblongo-lanceolada, con el margen claramente crenulado y serrado. Es uno de los pocos árboles caducifolios del bosque tropical muy húmedo que pierde todas sus hojas durante la estación lluviosa. Las hojas caen algo abruptas justo antes de la segunda semana después del período de floración en mayo-agosto.

Las flores de Lecythidaceae tienen una capucha estaminal característica que cubre un disco de estambres alrededor del pistilo. Las flores de *L. costaricensis* son de color azul claro y blanco. Se encuentran en panículas terminales. La dificultad de abrir la capucha estaminal sugiere que los polinizadores son abejas grandes euglosinas.



Fig. 7.72 *Lecythis costaricensis*: Izquierda fruto abierto, e intacto a la derecha; tapón del fruto y semillas (dos intactas con arilos blancos y dos partidas). Finca La Selva, distrito de Sarapiquí, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

El fruto de *L. costaricensis* es un pixidio ovoide, de 12 a 20 cm de ancho y de 20 a 30 cm de hondo, con una pared leñosa de 2 a 3 cm de grueso y de color café y liso en la parte exterior (fig. 7.72). La capa del pixidio es un opérculo en forma de cúpula de 2 a 3 cm de alto y de 8 a 10 cm de ancho, con una columna central con cuatro aletas. Los frutos penden "al revés", de modo que cuando las semillas están maduras en marzo o en abril, la "tapa" del opérculo se cae, dejando ver de 20 a 50 semillas funiculadas.

Las semillas de *L. costaricensis* son de 4 a 5 cm de largo y de 1,5 a 2 cm de grueso y tienen una corteza gruesa estriada de color café. Un funículo grueso, aceitoso, de color blanco mantiene las semillas bien adheridas al lado proximal interior (superior) del pixidio (fig. 7.72). Los murciélagos frugívoros, especialmente *Artibeus jamaicense*, aterrizan sobre el borde del pixidio para halar la semilla y el funículo, luego se llevan ambos a un comedero nocturno en donde consumen el funículo y dejan caer las semillas. En Trinidad, se ha estudiado la dispersión de la nuez sapucaia por murciélagos *Phyllostomus hastatus* (Greenhall 1965).

Las semillas de *L. costaricensis* son muy apetecidas por los roedores terrestres, como lo prueban las marcas de los dientes dejados en los pixidios caídos que aún tienen el opérculo intacto. También se dice que los roedores que se alimentan de las semillas caídas cerca de los árboles de *L. costaricensis* atraen a la culebra cascabel muda (P. Slud, comm. pers.).

El nombre "olla de mono" se refiere a que los monos, al meter la mano dentro del pixidio y cerrarla, no la pueden sacar después, o también, porque el pixidio vacío con algún cebo adentro sirve para atrapar los monos. El género más común, (*Eschweilera*), tiene pixidios más pequeños y más achatados que dejan caer el opérculo al madurar. Los géneros *Cariniana* y *Couratari* tiene pixidios mucho más angostos y tubulares con numerosas semillas aladas. Pero *Couroupita* tiene al pixidio en forma de bala de cañón sobre ramas estrictamente reproductivas alrededor del tronco inferior.

Muchos árboles grandes de *Lecythydaceae* son muy valiosos por su madera. La madera de Abarco (*Cariniana pyriformis*) se ha exportado desde el Chocó colombiano hacia Europa Occidental para ebanistería por más de una década. *L. costaricensis* es de color amarillo claro; se le usa en la construcción pesada y para durmientes de ferrocarril. Hay muy buenos árboles maderables de los géneros *Bertholletia*, *Cariniana*, *Couratari*, *Eschweilera*, y *Lecythis*.

Greenhall, A. M. 1965. Sapucaia nut dispersal by greater spear-nosed bats in Trinidad. *Carib. J. Sci.* 5:167-71.

Kerdal-Vargas, F. 1966. The depilatory and cytotoxic action of coco de mono (*Lecythis ollaris*) and its relationship to chronic seleniosis. *Econ. Bot.* 20:187-95.

Mori, S. 1970. The ecology and uses of the species of *Lecythis* in Central America. *Turrialba* 20:344-50.

Record, S. J., and Hess, R. W. 1943. *Timbers of the New World*. New Haven: Yale University Press (pp. 226-27).

Whitmore, J. L., and Hartshorn, G. S. 1969. *Literature review of common tropical trees*. Contribution no. 8. Seattle: University of Washington College of Forest Resources (pp. 60-61).

Luehea candida (Tiliaceae) (Guácimo Molenillo, Molenillo)

W. A. Haber y G. W. Frankie

Luehea candida "Guácimo Molenillo", se encuentra desde México a Colombia, hasta elevaciones de 1.100 m (Standley 1937-38). En Costa Rica es un árbol común de bosque seco tropical de las provincias de Guanacaste y del norte de Puntarenas, en elevaciones o en alturas secas (bosque semicaducifolio) así como a lo largo de los ríos más grandes en donde el bosque es principalmente perennifolio. Los adultos son de tamaño moderado (10 a 20 m), alcanzando el subdosel del bosque. La mayoría de los individuos tienen varios fustes o un crecimiento conspicuo por ramificado. Las características de diagnóstico incluyen las hojas dentadas grandes y pubescentes con una venación palmeada; flores grandes blancas (7 a 8 cm de diámetro) de cinco pétalos y varios cientos de estambres y estaminoides (fig. 7.73a); y frutos de 5 a 8 cm de largo, con cinco estrías cubiertas de una pubescencia de color café.

La floración va desde finales de mayo a los primeros días de julio, después del comienzo de las primeras lluvias fuertes de la estación húmeda (Frankie, Baker y Opler 1974). A menudo se pueden encontrar individuos en flor durante febrero y marzo si están a la orilla de zanjas de irrigación o en campos anegados durante la estación seca.

Las flores se abren una o dos horas después de que oscurezca e inmediatamente liberan una fragancia fuerte y agradable. Las grandes cantidades de néctar y de olor atraen muchas especies de mariposas nocturnas (Sphingidae), que son los polinizadores principales (Haber y Frankie 1980). La secreción de néctar cesa al poco tiempo de haber amanecido, pero los residuos de polen y de néctar atraen grandes cantidades de visitantes diurnos incluyendo colibríes, abejas, y mariposas, sin embargo, polinizan muy pocas flores (Haber y Frankie 1982).

Los frutos se desarrollan lentamente durante el resto de la estación lluviosa y gran parte de la estación seca. Maduran en febrero y marzo, cerca de 7 meses después de la polinización (Frankie, Baker y Opler 1974). La vaina leñosa se abre en el árbol a lo largo de las cinco estrías longitudinales, permitiendo que las semillas aladas salgan poco a poco cuando los vientos alisios fuertes de la estación seca sacudan los frutos. Esto coincide con muchos árboles del bosque seco que están sin hojas. Las semillas germinan poco tiempo después de comenzadas las primeras lluvias (mayo) de la estación húmeda (Frankie, Baker, y Opler 1974).

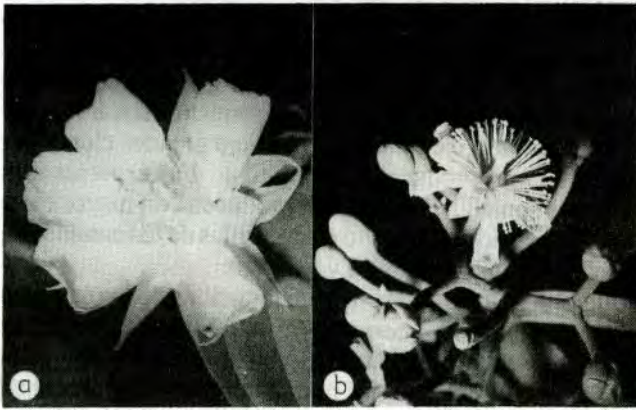


Fig. 7.73 *Luehea*: a, Flor recién abierta de *L. candida* durante la noche. b, Flor recién abierta de *L. seemannii* durante la noche. Costa Rica (fotos W. A. Haber y G. W. Frankie).

L. candida, al igual que muchos árboles de la provincia de Guanacaste, permanece sin hojas durante parte del año. Los árboles pierden sus hojas de enero a abril (Frankie, Baker, y Opler 1974). Las hojas nuevas brotan en mayo al comienzo de las primeras lluvias, de modo que la mayoría de los individuos están cubiertos de hojas cuando empieza la floración.

Entre los herbívoros, se encuentran dantas y monos aulladores, así como una gran cantidad de larvas de polillas. Una especie de oruga, en particular, causa grandes daños en las flores. Las larvas se entierran en el ovario por el estilo y se comen los óvulos. Otra especie de polilla oviposita en los frutos inmaduros en julio. Las orugas penetran el fruto mientras aún está suave y pueden consumir las semillas en desarrollo. Los roedores y los monos comen ávidamente las semillas (D. H. Janzen cm. pers.).

Además, hay dos especies de *Luehea* que son simpátricas con *L. candida* en la provincia de Guanacaste. *L. speciosa* Willd., "Guácimo macho", es muy similar a *L. candida* pero sus hojas son más pequeñas, más rígidas y retusas, y más individuos tienen el tronco sencillo y recto. Los frutos son pequeños (3,4 cm de largo), con estrías indeterminadas. Las flores de *L. speciosa* son casi idénticas a *L. candida* pero *L. speciosa* florece muy temprano en la estación seca (noviembre a enero) (Frankie, Baker y Opler 1974). El ámbito en Costa Rica es más extenso que aquel de *L. candida*. *L. speciosa* llega a elevaciones superiores (hasta cerca de 1400 m) y se le encuentra comúnmente en el Valle Central, cerca de Alajuela.

L. seemannii Triana y Planch., "Guácimo," crece a lo largo de ríos y en bajos húmedos de la Provincia de Guanacaste en donde es uno de los árboles más altos del bosque semiperennifolio (35 a 40 m). Las hojas son similares a las de las otras dos especies; sin embargo, son de color verde olivo conspicuo en el lado superior y café herrumbroso por debajo. Los frutos son algo más pequeños que aquellos de *L. speciosa*, y tienen estrías prominentes como las de *L. candida*. Las flores blancas (enero a marzo) son solamente de 1,5 a 2 cm de diámetro con pétalos inconspicuos, y tienen un aspecto de hisopos

redondos y pequeños debido a sus numerosos estambres (fig. 7.73b). *L. seemannii* es un elemento más característico de las zonas de vida húmedas y muy húmedas de las bajuras del Atlántico (regiones de Puerto Viejo y de Upala) y de las bajuras del Pacífico Sur (Puntarenas a Península de Osa) (Holdridge *et al.* 1971; Allen 1956; observaciones de los autores). Se está haciendo muy escasa en el bosque seco debido a que su hábitat es apropiado para la siembra de caña de azúcar (Finca Taboga, Comelco). Hay algunos ejemplos prominentes en la Carretera Interamericana entre Barranca y Cañas y en los bosquetes al noroeste de Barranca.

Allen, P. H. 1956. *The rain forests of Golfo Dulce*. Stanford: Stanford University Press.

Frankie, G. W.; Baker, H. G.; and Opler, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881-919.

Haber, W. A., and Frankie, G. W. 1982. Pollination ecology of *Luehea* (Tiliaceae) in Costa Rican dry forest: Significance of adapted and non-adapted pollinators. *Ecology*, in press.

Holdridge, L. R.; Grenke, W. C.; Hatheway, W. H.; Liang, T.; and Tosi, J. A., Jr. 1971. *Forest environments in tropical life zones: A pilot study*. Oxford: Pergamon Press.

Standley, P. C. 1937-38. *Flora of Costa Rica*. Chicago: Field Museum of Natural History.

Lycopodium (Pteridophyta) (Licopodio, Club Mosses)

J. M. Beitel

Los licopodios (*Lycopodium* en un amplio sentido de la palabra), comprenden uno de los grupos más grandes con respecto al número de especies (cerca de sesenta) en Costa Rica. El género es muy variado en su morfología, su historia, su forma de vida y sus hábitats, y por esta razón a veces se le clasifica en géneros segregados. Como grupo, esas plantas son hierbas perennes con hojas en (micrófilas) espiral que poseen una única vena y esporangios solos en forma de riñón en las axilas en el lado superior de la hoja. La generación sexual es notablemente diversa, tanto morfológica como nutricionalmente. Los gametofitos, que germinan desde esporas producidas por la generación esporofítica, forma más conocida, parecen desde "alfileros" diminutos fotosintéticos superficiales, hasta bastones ramificados subterráneos (o epifíticos), micorrízicos. Este último tipo puede ser de larga vida, hasta de 7 a 10 años antes de producir un esporofito.

Los hábitats en que se encuentran comúnmente estas plantas en Costa Rica son el bosque pluvial, desde las bajuras hasta el bosque nuboso, en altitudes semejantes a páramos y en las orillas de los caminos. Las especies del bosque pluvial son principalmente epifitas colgantes de

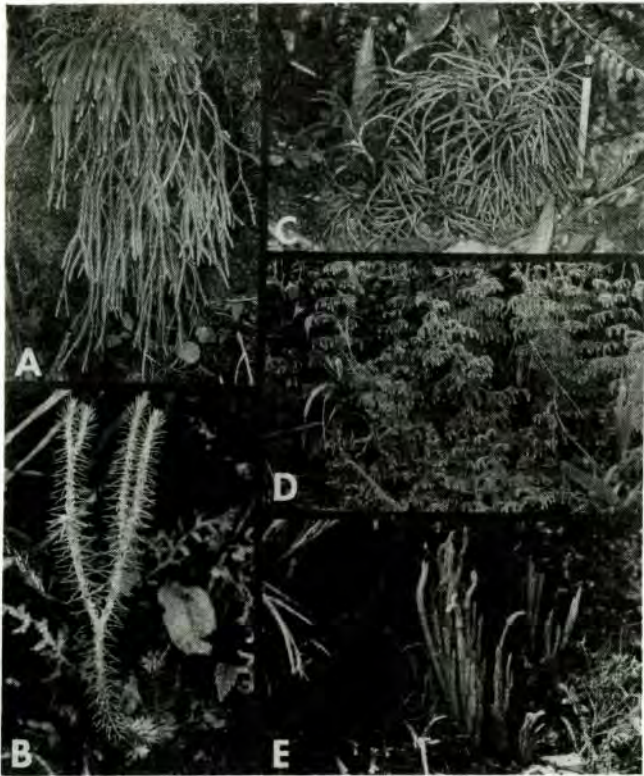


Fig. 7.74 *Lycopodium*: a) *L. verticillatum*, licopodio epifítico con regiones fértiles indiferenciadas; nótese la ramificación isodictótoma y las ramas nuevas que salen de la base. b) *L. reflexum*, licopodio terrestre con ramas isodictótomas y esporangios en axilas de hojas indiferenciadas. c) *L. thyoides*, rizoma rastrero con ramas erectas extremadamente planas y hojas muy reducidas en cuatro hileras. d) *L. cernuum*, planta muy común de las orillas de los caminos; nótese los estróbilos diferenciados al extremo de las ramas decumbentes. e) *L. contiguum*, de rizoma rastrero y ramas erectas nótese los estróbilos sésiles diferenciados. Costa Rica (fotos J.M. Beitel).

ramas y horquetas de los árboles que las albergan. La ramificación es estrictamente dicótoma (una característica de los miembros del género segregado *Huperzia*), y las plantas a menudo cuelgan hacia abajo 50 a 100 cm, produciendo ramas nuevas durante todo el año en la base de las ramas viejas. Es difícil diferenciar las regiones fértiles de las estériles, como ocurre entre *L. dichotomum* y *L. verticillatum* (fig. 7.74a) o pueden ser modificadas en manojos flojos como en *L. callitrichaefolium*.

Los gametofitos de las especies epifíticas hasta ahora encontradas han sido bastones micorrízicos de libre ramificación que crecen en el humus acumulado en las ramas y horquetas de árboles del bosque pluvial. La naturaleza ramificadora del gametofito y de los cuerpos gametofíticos especializados y pequeños de dispersión (gemmae) representan la producción vegetativa bruta en las especies epifíticas, ya que las epifitas carecen de rizomas rastreros. Las ramas colgantes sí poseen el potencial para producir raíces, debido a la producción de raíces adventicias, aunque muy raramente se ve este tipo de reproducción.

En forma aproximada, las dos terceras partes de las especies de *Lycopodium* comunicadas de Costa Rica son

epifitas del bosque pluvial. Son semejantes a las orquídeas, en donde hay muchas especies, la mayoría de ellas poco comunes. Las poblaciones se componen de individuos diseminados, y rara vez se forman grandes colonias o clones. Por otro lado, las especies terrestres son inferiores con respecto a la cantidad, pero forman grandes clones por medio de la reproducción vegetativa. Las especies más comunes son aquellas que se reproducen con mayor éxito en sitios perturbados, como en las orillas de los caminos en áreas de bosques pluviales y nubosos.

Una maleza pantrópica de las orillas de los caminos es el *Lycopodium cernuum* (fig. 7.74d). Semejando pequeños árboles de Navidad con los "estróbilos" colgando de las puntas de las ramas laterales, las plantas se reproducen vegetativamente, pues forman grandes clones por medio de sus estolones aéreos. El único órgano que garantiza la perennidad es la punta del estolón; el resto de la planta se torna amarilla y muere al liberarse las esporas. Las esporas germinan en suelos minerales expuestos para formar diminutos gametofitos en forma de alfileros (una característica del género segregado *Lycopodiella*).

El muy conocido licopodio "cuerno de venado", *L. clavatum*, se desparrama desde las orillas de los caminos, reproduciéndose principalmente por medio de un rizoma rastrero vigoroso. Las ramas perennifolias estériles, erguidas y se ramifican como los cuernos de venado, están cubiertas por muchas hojas, cada una con la punta como un cabello. Las hojas fértiles se congregan en estróbilos sobre tallos largos, desnudos, de tres a cinco en cada tallo. El gametofito de *L. clavatum* es subterráneo y micorrízico, cerca del tamaño, forma y color de la carne de una nuez.

La otra especie, se encuentra en cortes de caminos húmedos, perturbados es *L. reflexum* (fig. 7.74b), está emparentada muy de cerca con las especies epifíticas, por carecer de rizoma fuerte bien definido y porque produce ramas nuevas desde la base de las viejas. Sus cepas de ramas perennifolias erguidas, que siempre se bifurcan en dos partes iguales, son semejantes a hisopos de limpiar botellas, debido a sus numerosas hojas y a la falta de un estróbilo. En Costa Rica, la única interacción de insectos conocida hasta ahora en el género *Lycopodium*, un género bien dotado de alcaloides complejos, es entre *L. reflexum* y un coleóptero (Coleoptera: Curculionidae: Cryptorhynchinae). Las larvas de esta nueva especie de gorgojo penetran el tallo, produciendo áreas rojizas que debilitan las ramas verticales. El gorgojo sale de la planta como adulto y se alimenta de las hojas nuevas y de los extremos de las ramas.

Estos licopodios en áreas de páramo, elevaciones altas, dominadas por bambúes, como los que se encuentran en el Cerro de la Muerte, constituyen un elemento importante y conspicuo de la cubierta herbácea. *L. clavatum* y una especie emparentada, *L. contiguum* (fig. 7.74e) de estróbilos sésiles, al igual que el "pino reptante", *L. thyoides* son muy comunes. Esta última (figura 7.74c) tiene ramas erguidas muy aplanadas, las hojas pequeñas fusionadas en cuatro hileras (una ventral, una dorsal, y dos laterales) y estróbilos en tallos largos y desnudos. Aunque no se conocen los gametofitos de *L. thyoides*, las especies

muy cercanas de la zona templada norteña (todas ellas en el género segregado *Diphasiastrum*) tienen gametofitos subterráneos en forma de zanahorias diminutas.

Las muy variadas (y taxonómicamente confusas) especies emparentadas con *L. reflexum* en estas áreas elevadas, tales como *L. hippurideum*, *L. erythraeum*, *L. crassum*, y *L. saururus* forman cepas de hasta 40 cm de alto y 40 cm de diámetro y tallos en algunas hasta de 2 cm de diámetro. Aunque la mayoría de las especies se ramifican en dos porciones iguales, erguidas, como *L. reflexum* y la mayoría de los miembros terrestres de *Huperzia*, en una especie de dudosa identificación, una de las ramas de cada dicotomía sirve como un rizoma rastrero y el otro forma ramas erguidas.

- Beitel, J. M. 1979. Incidence of epiphytism in the lycopsids. *Am. Fern J.* 69:83–84.
- Beitel, J. M., and Bruce, J. G. 1978. Snout beetle herbivory in the clubmoss *Lycopodium reflexum*. *Bot. Soc. Am., Misc. Ser.* 156:16 (abstr.).
- Bruce, J. G., and Beitel, J. M. 1979. A community of *Lycopodium* gametophytes in Michigan. *Am. Fern J.* 69:33–41.
- Ollgaard, B. 1979. Studies in Lycopodiaceae. 2. The branching patterns and infrageneric groups of *Lycopodium* sensu lato. *Am. Fern J.* 69:49–61.
- Wee, Y. C. 1979. The development of plantlets from strobilus branches in *Lycopodium phlegmaria*. *Am. Fern J.* 69:80–82.

Macfadyena unguis-cati (Bignoniaceae) (Uña de Gato, Catclaw Bignone)

A. H. Gentry

El bejuco común del bosque seco, *M. Junguis-cati* es de muy amplia distribución; también se encuentra, aunque esporádicamente, en los bosques húmedos y muy húmedos, desde México hasta Argentina, un fenómeno típico de distribución de especies dispersadas por el viento.

Macfadyena unguis-cati florece “explosivamente” hacia el final de la estación seca; muchas plantas florecen al mismo tiempo. El período de floración dura unos pocos días. Las flores tubulares, campanuladas, de color amarillo anaranjado brillante, son polinizadas por abejas. Los frutos lineares son increíblemente largos, hasta más de 100 cm, y tienen semillas bialadas que son dispersadas por el viento.

“Uña de gato” es única por tener dos formas juveniles bien determinadas. Las plántulas jóvenes son erguidas, con algunas hojas simples, opuestas, alargadas. La etapa de plántula (fig. 7.75) luego da origen a un bejuco delgado con hojas bifoliadas diminutas, cada una de ellas con un zarcillo trífido con una “uña de gato” en el extremo. Esta etapa juvenil es tan fotofóbica que se arrastra por el suelo directamente hacia el primer obstáculo que interrumpe la luz, generalmente el tronco de un árbol, y de

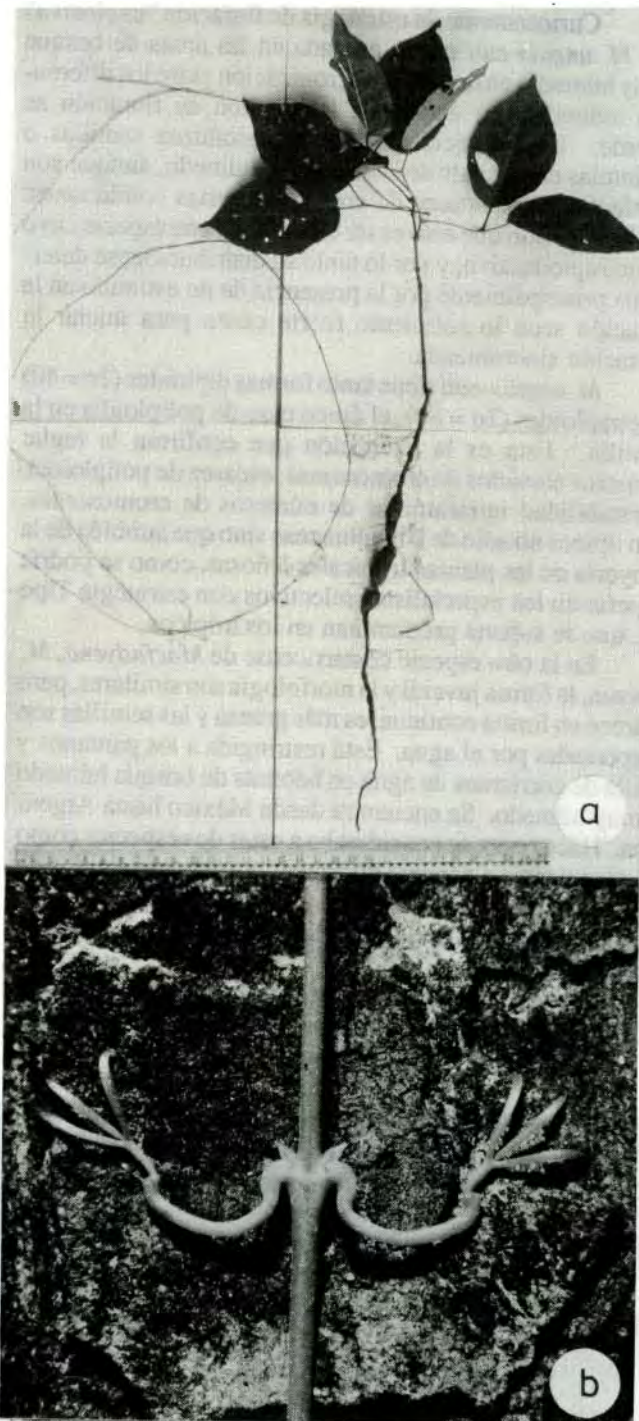


Fig. 7.75 *Macfadyena unguis-cati*: a) Plántula madura con guía terminal recién brotada, que se convertirá en bejuco trepador; los tubérculos de las raíces se toman flácidos durante esta época (la regla es de 30 cm). b) Estructuras abrazadoras de una rama pequeña de *M. unguis-cati*. Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

ahí hacia arriba por éste, valiéndose de sus zarcillos para trepar. La forma juvenil es tan característica que fue descrita como un género nuevo, *Microbignonia*. La forma adulta, que cuelga libremente, tiene hojas bifolioladas mucho más grandes, sin zarcillos. La forma juvenil es más común que el estado adulto y puede perdurar por muchos años.

Curiosamente, la estrategia de floración “explosiva” de *M. unguis-cati* queda anulada en las áreas de bosque muy húmedo, en donde la sincronización entre los diferentes individuos, y aun la de la estación de floración se pierde. Esta especie es raro que produzca semillas o plántulas en hábitats de bosque muy húmedo, aunque son perfectamente capaces de crecer bajo estas condiciones. Se ha sugerido que esto es un ejemplo de una especie cuyo éxito reproductivo, y por lo tanto su distribución, se determina principalmente por la presencia de un estímulo en la estación seca lo suficiente fuerte como para iniciar la floración sincronizada.

M. unguis-cati tiene tanto formas diploides ($2n = 40$) y tetraploides ($2n = 80$), el único caso de poliploidia en la familia. Esta es la excepción que confirma la regla: números elevados de cromosomas, escasez de poliploidia, y estabilidad intrafamiliar de números de cromosomas, son típicos no sólo de Bignoniaceae sino que también de la mayoría de las plantas tropicales leñosas, como se podría esperar en los especialistas selectivos con estrategia Tipo K., que se supone predominan en los trópicos.

En la otra especie costarricense de *Macfadyena*, *M. uncata*, la forma juvenil y la morfología son similares, pero florece en forma continua, es más gruesa y las semillas son dispersadas por el agua. Está restringida a los pantanos y orilla de corrientes de agua en hábitats de bosque húmedo y muy húmedo. Se encuentra desde México hasta Argentina. Hace poco, se consideraba a estas dos especies como pertenecientes a géneros diferentes porque las semillas de una son dispersadas por el agua y las de la otra por el viento, un buen ejemplo de la falibilidad de la “taxonomía de herbario”.

A menudo se cultiva *Macfadyena unguis-cati* como planta ornamental en los trópicos y subtropicos y hace

pocos años comenzó a convertirse en una maleza a lo largo de la costa del Golfo de México en los Estados Unidos.

Gentry, A. H. 1974. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61:728–59.

Mangroves (Mangles, Mangroves)

D. S. Simberloff

Los mangles (*fig. 7.76, 7.77*) constituyen un grupo de plantas leñosas no emparentadas que crecen en las costas tropicales protegidas (*fig. 7.76c*); ocupan hábitats físicos que en las regiones templadas serían ocupados por marismas salobres. Se desconoce el porqué no hay mangles en las zonas templadas. Hay más mangles en Asia Tropical y Australia que en la América (hasta sesenta especies en un solo pantano), aunque en Costa Rica puede haber cinco especies. La palabra “mangle” no es una clasificación taxonómica precisa; generalmente se designa con este nombre a cualquier árbol que crece directamente en, o cerca, de la zona de mareas.

En la Costa Pacífica de Costa Rica (*v.g.*, en Golfito) se puede ver el mangle rojo (*Rhizophora harrisonii*, =*R. brevistyla*), el mangle de té (*Pelliciera rhizophorae*), los mangles negros (*Avicennia germinans* y *A. bicolor*), el mangle blanco (*Laguncularia racemosa*) y, muy raramente, *Conocarpus erecta*. En algunas partes, hay únicamente unas pocas de estas especies. Por ejemplo, en Chomes no hay *Pelliciera* o *Conocarpus*, y en Playas del Coco se encuentran únicamente muy pocos ejemplares de



Fig. 7.76 Manglares: *a*) Manglar de cinco especies en el delta del Río Térraba en la costa de Palmar Sur, Costa Rica. *b*) Interior de un manglar panameño; la capa total de arbustos está compuesta por *Acrostichum aureum*. Tallo de *Rhizophora mangle* adulto. Llorona, Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).



Fig. 7.77 Mangles: a) Rodal puro de *Rhizophora mangle*, Islas vírgenes británicas, Mar Caribe. b) Plántula de *Pelliciera rhizophorae* germinando en un lodazal estuarino, cerca de Hacienda Palo Verde, provincia de Guanacaste, Costa Rica. Gambas de árboles adultos de *Pelliciera rhizophorae* durante la marea baja en Boca Barranca, cerca de Puntarenas, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

Rhizophora. En la Costa del Atlántico hay solo cuatro especies, el rojo (*Rhizophora mangle*), el negro (*Avicennia germinans*), el blanco (*Laguncularia racemosa*), y *Conocarpus erecta*. En ambas costas a veces se ve el helecho *Acrostichum aureum* en los puntos más elevados dentro del manglar, orquídeas y bromelias epifíticas en los propios árboles de mangle.

Por estar tan íntimamente asociados al mar, se ha producido la evolución de caracteres específicos entre los mangles. Algunos están claramente adaptados para la

existencia en las costas; en otros, estos caracteres son menos patentes, pero en virtud de su frecuencia dentro de las especies de mangles no emparentados y por su rareza en otros estratos del reino vegetal, se puede deducir que son valiosos en un hábitat marino. Los problemas más obvios son fisiológicos y fueron reconocidos precozmente: “¿Por qué razón es que el mar no alimenta a los árboles? ¿Será por la misma razón que no alimenta a los animales terrestres? Platón, Anaxágoras, y Demócrito piensan que las plantas son animales terrestres. ¿Por qué, aun cuando el agua de mar sea alimento para las plantas marinas, así como lo es para los peces, no servirá para alimentar las plantas terrestres? Tal vez no pueda penetrar las raíces debido a su espesor, ni ascender, por razón de su peso, porque eso, dentro de otras cosas, de muestra que el agua de mar es pesada y terrenal, ya que muy fácilmente sustenta a barcos y a nadadores” (Plutarco, *Moralia*, A. D. 70). Los mangles *no necesitan* sal; en el laboratorio varios de ellos crecen mejor en agua dulce que en agua de mar, lo que conduce a la interesante pregunta, más allá del ámbito de esta introducción, del porqué están los mangles limitados a los litorales y no se encuentran en agua dulce o sobre tierras elevadas). Hay tres modos principales de tratar el problema de la sal: (1) mayor tolerancia a concentraciones altas en la savia que en la mayoría de las plantas, (2) almacenamiento de las hojas mayores antes que se caigan, y (3) secreción activa desde hojas y raíces. Los diferentes mangles emplean diferentes combinaciones y diferentes variaciones de estos tres mecanismos. Por ejemplo, *Avicennia* concentra la sal y la secreta a través de glándulas foliares, mientras que *Rhizophora* la excluye activamente por medio de las raíces y la elimina, la poca que penetra, lo almacena en sus hojas. Por abscisión, como consecuencia, las hojas viejas de *Rhizophora* son suculentas.

Anatómicamente, el aspecto más sobresaliente de los manglares es la morfología poco común de las raíces. El mangle rojo tiene raíces fúlcreas que se arquean desde el tronco y se ramifican para formar dos o más raíces (figs. 7.76c, 7.77a), que a su vez pueden repetir este mismo proceso; se ha visto hasta siete niveles de esta ramificación. También hay raíces aéreas desde alturas superiores a 10 m y que también pueden ramificarse en su descenso una o más veces. Aunque esta gran cantidad de raíces es para sostener el árbol, su función principal es la de promover la aereación. Aunque *Avicennia* no tiene raíces descendentes ni fúlcreas, sus raíces subterráneas irradian varios metros de la planta para producir ramas delgadas llamadas “neumatóforos” que salen del suelo en grandes cantidades, como clavos en los radios de una rueda y cuya función es la de ayudar a las raíces en el intercambio de gases. *Pelliciera* tiene gambas que ayudan en la aereación (fig. 7.77c); *Laguncularia* tiene neumatóforos semejantes a los de *Avicennia*, aunque muy rara vez emergen de la tierra.

Finalmente, la mayoría de los mangles tienen plántulas vivíparas (propágulos) que son dispersadas por el agua (la semilla se convierte en una planta pequeña estando aún adherida al árbol paterno). Las semillas del mangle rojo son largas y puntiagudas y pueden flotar por

lo menos hasta doce meses, para luego implantarse en el sustrato adecuado. Las semillas del mangle té, entre las más grandes de las dicotiledóneas, son parecidas a cebollas pesadas, muy puntiagudas (fig. 7.77b). Las plántulas del mangle blanco son lenticuladas y flotan en virtud de su pericarpo, mientras que las del mangle negro tienen la forma y el tamaño de habas. Todos estos propágulos flotan y se implantan al encontrar un sustrato lo suficientemente firme para que ni las olas ni las mareas las puedan desalojar mientras se desarrollan sus raíces. Las plántulas de los mangles blanco y negro producen raíces aún mientras están flotando.

Se podría suponer que los mangles se encuentran zonificados en una gradiente en donde aquellos, de propágulos más grandes, están hacia el mar y los más pequeños hacia el interior, en el mismo orden en que caen al sustrato. Esto generalmente es cierto, en especial, en donde hay una gradiente pronunciada y constante. En donde la gradiente es poco pronunciada o irregular (como en Golfo), o donde las corrientes son características, o heterogéneas u homogéneas, la zonificación es pobre o no existe, a menos que el lado exterior esté poblado por *Rhizophora*, y aunque haya *Avicennia* en las islas muy cerca de la costa o en las lagunas.

Las raíces de los mangles constituyen un hábitat marino importante y poco común. Las esponjas, ostiones, los tunicados, corales, cirripedios, algas y otros organismos sésiles colonizan las raíces del mangle rojo y, en menor grado, las del mangle de té, aunque, en áreas en donde hay limo muy fino, es menos pronunciada su colonización en las raíces. Una vez establecida esta comunidad "epifítica", es a su vez colonizada por especies más móviles—peces, poliquetos, anfípodos, isópodos, cangrejos, langostas, camarones, calamares— que se alimentan, ya sea de organismos adheridos a los mangles o que estos albergan. La caída de las hojas y la subsiguiente descomposición microbiana y fungosa, aunada al hecho que de muchos peces e invertebrados viven ahí, hace que los mangles e islas sean contribuyentes muy importantes para la productividad marina. La destrucción de los mangles en Costa Rica (v.g., en Chomes) y en otros lugares siempre cambia, grandemente, la naturaleza del ecosistema marino circundante.

Entre los moradores de las raíces, quizás el más interesante es el isópodo taladrador de madera *Sphaeroma terebrans*, que se encuentra principalmente en las raíces fúlcreas y aéreas de *Rhizophora*, haciendo que parezcan un queso suizo. Estos isópodos destruyen muchas plantas antes que se puedan implantar en el sustrato, y se les ha acusado de destruir mangles ya establecidos y de impedir futuras colonizaciones. Sin embargo, el patrón de ramificación que caracteriza depende crucialmente de la perforación de las raíces, en especial por isópodos *debajo* del nivel del agua, ya que la ramificación se inicia *únicamente* cuando se dañan las raíces. Por cada raíz que sea destruida por perforación, se produce un promedio de una en virtud de la ramificación inducida. Además, sin perforación es poco probable que una raíz en particular se

pueda implantar en el sustrato ya que los organismos incrustadores o la abrasión por sustratos duros a menudo la matan.

Aunque en los mangles es típico encontrar menos especies de aves que en otros bosques tropicales, sin embargo son importantes, ya que las altas densidades de aves marinas que ahí pernoctan producen cantidades considerables de guano, lo que hace que los mangles fertilizados crezcan más rápidamente, a pesar del diario ir y venir de las mareas. Los cormoranes, las fragatas, los pelícanos, y varias garzas y garcetas, generalmente se encuentran en los mangles. Los martín pescadores, palomas y varios passeriformes con frecuencia se alimentan ahí, aunque anidan en otros hábitats cercanos. Otros vertebrados que se encuentran en los árboles, especialmente en la parte interior del pantano, son mapachines, serpientes, lagartijas, y murciélagos.

Los insectos y otros artrópodos, sin embargo, dominan el hábitat arbóreo:

"Encontramos varias ciénagas y pantanos de agua salada, sobre los cuales, y a la orilla de la laguna, crece el verdadero mangle, tal como el que se encuentra en las Indias Occidentales, y el primero de su clase que habíamos encontrado.

En las ramas de estos mangles había muchos nidos de una hormiga extraordinaria, tan verde como el pasto: cuando se mueven las ramas salen en grandes cantidades, para castigar al ofensor con una picadura más dolorosa que la que habíamos experimentado antes del mismo tipo de animal". *Viaje del Teniente Cook*, 1770.

Las hormigas sastre, que Cook vio en Australia N. del. E. se trata de *Oecophila smaragdina*, no exclusiva de esos mangles, dichosamente no se encuentran en los mangles del Nuevo Mundo, aunque su lugar está muy hábilmente tomado por varias especies de *Pseudomyrmex* en *Rhizophora* y por *Azteca* en *Pelliciera*. Las hormigas de muchas otras especies se encuentran en estos dos mangles; el mangle negro y el blanco albergan menos colonias. Otras hormigas que se encuentran comúnmente en los mangles son *Crematogaster*, *Camponotus*, *Paracryptocerus* (con la cabeza en forma de escudo), *Tapinoma*, *Xenomyrmex*, y *Monomorium*. Casi todas las colonias se encuentran en las ramas huecas delgadas y, lógicamente, las especies más grandes están restringidas a ramitas huecas mayores.

Hay más taladradores de madera y herbívoros en *Rhizophora*, a pesar de su alto contenido de taninos, que en cualesquiera de los otros mangles. Las larvas de microlepidópteros se alimentan principalmente de las hojas; el coleóptero escolítido *Poecilips rhizophorae*, coespecífico del hospedero, taladra los frutos; las orugas de polillas perforan los tallos y tanto *Poecilips* como otras orugas perforan las raíces (lo que provoca la ramificación debajo del nivel del agua, al igual que lo hacen los isópodos), y las larvas de los escarabajos anóbidos, buprestidos y cerambícidos, perforan las ramitas. Además existe una gran cantidad de otros insectos (*tisanópteros*, grillos, termitas). También son abundantes las arañas, milpiés, ciempiés, ácaros, escorpiones y pseudoescor-

piones. Las pequeñas islas de *Rhizophora* tienen representantes específicos de las faunas del pantano cipal; cuanto más pequeña o aislada sea la isla, será menor la cantidad de especies. Es importante recordar que en los manglares no hay tierra seca, de modo que todas las especies residentes deben llevar, necesariamente, alguna forma de vida arbórea.

Debe hacerse mención especial del cangrejo de manglar, *Aratus pisonii*, que trepa a la cima de los árboles de todas las especies de mangle, salta de rama en rama al ser amenazado, y se come las hojas, de preferencia las de los mangles rojo y negro. Con frecuencia se le encuentra en gran abundancia y puede, en esas condiciones de hacinamiento, ser el mayor herbívoro del mangle rojo. *Aratus* no necesariamente tiene que descender al agua para respirar, y aunque nada muy bien y sus larvas son marinas, es un verdadero arborícola. En algunos lugares (v.g., Golfito) *Aratus* está restringido a las cimas de los árboles a causa de las actividades depredadoras de otro cangrejo arbóreo, *Goniopsis pulchra*, que se alimenta tanto de *Aratus* como de las hojas de mangle. Ambas especies de cangrejos, a menudo se alimentan de insectos grandes, como los grillos.

Chapman, V. J. 1976. *Mangrove vegetation*. Weinheim: Cramer Verlag.

Collins, J. P.; Berkelhamer, R. C.; and Mesler, M. 1977. Notes on the natural history of the mangrove *Pelliciera rhizophorae*. *Brenesia* 10/11:17-29.

Gill, A. M., and Tomlinson, P. B. 1969. Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). I. Habit and general morphology. *Biotropica* 1:1-9.

Organization for Tropical Studies. 1979. *Tropical biology*. Course book 77-3 (pp. 223-26, 231-32, 235-46).

Rabinowitz, D. 1978. Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica* 10:47-57.

Simberloff, D. S.; Brown, B. J.; and Lowrie, S. 1978. Isopod and insect root-borers may benefit Florida mangroves. *Science* 201:630-32.

Simberloff, D. S., and Wilson, E. O. 1969. Experimental zoogeography of islands. II. The colonization of empty islands. *Ecology* 50:278-95.

Manilkara zapota (Sapotaceae)

(Níspero, Chicle Tree)

G. S. Hartshorn

Manilkara, de la familia Sapotaceae, es una fuente importante de madera y de látex en los trópicos del Viejo y del Nuevo Mundo. *M. zapota* (*Achras zapota* L. es un sinónimo) es famoso por haber sido la fuente del chicle, basenatural de la goma de mascar antes del descubrimiento de los sintéticos. La especie es nativa desde México hasta Costa Rica. La mayor parte del chicle viene de la Península de Yucatán en México y del Petén de Guatemala. Se cree que su abundancia en esta región se debe en parte a la gran estima en que tenían los Mayas su madera y sus frutos.

En Costa Rica es un árbol del dosel (fig. 7.78a) de las zonas de vida tropicales seca y húmeda, llegando a alcan-

zar una altura de 30 m y 80 cm DAP. La corteza es negra, con estrías angostas verticales; la corteza interior es rosada y contiene gran cantidad de látex. Las hojas son simples, alternas, apiñadas en los extremos de las ramificaciones simpodiales, largas elípticas, y perennes.

Las flores solitarias (fig. 7.78b) brotan de las axilas de las hojas en junio (Frankie, Baker y Opler 1974). El fruto es café, de 4 cm de largo, comestible, y madura en noviembre; las semillas, de una a seis, son café y brillantes, y tienen una cicatriz lateral.

A los árboles de *M. zapota* se les extrae el chicle cada dos o tres años haciendo una serie de cortes ascendentes en zigzag en la corteza (fig. 7.79). Estas cicatrices son muy visibles a lo largo del camino a Playa Naranjo en el Parque Nacional Santa Rosa.

Frankie, G. W.; Baker, H. G.; and Opler, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881-919.

Record, S. J., and Hess, R. W. 1943. *Timbers of the New World*. New Haven: Yale University Press (pp. 495-96.)



Fig. 7.78 *Manilkara zapota*: a) Arbol adulto grande que creció en un bosque intacto (sin hojas durante varias semanas en la estación lluviosa, cerca de la época de floración, julio de 1980). b) Flores recién caídas durante la noche, mes de junio de 1979. Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).



Fig. 7.79 Parte inferior de un tronco vivo de *Manilkara zapota* sangrado para extraerle el chicle (látex) 1960-70 (foto tomada en 1982). Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

Mimosa pigra (Leguminosae) (Zarza, Dormilona)

D. H. Janzen

Este arbusto (hasta de 2m de alto) leguminoso, mimosáceo, espinoso (fig. 7.80a), fue una vez una planta de las orillas de ríos grandes y de pantanos, hábitats similares a los de los caminos y parches fangosos en potreros abiertos que en la actualidad ocupa. Probablemente, es mucho más común hoy de lo que fue cuando las bajuras de Costa Rica aún no habían sido alteradas por el hombre blanco. Aún en las partes más secas de Guanacaste, *Mimosa pigra* permanece verde la mayor parte del año. Los lugares en donde vive son generalmente más húmedos que el hábitat circundante general. Las semillas son dispersadas, por el hombre con la maquinaria de construcción de caminos, de modo que quizá su distribución actual es mayor que hace 300 años. Principalmente es una planta de orillas de los caminos, en todo el territorio de Costa Rica, en elevaciones inferiores a 700 m. Ya que se le encuentra solo en los caminos y en potreros adyacentes, en la región de San Miguel-Puerto Viejo (colinas de las bajuras del Atlántico), se supone que su introducción es

reciente en esta parte de Costa Rica. Pero, aquí hay una especie distinta de brúquidos en las semillas, que son de menor tamaño que las de la provincia de Guanacaste, lo que sugiere que se trata de una residente antigua.

Las inflorescencias rosadas, esféricas, de 2 cm de diámetro, duran un día cada una y se producen continuamente de junio a octubre-noviembre en Guanacaste. Es la única *Mimosa* que florece a principio de la época lluviosa en Guanacaste. Cada rama larga principal produce cerca de una inflorescencia nueva cada día. Hay una progresión de brotes florales nuevos hasta alcanzar el tamaño máximo de las vainas a lo largo de la rama. Las vainas, de 8 a 15 cm de largo, y de cerca de 1,5 cm de ancho, son aplanadas y muy densamente cubiertas de pelos rígidos multicelulares, de 2 a 4 mm de largo (fig. 7.80b); contienen de 8 a 20 semillas. Cuando madura, el fruto se fragmenta en segmentos indehiscentes de una sola semilla, dejando atrás el anillo que rodea el margen de la vaina. En las bajuras, las vainas, aunque alcanzan su pleno desarrollo en setiembre, continúan madurando hasta el final de enero. En las áreas costeras perennifolias, *M. pigra* es estacional en la producción de flores y de frutos, aunque durante todo el año se encuentran tanto flores como frutos.

En Guanacaste, muchas semillas germinan cuando se les humedece, pero si se desea una germinación de 100%, se debe limar una pequeña ranura en la testa antes

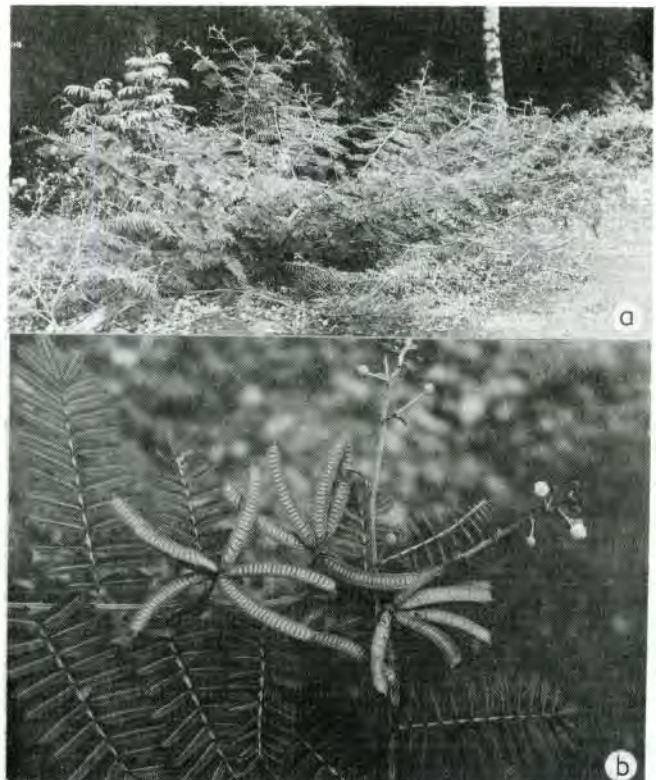


Fig. 7.80 *Mimosa pigra*: a) Arbusto adulto a la orilla de un camino; la forma rastrera es típica de plantas aisladas. b) frutos casi maduros (longitud cerca de 10 cm) y flores sobre las mismas ramas (junio). Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

de humedecerla. En los lugares más húmedos, pareciera que las semillas germinan más rápido y se encuentran muchos fragmentos de las vainas en el suelo con plántulas brotando de los segmentos (en áreas muy húmedas las vainas no se fragmentan limpiamente).

El follaje de *M. pigra* se compone de foliolos muy finos con numerosas espinas agudas, recurvadas, en la parte inferior de los pecíolos y peciolulos, y tallos. Los pecaríes en cautiverio así como el venado de cola blanca rechazaron el follaje de *M. pigra* por su olor; los caballos y el ganado no la aceptan como forraje, aunque los potreros estén muy secos y otro alimento muy escaso. Los foliolos sirven de alimento a varias especies de crisomélidos. En Australia tropical, por ser una planta introducida, se está convirtiendo en maleza de proporciones alarmantes.

En el sector húmedo del noroeste de Guanacaste, al norte de La Cruz, las larvas de *Acanthoscelides zebrata* son grandes depredadores de las semillas de *M. pigra*; el brúquido adulto pone sus huevecillos entre los pelos de la vaina, las larvas al perforar la pared penetran las semillas, cuando éstas alcanzan su pleno desarrollo pero, antes de endurecerse. Hay una larva por cada semilla, la que se come totalmente. Al sur de La Cruz, en las provincias de Guanacaste y Puntarenas, las larvas de *Acanthoscelides pigrae* son depredadores de las semillas (Janzen 1980). En la región de San Miguel de Puerto Viejo, *Acanthoscelides pigricola*, más pequeña que las otras dos, se alimenta de las semillas (Kingsolver 1980). En Costa Rica, estos brúquidos son depredadores específicos de estas semillas. A menudo las semillas son destruidas por un hemíptero chupador de la familia Pentatomidae, que perfora los frutos verdes.

Cada arbusto de *Mimosa pigra* parece tener algún elemento representativo de la población local del adulto de *Acanthoscelides pigrae* o de cualesquiera de las especies de brúquido con que estuviera asociado. Al amanecer, justo después de abrirse la inflorescencia, se pueden ver los adultos de estos brúquidos trepando por las inflorescencias, supuestamente para comer polen y néctar; si se les captura, otro grupo de coleópteros toma su lugar a la mañana siguiente. Si se repite esta práctica durante varias mañanas, a la tercera o cuarta mañana sus números disminuyen en forma rápida: el reducido número que aparece cada mañana siguiente quizá representa la inmigración diaria hacia el arbusto (Janzen 1975).

- Janzen, D. H. 1975. Interactions of seeds and their insect predators/parasitoids in a tropical deciduous forest. In *Evolutionary strategies of parasitic insects and mites*, ed. P. W. Price, pp. 154–86. New York: Plenum Press.
- . 1980. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *J. Ecol.* 68:929–52.
- Kingsolver, J. M. 1980. The *quadridentatus* group of *Acanthoscelides*: Descriptions of three new species, notes, synonymies, and a new name (Coleoptera: Bruchidae). *Brenesia* 17:281–94.

Monstera tenuis (Araceae) (Chirravaca, Mano de Tigre, Monstera)

T. Ray

El género *Monstera* (fig. 7.81), aproximadamente tan numeroso en representantes como *Syngonium*, consta de cerca de veintidós especies. Como *Syngonium*, *Monstera* está limitado a los Neotrópicos y tiene su centro de distribución en América Central. Sin embargo, hay una mayor diferencia en los hábitos de crecimiento en *Monstera* que la en *Syngonium*.

Para ilustrar algunos aspectos, comenzaré por la especie *Monstera tenuis* (anteriormente *M. gigantea*). *M. tenuis* produce infrutescencias grandes, cerca de 30 cm de largo con cerca de mil frutos en cada una. En los cacaotales de La Selva, en donde *M. tenuis* ha llegado a tener una densidad poblacional muy alta, los frutos no tienen una distribución muy amplia. Las semillas tienden a caer en grandes números, directamente debajo de la planta madre. Las semillas, cerca de 1 cm de largo, no tienen un período de latencia y producen, al germinar, un tallo delgado de cerca de 1 mm de diámetro, con hojas pequeñas, bracteoides, en los nudos y a intervalos de 6 cm. Estos brotes son verdes pero tienen una superficie fotosintética muy pequeña, por esto dependen casi totalmente de las reservas de la semilla, lo que contrasta con el hábito de *Syngonium*, al establecer primero una roseta de hojas.

La plántula de *M. tenuis* puede alcanzar una longitud de 1 ó 2 m con las reservas de la semilla. No producen hojas mientras no llegan hasta un árbol; de modo que la plántula muere si no alcanza un árbol con esas reservas. Esto no significa que la semilla deba caer de 1 a 2 m de un árbol para que pueda sobrevivir, sino que debe dirigirse directamente hacia el árbol antes de que agote sus reservas en meandros inútiles. No es sorprendente que estas semillas sean “escototrópicas” (Strong y Ray 1975). Esto es muy patente cuando las semillas caen en grupos tupidos alrededor de la base del árbol. Las plántulas verdes sobresalen del mantillo pardo y todas se orientan hacia el árbol en forma de rayos de una rueda.

Al llegar a un árbol, la plántula comienza a producir hojas redondas pequeñas, adpresas al tronco, cubriendo el tallo. Junto a la producción de hojas, empieza una disminución en la longitud de los entrenudos y en el engrosamiento del tallo. Las hojas sucesivas aumentan de tamaño conforme trepa el tallo por el árbol. Al igual que *Syngonium*, el tallo trepador retiene la habilidad de cambiarse a la forma sin hojas y volver a la tierra al llegar a la parte más alta del árbol. Cuando las hojas sucesivas alcanzan un diámetro de cerca de 25 a 30 cm, ocurre un cambio dramático en su forma. Se desarrollan en las hojas grandes hendeduras y se tornan pinnatifidas, tomando la apariencia de frondes de helechos (fig. 7.81a). A diferencia de las hojas, que se mantienen alejadas del tronco o del árbol erguidas sobre sus pecíolos. El tamaño de las hojas sucesivas continúa aumentando después de cambiar de forma, hasta que alcanzan una longitud hasta de 125 cm. Al llegar a este tamaño el pecíolo será de 60 cm de largo y el tallo de 8 cm de diámetro.

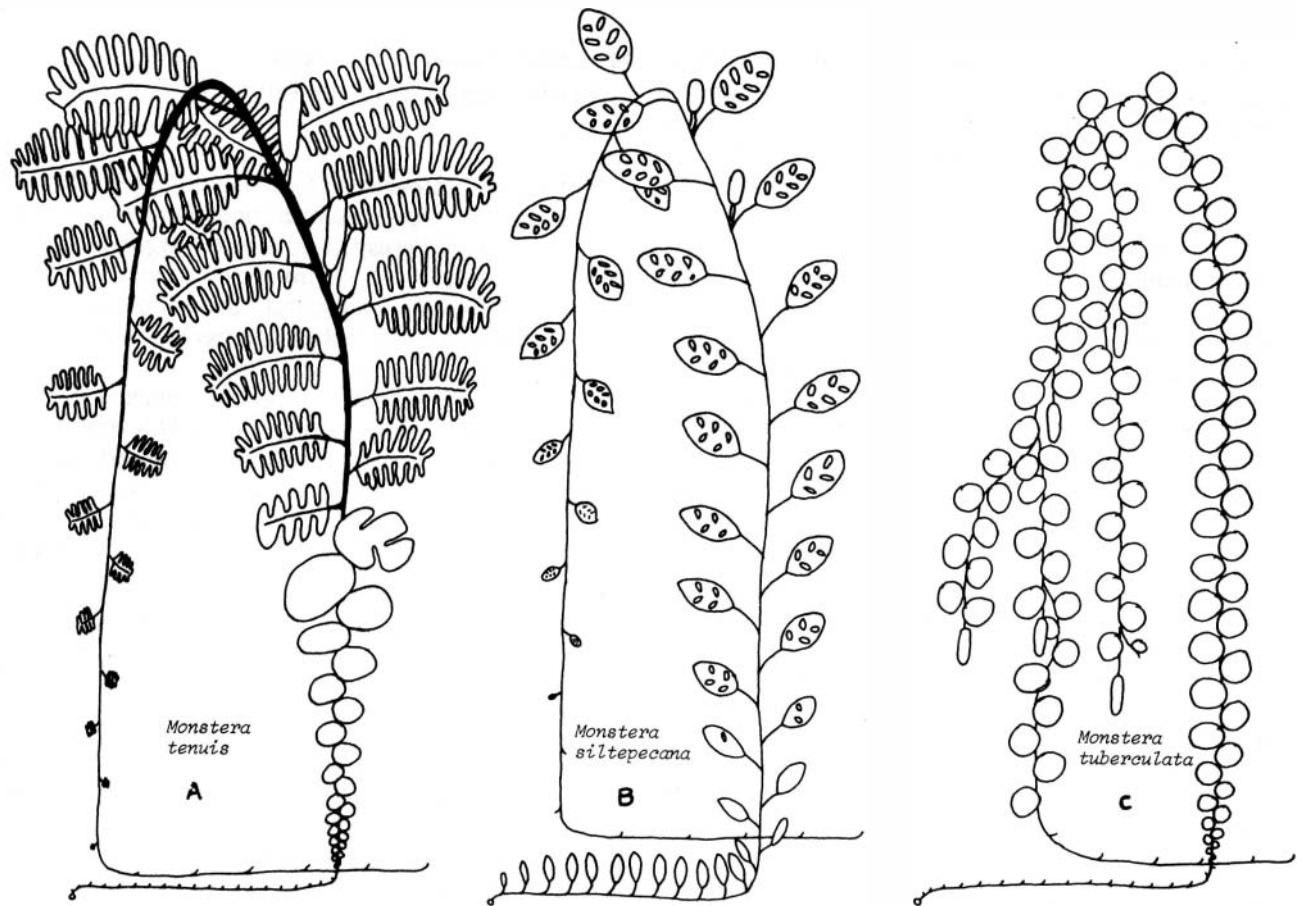


Fig. 7.81 *Monstera* spp. (dibujo de T. Ray).

Como en *Syngonium*, la floración es terminal, pero la rama se continúa por medio de un brote axilar, y el tallo florece y fructifica continuamente, conforme asciende. Además, si el tallo llegara a alcanzar el extremo superior del árbol, aún el más maduro, es capaz de retornar al suelo, cambiando su forma, alargando los internodos y reduciendo el diámetro y el tamaño de las hojas. En tales casos, se retiene la forma de la hoja madura en las hojas sucesivas más pequeñas, aun cuando se haya reducido el tamaño de la hoja más allá de aquel que se presentó al madurar. Al llegar el tallo colgante hasta el suelo, las hojas se reducirán a brácteas y los entrenudos serán largos y delgados. Esto se asemeja a la plántula sin hojas, aunque en una escala mayor; los entrenudos son más largos (20 cm) y más gruesos (9 mm). Estos tallos son análogos al tipo A_2 de *Syngonium*.

El cambio dramático en la forma de las hojas, de adpresas enteras a pinnatifidas y libres, ha llamado mucho la atención. Popularmente, se dice que las hojas cambian su forma respondiendo a intensidades de luz superiores que encuentra el tallo cuando trepa a un árbol. Una simple observación pone esta hipótesis en duda; un árbol solo y aislado recibe una insolación alta en la parte inferior del tronco, y cuando *M. tenuis* crece en este tronco no cambia hacia la forma madura en la base del árbol. Siempre

veremos el mismo aumento gradual en el tamaño de las hojas, y el cambio de forma siempre se presenta cuando las hojas tienen cerca de 25 a 30 cm diámetro (Oberbauer *et al.* 1980). A mayor intensidad de luz, sin embargo, el aumento en el tamaño de la hoja se acelera, de modo que el cambio en la forma se llevará a cabo a un nivel más bajo en el tronco.

Estas observaciones se pueden comprender más fácilmente si hacemos una distinción entre los cambios de forma inducidos por variaciones en las condiciones ambientales y aquellos que resultan por el desdoblamiento de un proceso de desarrollo. Bajo las definiciones estrictas que usaré en este trabajo el término heterofilia solo se refiere a aquellas modificaciones de forma inducidas por algún cambio en las condiciones ambientales y, heteroblastia, a aquellos cambios que ocurren aun en un ambiente perfectamente uniforme. Estos últimos, generalmente, son cambios en el desarrollo que operan conforme madura la planta. Los cambios de forma en un tallo trepador son heteroblásticos. El tallo no encuentra, necesariamente, mayor intensidad lumínica a mayores altitudes. La luz puede afectar la tasa en que ocurren los cambios pero no afecta su naturaleza.

De modo que podemos considerar que *M. tenuis* se compone de tres series heteroblásticas: la plántula sin

hojas, el tallo trepador, y el tallo descendente con el estolón terrestre. El cambio entre estas formas se estimula cuando se gana o se pierde el contacto con el tronco del árbol. De modo que el cambio de forma desde la plántula sin hojas a la del trepador se puede considerar como un cambio heterofílico, ya que es inducido por un cambio en el ambiente o sea contacto con el árbol. Este cambio no se lleva a cabo en un ambiente uniforme.

Una serie heteroblástica es esencialmente una ruta ontogénica. En algunos casos, la forma final se alcanza rápidamente, después de la cual no vuelve a cambiar. Al germinar la semilla de *M. tenuis*, por ejemplo, hay una serie corta de segmentos con entrenudos que se alargan, después de lo cual no vuelven a cambiar. En otros casos habrá ciclos de formas. La forma A de *Syngonium* por ejemplo, alterna entre las formas T_1 y T_2 . En resumen, los cambios de forma no son, necesariamente, una respuesta a cambios ambientales. Pueden ser cambios ontogénicos que se llevan a cabo aun en un ambiente uniforme, aunque la tasa de cambio puede ser afectada por factores ambientales.

Las diferencias más significativas entre el hábito de crecimiento de *M. tenuis* y aquel de *Syngonium* es que en *M. tenuis* la plántula no produce hojas sino hasta que alcanza un árbol. Sin embargo hay especies de *Monstera* que producen hojas antes de alcanzar un árbol, no así en *Syngonium*, en que la separación de las hojas es más o menos igual a todo lo largo del tallo (fig. 7.81b) y no están apañadas en rosetas alternando con tallos carentes de hojas, áfilos.

Además, hay otras especies de *Monstera* que exhiben otra variación en el hábito de crecimiento. En algunas especies, los tallos colgantes no pasan por la fase de la reducción en el tamaño de las hojas y en el diámetro de los entrenudos, característico de *Syngonium*, aunque continúan produciendo hojas y aun frutos, mientras descienden hacia el suelo. En *M. tuberculata* (fig. 7.81c) la floración se da únicamente en los tallos colgantes. Los varios hábitos de crecimiento que se encuentran en *Monstera* han sido descritos por Michael Madison (1977) en su revisión del género, quien además incluye una excelente clave para identificar las especies, y fotografías de cada una de ellas.

Madison, M. 1977. A revision of *Monstera* (Araceae). *Contrib. Gray Herb. Harvard Univ.*, no. 207.

Oberbauer, S.; Boring, L.; Herman, K.; Lodge, D.; Ray, T.; and Trombulak, S. 1980. Leaf morphology of *Monstera tenuis*. In *Tropical biology: An ecological approach*, no. 79.1, pp. 24-28. Ciudad Universitaria: Organization for Tropical Studies.

Strong, D. R., and Ray, T. S. 1975. Host tree location behavior of a tropical vine (*Monstera gigantea*) by skototropism. *Science* 190:804-6.

Mora megistosperma (Leguminosae) (Alcornoque, Mora) D. H. Janzen

Este árbol (*Mora oleifera*) leguminoso, cesalpínaceo, se encuentra detrás de los manglares en el Golfo Dulce y en otros hábitats parecidos en la vertiente del Océano Pacífico en la Península de Osa. Se le ha estudiado sólo en el Parque Nacional Corcovado, aunque otras especies de *Mora* han sido estudiadas en el norte de América del Sur (Rankin 1978). También se le encuentra a la orilla de los ríos (fig. 7.82a) y en áreas estuarinas libres de mangles (v.g., Boca Sirena, en el sector sur del Parque Nacional Corcovado). Los adultos más grandes tienen un diámetro de 2 a 4 m DAP pero, en la mayoría de estos, las copas se quiebran de 5 a 10 m de altura y son huecos (los troncos producen muchos brotes en la parte superior). Los árboles con apariencia más normal se encuentran en rodales casi puros y los reproductores más grandes pueden llegar a tener de 30 a 45 m y de 1 a 2 m de diámetro por encima de las gambas. El tronco es recto y cilíndrico, aunque, cubierto por varias protuberancias de las cuales brotan tallos adventicios, continuamente, aun en la penumbra.

Las hojas normalmente tienen cuatro folíolos grandes opuestos, y, a finales de noviembre, todos se toman amarillos y se caen, dejando los árboles, en forma sincronizada, sin hojas durante 1 a 2 semanas. Las hojas nuevas son de un color verde muy intenso.

Las espigas compuestas, de 8 a 12 cm de largo, de flores blancas, se producen en mayo, siendo una cosecha grande de cerca de 500 inflorescencias (100 a 300 flores por inflorescencia). Solo una pequeña fracción de éstas se abre en un árbol en un día dado. Probablemente, son polinizadas por mariposas nocturnas durante la noche o por varios insectos durante el día. Pueden encontrarse hasta 15 frutos diminutos por inflorescencia, aunque la mayoría cae enseguida. En agosto, cada árbol tiene una cosecha de frutos enormes de color café. Un árbol grande (aislado, a la orilla de un río) con una copa asoleada en pleno puede tener hasta 500 frutos, aunque en el bosque intacto, el promedio de la cosecha para árboles grandes es de 20 - 30 frutos. Por lo menos 99% de los frutos contienen solo una semilla.

Los frutos (fig. 7.82b) se abren y dejan caer las semillas lisas de color negro o café oscuro a finales de agosto y setiembre (Corcovado). Las semillas maduras pesan de 300 - 1000 g ($N = 126$, $x = 126$ g, $d.e. = 168$ g) y están compuestas por cerca de 45% de agua. Tienen adentro un espacio de aire y se distribuyen por flotación durante las mareas más altas. A finales de agosto y setiembre, las semillas son muy comunes en las playas oceánicas, cerca de la desembocadura de los ríos, en donde hay bosques de *Mora* detrás de los manglares. Las semillas germinan durante el mes siguiente a su dispersión y producen plántulas de 1 a 2 m de alto en los primeros 2 ó 4 meses. Las plántulas permanecen, más o menos de ese tamaño, por lo menos durante 3 años. Los cotiledones o sus restos se mantienen en la base de las plántulas por lo menos durante 3 años.



Fig. 7.82 *Mora megistosperma*: a) Rodal puro de adultos muy jóvenes (en flor pero que raramente producen frutos) a la orilla del estero del Río Sirena en marea alta (Sotobosque arbustivo es un rodal puro de *Tabebuia palustris*), b) Fruto casi maduro de una única semilla y hojas viejas pero aún vivas; en la infrutescencia también hay frutos inmaduros que pronto caerán (agosto de 1980). Sirena, Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

No hay pruebas de depredación de los frutos o dispersión previa de las semillas. En el piso del bosque de *Mora*, la única alteración biótica en los juveniles es causada cuando las dantas entran en el pantano y ramonean los extremos superiores de las plántulas a una altura de 15 a 50 cm. Lo mismo sucede si se siembran las semillas en bosques mixtos de altura. En el bosque de altura, los cotiledones son consumidos parcialmente por roedores no identificados, probablemente por tepezcuintles y guatusas.

Las hojas, muy nuevas, tienen la misma cantidad de tanino (muy alto, 23% de peso seco) que cuando alcanzan su pleno desarrollo o cuando muy viejas (recién caídas). A pesar de esto, las hojas nuevas, de color verde pálido, de los árboles grandes, son consumidas por larvas de dos especies de polillas y las de una mariposa piérida (*Phoebis* sp.). Durante el resto del año, los insectos no atacan las hojas aunque sí padecen daños por hongos necróticos. La madera de corazón, la corteza y las hojas de *Mora* son las partes de la planta adulta que contienen más taninos (del 18 al 30% del peso seco), aunque el embrión de la plántula contiene hasta 40% de peso seco de taninos condensados (p. Waterman, com. pers.).

Las raíces de la plántula no contienen nódulos, aunque en las de los adultos se forma una densa alfombra que parece ser micorrízica.

Rankin, J. M. 1978. The influence of seed predation and plant competition on tree species abundances in two adjacent tropical rainforest communities in Trinidad, West Indies. Ph.D. thesis, University of Michigan.

Ochroma lagopus (*Bombacaceae*) (Balsa) J. L. Whitmore

Ochroma lagopus es una especie pionera, de crecimiento extremadamente rápido (fig. 7.83a), y es la especie de madera comercial más liviana. Su ámbito natural se extiende desde el sur de México hasta Bolivia, las Indias Occidentales, y (según una fuente) hasta el extremo sur de la Florida. Invasor común en áreas alteradas, a menudo también forma parte de bosques maduros, y también en rodales puros.

La nomenclatura inicial de este taxón se vio complicada por la imposibilidad de establecer la prioridad entre *O. lagopus* Sw. y *O. pyramidale* (Cav.) Urban. Whitmore y Hartshorn se acogen a la sugerencia de Pierce (1942), de mantener *O. lagopus* Sw. y de reducir a *O. pyramidale* (Cav.) Urban da la sinonimia, ya que la prioridad no está clara, porque la combinación de Urban se basó en una fecha equivocada. Sin embargo, Robyns (1964) y Little y Wadsworth (1964), no opinan de igual modo.

En la literatura, se describen una docena o más de especies de *Ochroma*, aunque la tendencia actual es la de considerar el género como monotípico. Posiblemente, hay varias poblaciones que difieren a nivel varietal en todo el extenso ámbito del género.

Las poblaciones costarricenses de balsa florecen en diciembre y enero (Frankie, Baker y Opler 1974) y son polinizadas por murciélagos. Los árboles de balsa a menudo son precoces, iniciando la floración cuando apenas tienen 3 a 4 años. Las flores, solitarias, son hermafroditas de 4 a 11 cm de largo, erectas, blancuzcas y carnosas. El fruto es una cápsula alargada de cinco valvas, negro y glabro antes de abrirse, y de 16 a 25 cm de largo; el interior es lanoso. Al madurar y abrirse (enero - marzo en Costa

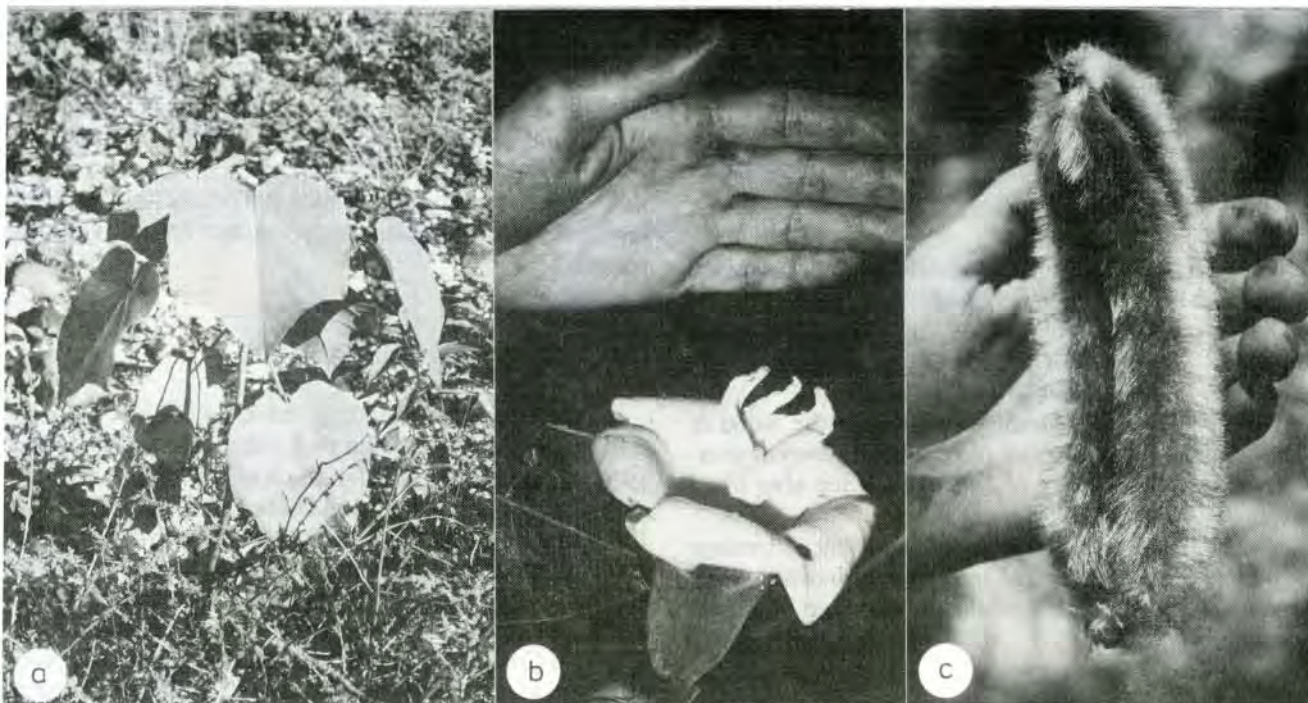


Fig. 7.83 *Ochroma lagopus*: a) Plántula de varios meses de edad en una barra de ripio. Parque Nacional de Corcovado, Península de Osa, Costa Rica. b) Flor con las anteras abiertas. Finca La Pacífica, cerca de Cañas, provincia de Guanacaste, Costa Rica. c) Porción central de un fruto maduro después de haber caído las valvas; las semillas están empotradas en los pelos. Parque Nacional de Corcovado (fotos D. H. Janzen).

Rica) el fruto (fig. 7.83c) se parece a una pata de conejo y de ahí su nombre, “lagopus”. Las semillas son muy numerosas, cerca de 5 mm de diámetro y están adheridas a pelos largos que las llevan a grandes distancias. El kapok, de color café claro, se usa para rellenar colchones y almohadas (Robyns 1964).

Las semillas pueden ser transportadas por el viento a grandes distancias y se dice que permanecen viables en suelo durante varios años y que luego germinan después de una quema o cuando encuentran un claro. Esto puede dar como resultado un árbol de 2 a 5 m de alto después del primer año, hasta 10 m después del segundo y quizás 30 m después de 6 a 10 años. En la cuenca del río Guayas en Ecuador, en donde se corta más de 95% de la balsa comercial del mundo, los árboles se cosechan de 6 a 7 años de edad.

En los árboles mayores se desarrolla una condición llamada “corazón de agua” que, comercialmente, se considera como un defecto. Una muestra del incremento de tamaño en un árbol de balsa mayor revela una mancha de color café rojizo oscura llamada “corazón de agua”. Esto, aparentemente, coincide con el desarrollo de una raíz pivotante e indica al maderero que la madera del árbol es más densa de lo deseado para fines comerciales (Whitmore 1968). En casos extremos brotará agua del hueco de donde se retira la muestra.

La balsa es nativa de las regiones húmedas de baja juria tropicales y subtropicales y muy rara vez en elevaciones superiores a 1000 m y en áreas secas únicamente en

situaciones riberinas. Generalmente, se le encuentra en rodales mixtos asociados con otras especies pioneras, tales como *Cecropia* spp. y *Trema micrantha*. Al igual que en muchas otras especies de árboles tropicales, la balsa no muestra, en corte trasversal, anillos de crecimiento determinados. Por lo tanto, el fijar la edad es un gran problema para cualesquier estudio.

A este árbol se le dio el nombre “balsa” porque se usó su madera durante varios siglos para fabricar esas embarcaciones rudimentarias. Durante la primera parte del siglo XX se descubrieron nuevos usos: pontones para hidroaviones, flotadores de minas, en estructuras de aviones, y como material aislante. Durante la Segunda Guerra Mundial aumentó bruscamente la demanda, tanto la United Fruit Company como la International Balsa Corporation iniciaron grandes plantaciones cerca de Guácimo, Costa Rica, que fueron abandonadas después de la guerra; recientemente la demanda ha tenido un aumento considerable. Parece que en los “super tanques” se desarrolla electricidad estática debido a la acción de las olas, lo que causa explosiones que se pueden evitar usando aisladores de madera de balsa.

Ochroma lagopus, a menudo con gambas pequeñas, alcanza hasta 30 m de alto y más de 1 m DAP (por ejemplo, en Playa Dominical, Costa Rica); de corteza gris lisa y de hojas grandes en capas uniestratificadas (sensu Horn). Las hojas son simples y alternas, con estípulas anchas o aovadas. La lámina es cordada y palminervia, ocasionalmente con dos lóbulos pequeños cerca del ápice, con pelos en fascículos.

- Frankie, G. W.; Baker, H. G.; and Opler, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881–919.
- Little, E. L., Jr., and Wadsworth, F. H. 1964. *Common trees of Puerto Rico and the Virgin Islands*. Agricultural Handbook no. 249. Washington, D.C.: USDA–Forest Service.
- Pierce, J. H. 1942. The nomenclature of balsa wood (*Ochroma*). *Trop. Woods* 69:1–2.
- Robyns, A. 1964. Bombacaceae. In *Flora of Panama*, ed. R. E. Woodson, Jr., and R. W. Schery. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 51:64–67.
- Whitmore, J. L. 1968. Density variation in the wood of Costa Rican balsa. School of Natural Resources master's thesis. University of Michigan. (See also *Wood Sci.* 5 (1973):223–29.)
- Whitmore, J. L., and Hartshorn, G. S. 1969. *Literature review of common tropical trees*. Contribution no. 8. Seattle: University of Washington, College of Forest Resources.

Orchidaceae (Orquídeas, Orchids)

D. S. Walter

Orchidaceae es la familia más grande de angiospermas; representa una línea de evolución dentro de las monocotiledóneas emparentada con, aunque no derivada, Burmanniaceae, Corsiaceae, Geosiridaceae, Iridaceae, y, quizás más estrechamente con Liliaceae. Hay alrededor de veinte a treinta mil especies. Aunque son nativas de todos los continentes mayores, excepto el de Antártida, las orquídeas alcanzan su mayor diversidad y desarrollo como epifitas tropicales. Malasia y el norte de Sur América son los dos mayores centros de diversidad de esta familia.

La diversidad vegetativa y especialmente la de reproducción dentro de este vasto conjunto no tienen paralelo en ninguna otra familia de plantas. El tamaño de las plantas varía desde aquellas menores de 1 cm cuando están en plena flor (*Platystele jungermannioides* del sur de América Central, incluyendo Costa Rica) hasta las herbáceas de 7,7 m de alto (*Grammatophyllum speciosum* de Malasia). Algunos bejucos pueden tener hasta 30 m de largo. El tamaño y forma de las flores varía a tal extremo, que un biólogo general a veces no puede reconocer muchas de ellas como orquídeas. Los polinizadores son (en orden descendente) abejas, moscas, polillas, mariposas, avispas, aves, y coleópteros; la polinización por el viento, el agua, y por murciélagos aún no se ha verificado para esta familia.

No hay un solo carácter que separe a todas las orquídeas de todas las otras familias de plantas. Sin embargo, la mayoría de las orquídeas se pueden caracterizar como sigue: plantas perennes, de relativa longevidad, herbáceas y micorrízicas, con flores zigomórficas, generalmente resupinadas, compuestas de tres sépalos (uno de los cuales modificado para formar el labio o labelo), y, lo que es más importante la fusión de producción

de los tejidos masculinos y femeninos (llamada columna) que está compuesta por una (rara vez dos anteras fértiles) y tres estilos y estigmas unidos; al ser polinizado y fertilizado, el ovario inferior produce una cápsula unilocular (casi nunca trilocular) que libera, al madurar, numerosas semillas diminutas sin endosperma, dispersadas por el viento. Aunque muchos grupos son poco conocidos citológicamente, la familia parece mostrar un alto grado de poliploidía.

ORQUÍDEAS DE COSTA RICA

La flora de orquídeas de Costa Rica es especialmente rica, la más rica de Centro América (Dressler 1981). Orchi-daceae es la familia más grande de las angiospermas del país, con más de 1.000 especies dentro de 125-130 géneros; es muy probable que queden aún muchas especies por descubrir. Algunas de estas serán nuevas para la ciencia (v.g., ver Luer 1979); otras representarán extensiones del ámbito de distribución desde países vecinos.

En Costa Rica se pueden encontrar orquídeas desde el nivel del mar (*Brassavola nodosa* y *Bletia purpurea* cerca de la zona de influencia del agua salada) hasta por encima de 3.500 m en Chirripó (*Malaxis soulei*, *Telipogon monticola*). Sin embargo, alcanzan su mayor distribución a elevaciones medias (ca. de 800 a 2.000 m) como epifitas del bosque húmedo. En el Cerro de La Muerte (ca. 2.500 m) y en otros lugares, *Epidendrum exasperatum* alcanza una altura de más de 3,5 m. El tamaño de las flores varía desde menos de 1 mm de ancho (*Platystele jungermannioides*), a más de 25 cm (*Sobralia macrantha*, cuyas flores duran solamente un día. Otra orquídea nativa, *Phragmipedium caudatum*, tiene pétalos colgantes que pueden llegar a tener más de 50 cm de largo.

Aproximadamente 12% de las orquídeas de Costa Rica son terrestres; el restante 88% está compuesto por epifitas (aquellas especies que se encuentran sobre rocas se les incluye aquí dentro de las epifitas). A menudo, las mismas especies se pueden encontrar tanto terrestres como epifitas, según el hábito de crecimiento; sin embargo, las epifitas "normales" se encuentran más a menudo creciendo sobre la tierra que lo que se encuentran las terrestres "normales" en los árboles. Ninguna orquídea crece como acuática libre, aunque muchas especies de *Spiranthes* y de *Habenaria* se encuentran como emergentes de pozas estacionales. Las cuatro especies de *Vainilla* (fig. 7.91f) son bejucos suculentos.

ASOCIACIONES MICORRIZICAS Y NUTRICION

En la naturaleza, todas las orquídeas que se han estudiado a la fecha son micorrízicas, por lo menos durante la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas. Esta asociación micorrízica perdura generalmente durante toda la vida de la planta, de modo que decir que las orquídeas maduras son "autótrofas" es algo engañoso; sin embargo, se ha visto que algunas orquídeas

pierden sus hongos simbióticos conforme maduran. Aparentemente, la asociación con el hongo favorece muy poco a la orquídea adulta, aunque se necesita más investigación. Se supone que las plantas provenientes de semillas asimbióticas sembradas en medio de agar nutritivo carecen totalmente de micorrizas; tales plantas aparentemente crecen y funcionan del mismo modo que sus contrapartes naturales.

Casi no existe investigación sobre las asociaciones micorrízicas en orquídeas costarricenses, aunque en otras partes del mundo se ha demostrado que hay muy poca especificidad entre el hongo y la planta, a pesar de lo que se ha dicho muchas veces (Hadley 1970). Los hongos simbióticos (basidiomicetes endomicorrízicos) aparentemente son controlados por la producción de fitoalexinas por parte de la planta. Existe una excelente revisión de las micorrizas de las orquídeas por Burgeff (1959).

Uno de los nombres más comunes para las orquídeas epifíticas es, en español, el de "parásitas", y se cree que ciertas orquídeas que carecen de hojas pueden ser parcialmente parasíticas (ver Cook 1926); Ruinen 1953; Benzing y Seemann 1978). Este fenómeno de "epifitosis" en que el árbol hospedero se debilita gradualmente bajo la carga epifítica es muy patente en *Campylocentrum* (fig. 7.89e) y en otros géneros sin hojas, supuestamente autótrofos (la fotosíntesis se lleva a cabo por las raíces y por los tallos que son muy reducidos). De ser esto cierto, sería únicamente por medio de los hongos simbióticos, ya que no se ha demostrado que existan conexiones orgánicas entre la orquídea y el hospedero. Por lo menos algunos simbiosistas de las orquídeas pueden, en ciertos casos, ser patogénicos (Sanford 1974), de modo que estos hongos pueden afectar el árbol hospedero. Sin embargo, no se justifica llamar a estas orquídeas parásitas, por lo menos a la luz de los conocimientos actuales. Sanford (1974, p. 32) cita algunos ejemplos de orquídeas "parasitando" árboles por medio de sus micosimbiosistas.

HABITATS DE LAS ORQUIDEAS Y ADAPTACIONES DE PLANTAS

Ciertas especies de orquídeas tienden a vivir juntas bajo regímenes ambientales particulares, aunque la correlación a menudo no es particularmente estrecha: pueden faltar las especies escogidas, así como estar presentes, bajo circunstancias especiales, especies extrañas. Así, las orquídeas no son buenas indicadores de especies.

Entre los factores generales para determinar la composición de especies de un cierto hábitat (o series de microhábitats) están la temperatura (varias especies de orquídeas de Costa Rica, tanto terrestres como epifíticas pueden soportar temperaturas inferiores al grado de congelación), la precipitación, la insolación (algunas orquídeas crecen únicamente en el sotobosque oscuro; otras necesitan la insolación intensa para florecer), el pH del sustrato, y la disponibilidad de nutrimentos. Los factores bióticos incluyen las relaciones micorrízicas: competencia con otras plantas por la luz, el agua, los

nutrimentos, los polinizadores; la competencia química por medio de los exudados alelopáticos. Estos factores abarcan tanto las especies terrestres como las epifíticas, aunque en grados diferentes.

Las orquídeas terrestres son hoy "poco comunes" en los trópicos, aunque la familia es, con toda seguridad, primitivamente terrestre. Las raíces de las orquídeas terrestres a menudo tienen pelos radiculares (ausentes en la mayoría de las epifitas) y pueden estar investidas de un velamen (capas de células muertas protectoras, absorbentes). A menudo estas células se engruesan en tuberosidades (órganos de almacenamiento subterráneos), mientras que las partes aéreas tienden a ser efímeras y de textura fina. Los tallos son relativamente flexibles y generalmente no son engrosados en pseudobulbos (órganos gruesos para almacenar agua y nutrimentos); por lo general, las hojas se renuevan todos los años. Las inflorescencias son a menudo escapiformes (sobre un pedúnculo sin hojas), las flores son generalmente numerosas y pequeñas, blancas o verdes (hay excepciones tales como *Stenorrhynchos navarrensis* y *S. speciosa* de rojo escarlata). No está documentado el método de polinización de las orquídeas terrestres aunque parece ser poco espectacular. Los géneros terrestres importantes de Costa Rica incluyen *Cranichis*, *Erythrodes*, *Goodyera*, *Govenia*, *Habenaria* (fig. 7.85d,e), *Liparis*, *Malaxis* (fig. 7.85c), *Ponthieva*, *Spiranthes* (fig. 7.85b), y *Stenorrhynchos* (fig. 7.85a). Aunque las orquídeas terrestres se encuentran desde cerca del nivel del mar hasta 3.000 m en Costa Rica, hay pocas especies por debajo de 1.000 m; la mayoría se encuentran entre 1.200 y 2.000 m; algunas de ellas en áreas alteradas, pero la mayoría son nativas de los bosques húmedos intactos.

Las orquídeas epifíticas son más numerosas, tanto en el número de especies como de individuos; ocupan una mayor diversidad de hábitats, y muestran una diversidad mucho mayor que las orquídeas terrestres de Costa Rica. Las raíces están cubiertas por velamen, y en las plantas que crecen en hábitats más expuestos, las capas tienden a ser más gruesas. Los pedúnculos a menudo están engrosados para formar pseudobulbos de uno o más nódulos. Las hojas tienden a tener la cutícula más gruesa que la de las especies terrestres, y son, especialmente en aquellas especies que carecen de pseudobulbos (v.g., *Masdevallia*, *Pleurothallis*, *Stelis*), carnosas y capaces de almacenar agua; los estomas a menudo están hundidos. Unos pocos géneros epifíticos (v.g., *Catasetum*, *Cycnoches*, *Gongora*, *Mormodes*) nativas de áreas estacionalmente secas, tales como en la Provincia de Guanacaste, tienen hojas caducifolias de textura delgada. Se ha comunicado la presencia de ácido crasuláceo y el metabolismo C₄, en algunas orquídeas epifíticas (Neales y Hew 1975; Sanders 1979). Los tipos de inflorescencias y de flores son extremadamente variables y bizarros y, a veces, presentan mecanismos específicos de polinización. La nutrición, a menudo un factor limitante en las epifitas, puede aumentarse por medio de ciertas modificaciones morfológicas. Varias orquídeas (v.g., algunas especies de *Catasetum*, *Oncidium*, y *Schomburgkia*) tienen dos tipos de raíces: (a) aquellas que están fuertemente adheridas al sustrato y que

pegan la planta a su hospedero; y (b) aquellas que la separan del hospedero. Estas raíces, que crecen hacia arriba, son más delgadas y forman una especie de canasto que sirve para recoger el mantillo y otros materiales productores de humus (y que liberan minerales). Otras epifitas autótrofas (v.g., *Coryanthes*, *Laelia* y *Schomburgkia*) se asocian con hormigas. Muchas de estas plantas tienen pseudobulbos huecos que las hormigas (*Camponotus*, *Crematogaster*, *Azteca*, y otras) usan como nidos. Estas plantas bien protegidas, probablemente también se benefician de los desechos acumulados y de las excretas de estas colonias de hormigas.

La absorción de humedad y su retención son factores críticos en los patrones de distribución de las orquídeas epifíticas. Holtum (1960) dice que la mayoría de las especies epifíticas se encuentran en áreas con un mínimo de 2.500 mm de lluvia al año y en donde en ningún mes, el promedio es menor de 5 a 7,5 mm. La precipitación en sí no es tan importante como la humedad atmosférica, como serían las brumas y las nubes, ya que la capa de velamen puede absorber humedad tanto del aire en forma de sereno y de condensación (Barthlott 1976).

La uniformidad de esta humedad es de especial importancia. La mayor diversidad de especies de orquídeas se encuentra en bosques que tienen humedad constante durante todo el año. Los bosques caducifolios estacionales, como aquellos que se encuentran en la Provincia de Guanacaste albergan una flora de orquídeas muy pobre; lo mismo sucede en aquellos bosques que tienen una humedad constante muy alta, como aquellos alrededor de Guápiles.

En un árbol dado, se puede encontrar una gradiente de especies, desde las hojas delgadas, sin pseudobulbos, en horquetas protegidas de troncos cubiertos de musgos, hasta las de hojas más gruesas, con pseudobulbos, en posiciones expuestas en el dosel; estas plantas más xerofíticas tienden a ser de más lento crecimiento.

Poco se sabe sobre la especificidad del árbol hospedero, aunque es conocido que algunas especies (tales como *Citrus* spp.) son "buenos" hospederos, mientras que otros no lo son. Dunsterville (1961) registra cuarenta y siete especies de orquídeas en un solo árbol (sin mencionar las especies) en Venezuela. Varios factores influyen sobre estos patrones de distribución de las epifitas. Se sabe que los exudados de la corteza tienen un efecto fuerte de la germinación de las semillas de orquídeas (Frei 1973a,b); también el pH puede afectar la germinación y el establecimiento de las plántulas y habría que tomar en consideración la textura de la corteza; las especies de corteza lisa, especialmente aquellas que la renuevan en forma periódica, relativamente son hospederos pobres para orquídeas. A menudo se dice que los "árboles de bromelias" no son buenos "árboles de orquídeas" y viceversa. No está claro si esto se debe a la composición de factores químicos y a compuestos alelopáticos secretados por otras epifitas, a la asociación de microhábitats del árbol hospedero, o a factores ambientales como la disponibilidad de humedad. Las orquídeas epifíticas deben competir con las bromelias, helechos, briofitos (especialmente

musgos), líquenes, y en un menor grado con las aráceas y gesneriáceas, por el agua, los nutrientes, y el sol.

ESTRUCTURA FLORAL

Los tres sépalos de la flor de la orquídea generalmente son similares en tamaño y en forma (fig. 7.84). Los dos pétalos laterales son similares entre sí y pueden ser más grandes o más pequeños que los sépalos. El tercer pétalo, el medial, tiene una estructura modificada (generalmente más grande) llamada labio o labelo que sirve tanto de plataforma de aterrizaje como de aparato de orientación. En el botón, el labelo está en posición superior (v.g., más cerca del tallo de la inflorescencia), pero, por lo general, se cambia a la posición inferior cuando se abre la flor; este proceso, conocido como resupinación, involucra tanto retorcimiento del ovario inferior, como el doblar del tallo de la inflorescencia.

La porción central de la flor es el producto de una fusión compleja de tejidos masculinos y femeninos llamado columna o ginandro. Con excepción de dos orquídeas nativas de Costa Rica, todas las demás tienen una sola antera fértil (las otras especies tienen dos anteras fértiles y una estéril), en el ápice de la columna del lado distal del labelo (aunque la antera a menudo está doblada en ángulo recto con respecto a la columna, haciendo que se encuentre más cerca del labelo). Próxima a la antera terminal hay una depresión pegajosa, o sea el estigma; la superficie estigmática está frente al labelo. La antera contiene de dos a ocho masas de polen, o polinios; estos polinios pueden ser tan suaves que se desprendan fácilmente como en *Habenaria* (fig. 7.84c) o muy duros y cerosos como en *Oncidium*. Los polinios generalmente tienen una punta saliente o caudícula, compuesta de una matriz elástica en la que puede haber granos inviables de polen. Las caudículas pueden colocar los polinios directamente en el visitante, o pueden estar adheridos a una franja no pegajosa de tejidos de la columna llamada estipe. Una porción especializada que sobresale del estigma, llamada rostelo sirve para pegar las caudículas o el estipe sobre el visitante. En orquídeas altamente especializadas (como en *Catasetum*, *Maxillaria*, y *Oncidium*) se desprende un parche pegajoso (el viscidio, derivado del rostelo) se desprende en una sola unidad con el polinio. La unidad entera de polinio y sus estructuras asociadas (estipe y viscidio) se llama el polinario.

REPRODUCCION Y DISPERSION

La especificidad de la polinización de las orquídeas sirve a menudo de ejemplo de la coevolución, ya que en casos extremos (v.g., *Catasetum*, *Coryanthes*, *Ophrys*, *Stanhopea*) es llamativa y a veces difícil de creer (ver Darwin 1862 y Van der Pijl y Dodson 1966). Sin embargo, sabemos muy poco de los sistemas de polinización de la mayoría de esta familia, y mientras una especie de polinizador y una especie de orquídeas se correlacionan, esta

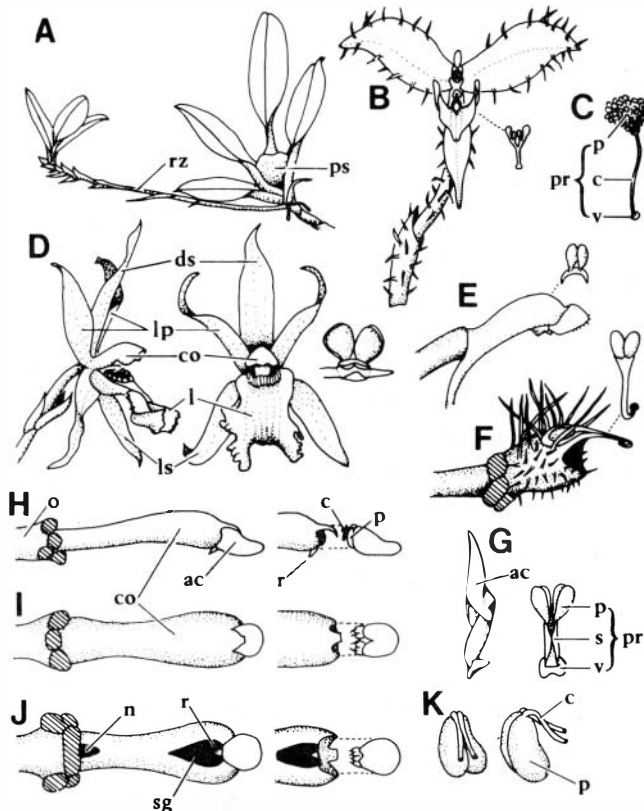


Fig. 7.84 a) *Maxillaria wrightii* que muestra el rizoma (rz) y el pseudobulbo (ps). b) *Ponthieva diptera*, una flor no resupinada. c) Polinios (p), cádice alargado (c), y viscidio pequeño circular (v). de *Chondrorhyncha aromatica*, que muestran las partes de la flor y los polinios removidos con una aguja; co=columna; ds=sépalo dorsal; l=labelo; lp=pétalos laterales; ls=sépalos laterales. e) Vista lateral de la columna de *Maxillaria reichenheimii*, mostrando el pie alargado de la columna y el viscidio en forma de hoz. f) Vista lateral de la columna de *Telipogon* sp. mostrando el rostellito saliente, área estigmática hundida, y polinios. g) Polinios (pr) de *Catasetum maculatum*, mostrando cápsula de las anteras (ac), polinio (p), estípita (s), y viscidio (v). h-j) Columna de *Cattleya skinneri* mostrando la cápsula de la antera (ac), caudículas (c), columna (co), que se abre hacia el nectario interno (n), ovario inferior (O), polinios (p), rostellito (r), y área estigmática hundida (sg). h=vista lateral; i) igual vista desde arriba; j) igual vista desde abajo (v.g., desde el costado del labelo). k) Polinios (p) de *Cattleya skinneri* con caudículas (c). (Varios aumentos) (fotos K.S. Walter).

relación es menos específica en otros grupos de orquídeas (especialmente en orquídeas terrestres de climas templados y tropicales).

Las especies simpátricas no están reproductivamente aisladas a través de medios fisiológicos como es el caso de otras plantas; sino que el aislamiento opera a través de adaptaciones etológicas y morfológicas. Los diferentes polinizadores pueden ser atraídos a diferentes especies de acuerdo con combinaciones específicas de olor (Dodson 1970; Dodson *et al.* 1969; Dodson y Hills 1966; Hills *et al.* 1972; Walter, s.f.). Estas relaciones específicas entre la planta y el polinizador generalmente involucran, en los trópicos, a *Euglossa*, *Eulaema*, y *Eufriesia* (Apidae: Euglossini). En otros casos, la configuración morfológica de las flores es tal que un solo insecto no puede llevar a cabo la hibridación, aun cuando visita ambas especies. Las especies simpátricas pueden "utilizar" el mismo in-

secto visitante sin haber hibridación porque cada especie de orquídea pega sus polinarios en una parte específica del cuerpo del insecto; se ha descubierto que hay hasta trece de estas localidades en una sola especie de abeja (Dressler 1968).

Las especies también pueden evitar la hibridación por medio de separaciones fenológicas como es el caso de *Cattleya skinneri* (flor nacional de Costa Rica) que florece en marzo y el de su pariente cercano *C. patinii*, que florece en octubre. La sincronización de floración en grandes áreas se ve en algunas especies de *Sobralia* (fig. 7.91d); en días determinados, casi todas las plantas de una especie en particular estarán en flor. Esta floración gregaria puede ser provocada durante varios días entre especies simpátricas; pero, ya que las flores generalmente duran solo un día, la probabilidad de hibridación es baja.

En Costa Rica no existe un solo pico de floración en las orquídeas; según la localidad, puede haber épocas particularmente favorables, como el inicio de la estación seca (en especial bosques pluviales muy húmedos) o al principio de la estación lluviosa.

La exogamia se favorece por los mecanismos de polinización empleados por la mayoría de las orquídeas. En algunos casos se le distingue por medio de la unisexualidad (v.g., *Catasetum*, *Cycnoches*) o por la dicogamia funcional (en *Orchis*, *Stanhopea*, *Vanda*, y en otros géneros, el polinario debe reorientar el estipe o las caudículas, o ambos, para que los polinios queden en la posición correcta para ser colocados en el área estigmática, y ya para este tiempo al presunto polinizador habrá abandonado la inflorescencia original y habrá volado hacia otra).

A pesar de las especializaciones extremas, exhibidas por la mayoría de las orquídeas para promover la polinización cruzada, algunas especies (aproximadamente 3% de la familia) son autopolinizadas con regularidad. Estos individuos autógamos pierden su variabilidad genética y se liberan de su dependencia de las erráticas y ocasionales visitas de los polinizadores. La autogamia puede abarcar tanto flores chasmógamas (abiertas, como en *Masdevallia walteri*, fig. 7.78c) o cleistógamas (cerradas, como en *Cattleya aurantiaca*, que produce tanto plantas de flores exocruzadas de flores abiertas, como autógamas, de flores cerradas).

El polen de las orquídeas casi siempre está aglomerado en los polinios y así no se alimentan con él los insectos. En su lugar, la recompensa consta de néctar, lípidos, aceites volátiles (componentes de fragancia) y materias cerosas. Una gran cantidad de orquídeas, sin embargo, no ofrece recompensa alguna y se valen del engaño para atraer a los visitantes, por ejemplo, el mimetismo de flores que producen néctar en varios géneros de orquídeas. El mimetismo sexual es bien conocido en géneros europeos (*Ophrys*) y australianos (*Cryptostylis*). Hipotéticamente existe un fenómeno similar en los géneros neotropicales *Telipogon* (fig. 7.91c) y *Trigonidium*, aunque aún faltan observaciones de campo.

Algunas orquídeas duran solo un día (v.g., *Fregea amabilis*, y muchas especies de *Sobralia*), mientras otras,

si no son polinizadas pueden durar varias semanas. Al ser polinizadas se inicia una serie rápida de cambios fisiológicos incluyendo la suspensión de olor; los sépalos y los pétalos se marchitan, y a menudo se engruesa la columna para cubrir la superficie estigmática. Los tubos polínicos pueden tardar de varios días a varios meses para alcanzar el ovario, y durante este tiempo se forman los rudimentos seminales (no están presentes antes de la polinización). A la fertilización sigue la maduración de la cápsula y la dehiscencia. Las semillas son diminutas pero muy numerosas (hay registros hasta de 3,7 millones de semillas en un solo fruto de la orquídea centroamericana *Cycnoches chlorochilon*). Estas semillas generalmente carecen de endosperma y tienen un embrión sin desarrollar rodeado por una testa floja.

La dispersión es anemófila a veces es hidrófila. Hay informes contradictorios, no obstante, semillas de orquídeas desecadas y almacenadas en refrigeración permanecen viables durante largos períodos, de modo que es posible la dispersión en un área de cientos o miles de millas, por lo menos teóricamente.

HIBRIDACION

La hibridación en la naturaleza es poco común, aunque existen muchos ejemplos, aún entre géneros. Como se vio anteriormente, en su mayoría, el aislamiento reproductivo se efectúa por medio de mecanismos de prepolinización, no involucra incompatibilidad después de postpolinización, de modo que cuando los hábitats se alteran y especies separadas inicialmente se reúnen puede haber hibridación. Sin duda que ha ocurrido "introgresión" en muchos de los grupos "confusos" tales como el complejo *Stanhopea wardii/S. oculata* (fig. 7.90d) y en el complejo *Epidendrum paniculatum* (fig. 7.86g).

La hibridación artificial ha sido ensayada más intensivamente en las orquídeas que en cualquier otro grupo de plantas. Desde 1856, cuando floreció el primer híbrido de orquídea, se han registrado más de cincuenta y tres mil cruces artificiales. En algunos de estos cruces, hay hasta cinco géneros diferentes.

PRINCIPIOS BIOLÓGICOS Y LA IMPORTANCIA DE LAS ORQUÍDEAS EN COSTA RICA

La mayoría de los biólogos generales, especialmente aquellos de climas templados, en su paso por Costa Rica por corto tiempo, eluden totalmente la familia, ya que opinan que es muy numerosa y difícil, o muy "extraña" y, en verdad, las orquídeas ofrecen problemas casi sin límite para la investigación.

Sabemos muy poco sobre las asociaciones micorrízicas de las orquídeas neotropicales; del mismo modo estamos casi ignorantes acerca de la especificidad de los hospederos y de las interacciones competitivas. También son *terra incognita*, tanto la posible latencia antes de la germinación de la semilla, como el área entera del

establecimiento de las plántulas, y en la actualidad sólo podemos conjeturar sobre las distancias y las tasas de dispersión. Aunque se han escrito muchos artículos y libros sobre la polinización en las orquídeas, lo cierto es que sabemos muy poco sobre este aspecto tan importante de su ciclo de vida. Tampoco comprendemos por qué hay tantas orquídeas dispersas en colonias aisladas mientras unas pocas (como *Epidendrum radicans*) crecen como malezas en áreas extensas. Y, ¿cuál sería una definición práctica de especie (o de género) en la orquídea?

Quizá lo más importante es que no comprendemos cómo, ni por qué, hay tantas orquídeas en el mundo. ¿Por qué ha habido una "explosión" evolutiva en esta familia, produciendo de veinte a treinta mil especies, ya que depender críticamente de la interacción con hongos, otras plantas y animales pareciera indicar lo contrario?

APENDICE: GENEROS NOTABLES DE ORQUÍDEAS DE COSTA RICA Y SUS CARACTERISTICAS SUPERFICIALES DE CAMPO.

Nota: Este ensayo no pretende ser una guía de campo ni una clave para las orquídeas de Costa Rica; se está preparando por otro lado una publicación con este fin. Lo que sigue es una lista de las orquídeas más comunes de Costa Rica junto a algunas características diferenciales. No todos los miembros de estos géneros "encajarán" dentro de estas descripciones (especialmente en los géneros grandes como *Epidendrum* y *Pleurothallis*), y en otros casos los géneros estrechamente emparentados que no se describen aquí, en apariencia "encajarán" dentro de estas descripciones.

Spiranthes (fig. 7.85b): terrestre; raíces agrupadas, engrosadas; tallo erecto, folioso, hojas comúnmente pecioladas y maculadas o rayadas; inflorescencias terminales, espiraladas; flores generalmente pequeñas blancas o verduscas, a menudo con un mentón prominente (formada por un nectario unido al ovario); cuatro polinios, suaves; ausencia de estipe, presencia de viscidio; cerca de veintitrés taxa en Costa Rica; en todas las elevaciones. (Una pesadilla taxonómica— algunos autores colocan este grupo en un solo género polimórfico, *Spiranthes*; otros lo dividen en más de veinte géneros diferentes.)

Habenaria (fig. 7.85d,e): terrestre; tallos y raíces oblongos y tuberosos; tallos sin ramificar, verticales; hojas caulinas (a lo largo del tallo) o en la base, de textura relativamente delgada; inflorescencias terminales, racemosas; flores pequeñas o medianas; sépalo dorsal (superior) generalmente formando una capucha sobre la columna; labelo basalmente extendido, con un nectario en forma de espolón; columna corta, una antera única dividida en dos brazos sobresalientes, cada lóculo produce sólo un polinio suave que está adherido al viscidio; cerca de dieciocho taxa en Costa Rica en elevaciones bajas a medianas.

Malaxis (fig. 7.85c,f): terrestre de tallos engrosados basalmente formando cormos; hojas carnosas pero flexibles, a menudo en pares a medio tallo; inflorescencia

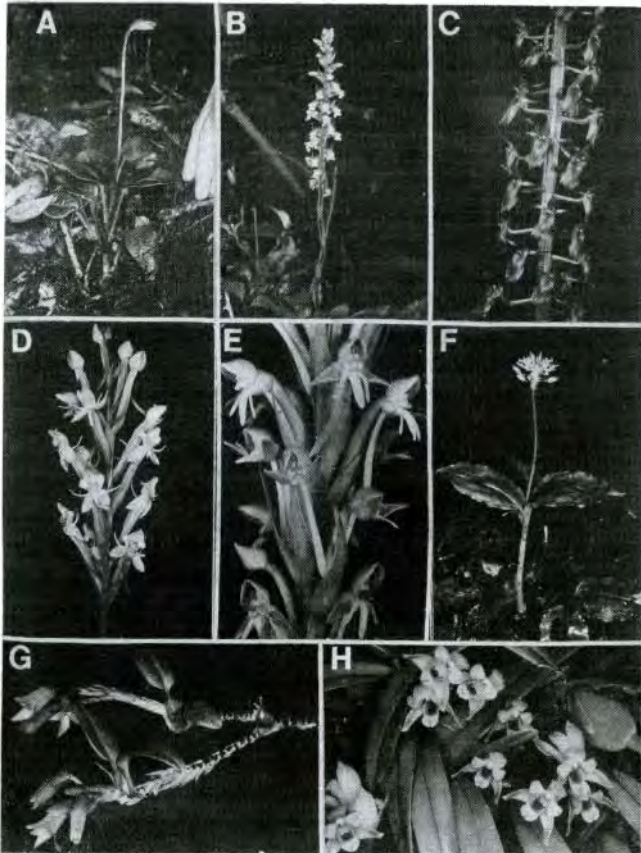


Fig. 7.85 a) *Stenorrhynchos navarrensis*. b) *Spiranthes* sp. c) *Malaxis tipuloides*. d) *Habenaria monorrhiza*. e) *Habenaria lankesteni* (?). f) *Malaxis parthonii*. g) *Maxillaria wrightii*. h) *Maxillaria variabilis* (fotos D. S. Water).

terminal, chata o alargada, de pocas a numerosas flores; flores pequeñas que pueden ser resupinadas, generalmente verdes; cuatro polinios; estipe ausente; viscidio presente; cerca de dieciséis taxa en Costa Rica; en elevaciones medianas a altas.

Maxillaria (fig. 85g,h) epifítica: generalmente con pseudobulbos ovoides abiertos y separados uno del otro por rizomas alargados, generalmente subtendidos por una a varias brácteas foliosas; inflorescencias laterales desde la base de los pseudobulbos; generalmente erecta; de una a varias flores; la columna, por lo general, extendida formando un pie columnar bien definido al cual el labelo está basalmente unido; cuatro polinios, a menudo en dos pares desiguales; presencia de estipe y viscidio (este a menudo en forma de hoz); cerca de veinticinco taxa en Costa Rica en todas las elevaciones.

Epidendrum (fig. 7.86a-g): epifítica; sin pseudobulbos (o muy rara vez); de una a varias hojas dísticas (en dos líneas verticales en lados opuestos del tallo) y generalmente carnosas; inflorescencia terminal desde una sola flor hasta una panícula ramificada; flores pequeñas a grandes; labelo fusionado en toda su longitud a la columna; labelo a menudo trilobado; dos polinios, caudículas presentes; ausencia de estipe y viscidio; cerca de cien taxa en Costa Rica; en todas las elevaciones; generalmente polinizada por mariposas o polillas; una especie *E. radicans* (que

se describe por separado en este libro), es una maleza común a orillas de caminos; en elevaciones medianas. Las plantas superficialmente similares a *Epidendrum* pero con pseudobulbos y poca fusión entre el labelo y la columna se refieren a *Encyclia* (fig. 7.86h).

Pleurothallis (fig. 7.87a-e): epifítica; rizomas (tallos horizontales) cortos, de modo que las hojas están agrupadas; plantas generalmente pequeñas; pseudobulbos ausentes; hojas diminutas a medianas, carnosas, generalmente angostándose hacia el pecíolo; plantas a menudo forman macollas densas; inflorescencias salen desde la parte superior del pecíolo o (aparentemente) desde el centro de la lámina de la hoja; flores pequeñas (ocasionalmente grandes); pétalos por lo general más pequeños que los sépalos; labelo engoznado; flores excepcionalmente variadas en cuanto a tamaño, forma, y color; dos polinios con caudículas cortas; sin estipe ni viscidio; cerca de 140 taxa en Costa Rica; en todas las elevaciones, aunque más común en las medianas o altas. Varios géneros han sido segregados de *Pleurothallis*: *Barbosella* (fig. 7.88a) tiene rizomas alargados y produce inflorescencias de una sola flor; las flores de *Brachionidium* (fig. 7.88b) tiene "colas" alargadas en los sépalos y los pétalos y producen 8 polinios; *Restrepia* (fig. 7.88g) tiene sépalos fusionados lateralmente; los pétalos son lineales con ápice engrosado, y el labelo es pequeño y unido en la base.

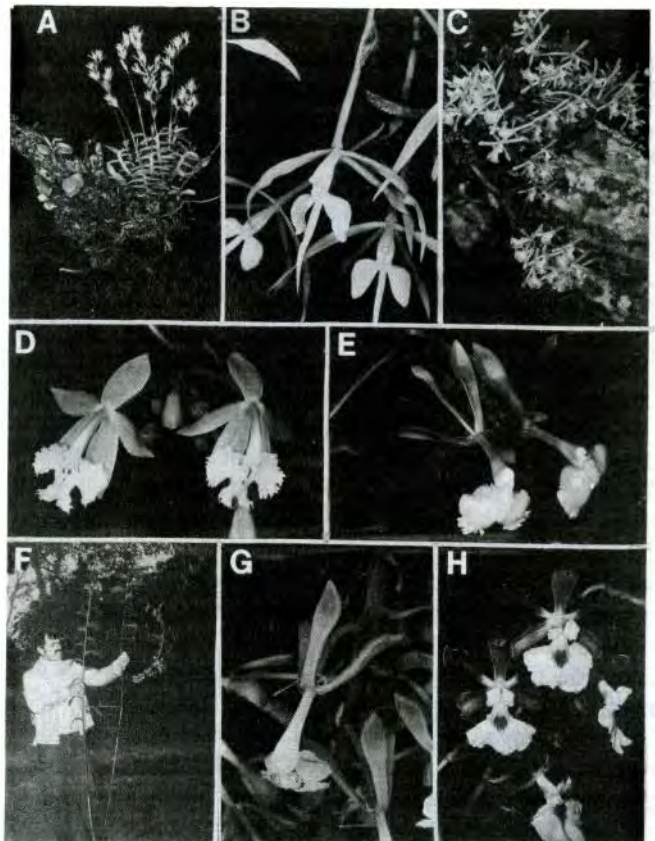


Fig. 7.86 a) *Epidendrum misserinum*. b) *E. falcatum*. c) *E. difforme*. d) *E. radicans*. e) *E. pseudepidendrum*. f) *E. exasperatum*. g) *E. paniculatum*. h) *Encyclia cordigera* (fotos K. S. Walter).

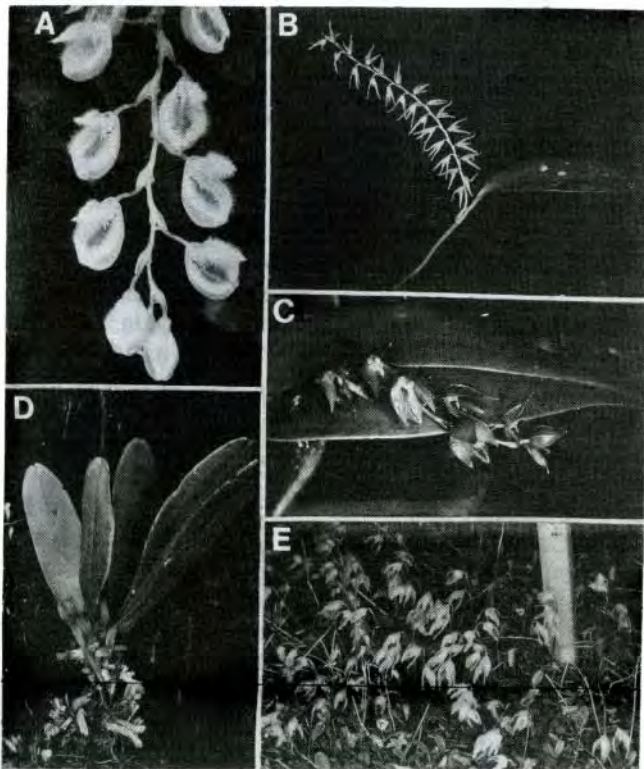


Fig. 7.87 a) *Pleurothallis amparoana* () b) *P. dolichopus*, c) *P. rowleei*. d) *P. tribuloides*. e) *P. biflora* (fotos K. S. Walter).

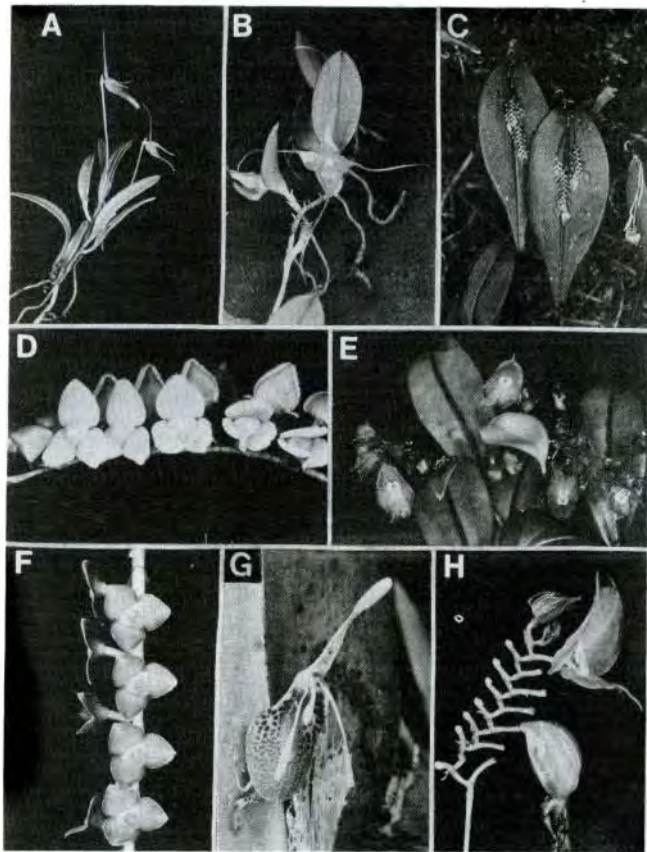


Fig. 7.88 a) *Barbosella geminata*. b) *Brachionidium valerioi*. c) *Lepanthes* sp. d) *Stelis* sp. e) *Lepanthes* sp. f) *Stelis* sp. g) *Restrepia xanthophalma*. h) *Lepanthes* sp. (fotos K. S. Walter).

Lepanthes (fig. 7.88c,e,h): epifítica; rizomas extremadamente cortos, hojas consecuentemente agrupadas; sin pseudobulbos, hojas cubiertas por brácteas pequeñas, persistentes, en forma de embudo; hojas sencillas lanceoladas o cordadas; inflorescencias generalmente con muchas flores, en zigzag, a menudo por debajo de las hojas; flores pequeñas o medianas; sépalos grandes, pétalos más pequeños, rodeando la corta columna; dos polinios, con caudículas cortas; sin estipe ni viscidio; cerca de cuarenta y cinco taxa en Costa Rica; en elevaciones medias a altas. (Un género difícil, poco conocido; se pueden asignar muy pocos binomios válidos a nuestras especies.)

Stelis (fig. 7.88d,f): epifítica; rizomas cortos, hojas consecuentemente agrupadas; hojas de varios tamaños y formas, algo carnosas, inflorescencias racemosas, que salen desde la base de la lámina; flores diminutas a pequeñas, a menudo con el perímetro triangular; sépalos más grandes que los pétalos y el labelo; sépalo dorsal generalmente fusionado basalmente con los laterales; dos polinios, con caudículas cortas; estipe y viscidio ausente; cerca de cincuenta taxa en Costa Rica en elevaciones medias a altas.

Masdevallia (fig. 7.89a-d): epifítica; rizomas extremadamente cortos, hojas consecuentemente agrupadas; plantas pequeñas a medianas; sin pseudobulbos; hojas simples, carnosas, pecioladas, generalmente con una vaina basal grande; inflorescencias que salen de la base del peciolo, a menudo de una sola flor, menos común floreciendo sucesivamente; sépalos fusionados basalmente

angostándose para formar "colas" bien definidas; pétalos y labelos más pequeños que los sépalos; labelo engoznado; dos polinios, con caudículas cortas; sin estipe ni viscidio; cerca de treinta taxa en Costa Rica; en elevaciones medias a altas; (plantas similares horizontales o pendulosas, de hojas más delgadas, a menudo con flores pubescentes se refieren a *Dracula*.)

Catasetum (fig. 7.90a,b): epifítica; (a veces sobre palmeras o en troncos en áreas abiertas, en estado de descomposición); pseudobulbos alargados, de varios internodos, que se hacen rígidos con la edad, con "espinas" de las hojas caídas en la parte superior; varias hojas, de textura delgada, plegadas, caducifolias; inflorescencias laterales, erectas, con varias flores vistosas en un racimo (inflorescencia no ramificada); las plantas generalmente producen ya sea sólo flores masculinas o femeninas en una floración dada, flores unisexuales generalmente algo diferentes (flores femeninas menos comunes que las masculinas); flores femeninas no resupinadas y generalmente similares entre especies; flores masculinas pueden ser o no resupinadas, diferentes según la especie, provistas de dos antenas sensitivas (proyecciones desde la columna) que al ser oprimidas el polinio sale disparado; dos polinios, estipe y viscidio bien desarrollados; cerca de cinco taxa en Costa Rica; en elevaciones bajas y medias.

Stanhopea (fig. 7.90c,d): epifítica; pseudobulbos ampliamente ovoides, a veces estriados, unifoliados; hojas

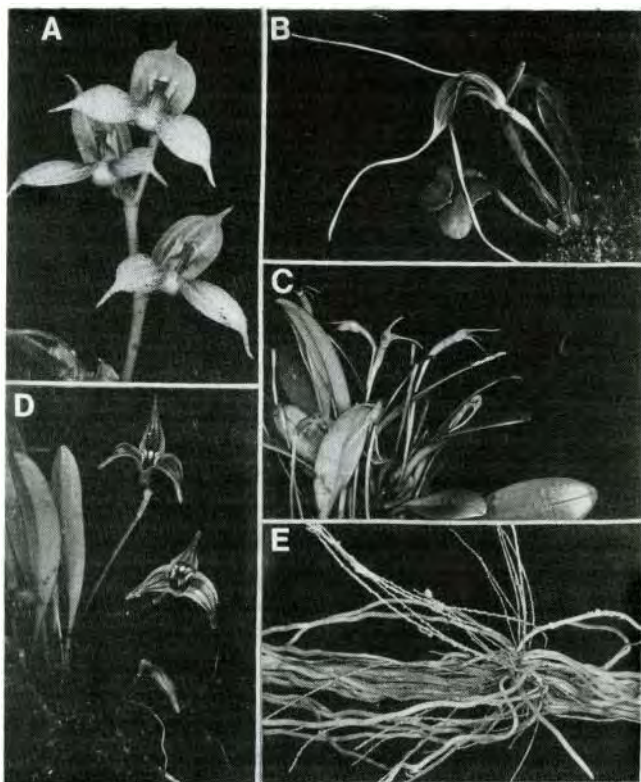


Fig. 7.89 a) *Masdevallia rafaiana*. b) *M. calura*. c) *M. walteri* (nótese los ovarios henchidos en las flores recién abiertas). d) *M. ecaudata*. e) *Campylocentrum fasciola* (fotos de K. S. Walter).

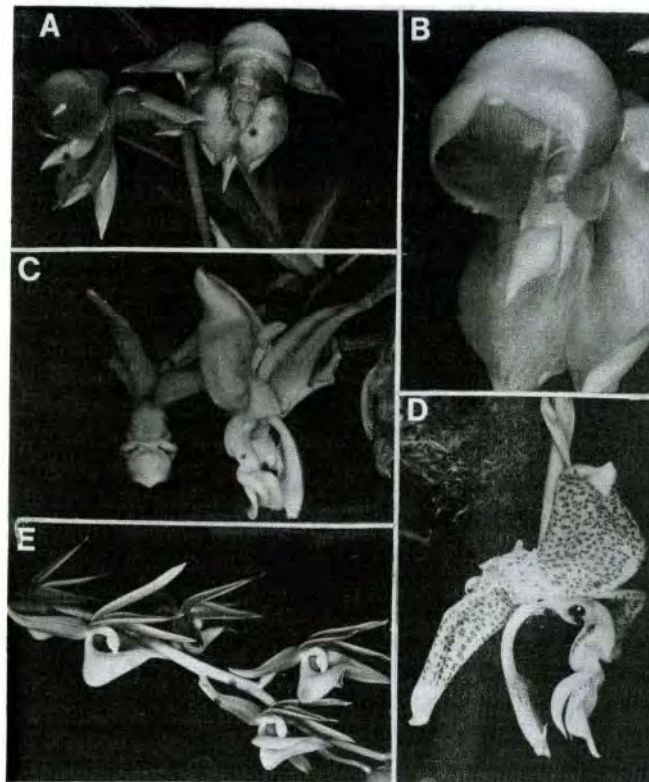


Fig. 7.90 a) *Catasetum viridiflavum*, flor masculina. b) *Catasetum viridiflavum*, flor masculina mostrando el gatillo que dispara el polinio. c) *Stanhopea intermedia*. d) *S. oculata* (?). e) *Mormodes colossus* (fotos K.S. Walter).

grandes, plegadas, caducifolias; inflorescencias laterales desde la base del pseudobulbo, colgantes; flores grandes, cerosas, de poca duración, muy fragantes; la columna alada forma un "tobogán" con el complejo labelo tripartito carnosos; dos polinios, oblongos; estipe y viscidio fácilmente discernibles; unos ocho taxa en Costa Rica; más común en elevaciones bajas; sistemas de polinización específicos en donde las abejas euglosinas son atraídas por el olor de la flor.

Mormodes (fig. 7.90e): epifítica; pseudobulbos alargados, de varios internudos, relativamente aglomerados; varias hojas, de textura delgada, plegadas, caducifolias; inflorescencia lateral, erecta, con varias flores en un racimo; flores bisexuales, el labelo y la columna, por lo general, se juntan apicalmente, aunque retorcidos en direcciones opuestas, las flores son en consecuencia, asimétricas; dos polinios; estipe y viscidio bien desarrollados; cerca de ocho taxa en Costa Rica; en elevaciones bajas a medias.

Elleanthus (fig. 7.91a): epifítica o terrestre; plantas de pequeñas a grandes; tallos alargados, erectos, leñosos, foliosos; hojas dísticas (en arreglo de dos filas verticales en lados opuestos del tallo y plegadas; inflorescencias terminales, de muchas flores; flores espiraladas en vistosas cabezuelas bracteadas o en racimos; perianto de textura delgada, de poca duración, a menudo rojo; labelo a menudo con dos callos basales; ocho polinios, suaves; estipe ausente, viscidio generalmente presente; cerca de dieciséis

taxa en Costa Rica; en elevaciones medias a altas, común en orillas de caminos, generalmente polinizadas por aves.

Sobralia (fig. 7.91a): epifítica o terrestre; plantas a veces grandes; tallos en forma de cañas, erectos, sin pseudobulbos; pocas hojas, grandes coriáceas, plegadas; inflorescencia terminal, de una sola flor o floreciendo sucesivamente; flores de medianas a grandes, a veces muy vistosas (a menudo similares a una *Cattleya*), de vida corta (1 ó 2 días); ocho polinios, suaves; estipe ausente; viscidio presente; cerca de veinte taxa en Costa Rica; en elevaciones bajas a medias.

Dichaea (fig. 7.91b): epifítica; tallos ramificados, alargados, a menudo colgantes, no engrosados, sin pseudobulbos; muchas hojas, dísticas, persistentes o caducifolias; inflorescencias laterales saliendo del lado opuesto de una hoja, de una sola flor; flores pequeñas pero complejas; sépalos y pétalos más o menos del mismo tamaño; labelo en tres partes; a menudo con un pie de columna; cuatro polinios; estipe y viscidio presentes; cerca de treinta taxa en Costa Rica; en elevaciones bajas a medias. (*Lochhartia* fig. 7.91c tiene más o menos la misma apariencia general que *Dichaea*; sin embargo, sus flores son imbricadas y equitantes; las flores de *Lochhartia* por lo general están en panículas con brácteas conspicuas y a menudo son amarillas; dos polinios.)

Telipogon (fig. 7.91e): epifítica; sin pseudobulbos, tallos foliosos, a menudo trepadores, algo carnosos; in-

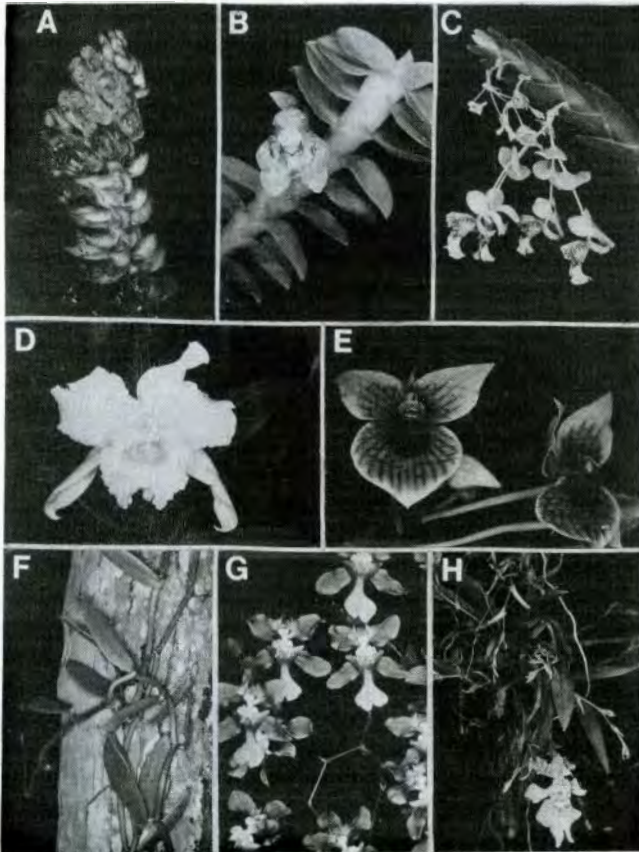


Fig. 7.91 a) *Elleanthus* sp. b) *Dichaea muricata*. c) *Lockhartia amoena*. d) *Sobralia macrantha*. e) *Telipogon* sp. f) *Vanilla planifolia*. g) *Oncidium ornithorrhynchum*. h) *O. cristigalli* (fotos K. S. Walter).

florescencias laterales, de varias flores; sépalos pequeños, generalmente ocultos detrás de los grandes pétalos rayados; labelo muy similar en tamaño y color a los otros dos pétalos; columna corta, a menudo de color negro intenso (al igual que la base de los pétalos, y pubescentes, terminando en un rostelo ganchudo sobresaliente; dos polinios; estipe y viscidio bien desarrollados; probablemente pseudocopuladora; en elevaciones medias a altas; cerca de quince taxa en Costa Rica.

Oncidium (fig. 7.91 g,h): epifítica; plantas pequeñas a grandes, pseudobulbos comprimidos lateralmente (en ocasiones ausentes), generalmente unifoliados; de una a varias hojas invaginadas debajo de cada pseudobulbo; inflorescencias laterales desde la base del pseudobulbo y racemosas o paniculadas; flores pequeñas o grandes, a menudo amarillas; generalmente sin olor; sépalos y pétalos grandes y planos; labelo más grande o más pequeño que los otros pétalos, también generalmente plano, provisto basalmente de un callo (una prominencia gruesa, carnososa); columna corta, alada, orientada más o menos perpendicular al labelo; dos polinios, ovoides, con estipe y viscidio bien desarrollados; cerca de cuarenta taxa en Costa Rica; en todas las elevaciones. (Un grupo poco natural de especies, pertenecientes a varios géneros diferentes.)

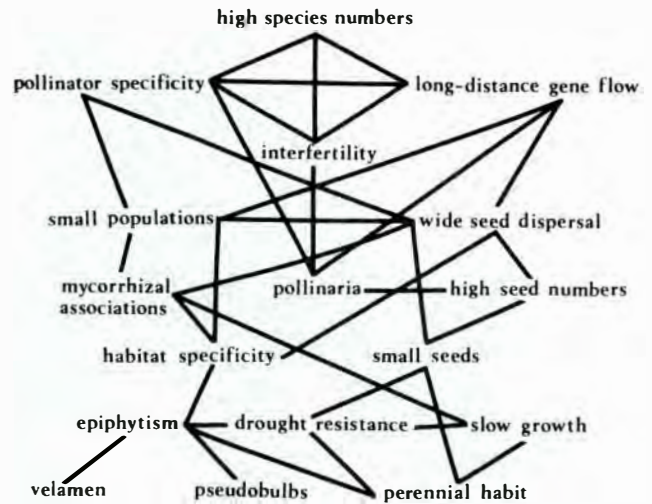


Fig. 7.92 Se supone que estos factores interaccionan el uno con el otro, hasta cierto punto, afectan la gran cantidad de especies que se encuentran entre Orchidaceae.

Barthlott, W. 1976. Struktur und Funktion des Velamen Radicum der Orchideen. In *Proceedings of the Eighth World Orchid Conference*, pp. 438–443. Frankfurt: German Orchid Society.

Benzing, D. H., and Seemann, J. 1978. Nutritional piracy and host decline: A new perspective on the epiphyte-host relationship. *Selbyana* 2:133–48.

Burgess, H. 1959. Mycorrhiza of orchids. In *The orchids: A scientific survey*, ed. C. L. Withner, pp. 361–96. New York: Ronald Press.

Cook, M. T. 1926. Epiphytic orchids as a serious pest on citrus trees. *J. Dept. Agric. Puerto Rico* 10:5–9.

Darwin, C. R. 1862. *The various contrivances by which orchids are fertilized by insects*. London: John Murray.

Dodson, C. H. 1970. The role of chemical attractants in orchid pollination. In *Biochemical coevolution*, ed. K. L. Chambers, pp. 83–107. Corvallis: Oregon State University Press.

Dodson, C. H., et al. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science* 164:1243–49.

Dodson, C. H., and Hills, G. 1966. Gas chromatography of orchid fragrances. *Am. Orchid Soc. Bull.* 35: 720–25.

Dressler, R. L. 1968. Pollination by euglossine bees. *Evolution* 22:202–10.

———. 1981. *The orchids—natural history and classification*. Cambridge: Harvard University Press.

Dunsterville, G. C. K. 1961. How many orchids on a tree? *Am. Orchid Soc. Bull.* 30:362–63.

Frei, J. K. 1973a. Orchid ecology in a cloud forest in the mountains of Oaxaca, Mexico. *Am. Orchid Soc. Bull.* 42:307–14.

———. 1973b. Effect of bark substrate on germination and early growth of *Encyclia tampensis* seeds. *Am. Orchid Soc. Bull.* 42:701–8.

- Hadley, G. 1970. Non-specificity of symbiotic infection in orchid mycorrhiza. *New Phytol.* 69:1015-23.
- Hills, G., et al. 1972. Floral fragrance and isolating mechanisms in the genus *Catasetum* (Orchidaceae). *Biotropica* 4:61-76.
- Holtum, R. F. 1960. The ecology of tropical epiphytic orchids. In *Proceedings of the Third World Orchid Conference*, pp. 196-204. London: Royal Horticultural Society.
- Luer, C. L. 1979. Miscellaneous new species in the Pleurothallidinae. *Selbyana* 5:145-94.
- Neales, T. F., and Hew, C. S. 1975. Two types of carbon fixation in tropical orchids. *Planta* 123:303-6.
- Pijl, L. van der, and Dodson, C. H. 1966. *Orchid flowers: Their pollination and evolution*. Coral Gables: University of Miami Press.
- Ruinen, J. 1953. Epiphytosis: A second view of epiphytism. *Ann. Bogorienses* 1:101-57.
- Sanders, D. J. 1979. Crassulacean acid metabolism and its possible occurrence in the plant family Orchidaceae. *Am. Orchid Soc. Bull.* 48:796-98.
- Sanford, W. W. 1974. The ecology of orchids. In *The orchids: Scientific studies*, ed. C. L. Withner, pp. 1-100. New York: John Wiley.
- Walter, K. S. n.d. The chemistry and biology of floral fragrances. In preparation.

Plantas Parasíticas (Parásitas verdaderas)

L. D. Gómez.

“Escondida en la oscuridad foliosa de un árbol, hay una rama dorada, las hojas y el tallo también son de oro, y sagrados para la soberana del reinado subterráneo”. Virgilio. *Eneida*, 6:205. En tales términos, dramáticos y poéticos, describe Virgilio el *Viscum album*, un muérdago europeo común que, supuestamente, tenía propiedades mágicas y que fue el centro de una gran tradición, desde tiempos clásicos, hasta los besos navideños de la actualidad*. Las plantas parasíticas han captado la atención del lego al igual que la del naturalista, debido a su elusiva biología; la montaña de literatura sobre este tema confirma este interés. Las plantas parasíticas, excluyendo los hongos y otros organismos menores, abarcan lo que probablemente son las estructuras más extraordinarias del reino vegetal, tanto las flores gigantes de *Rafflesia* de los sofocantes bosques del Asia Tropical, como las diminutas de *Pilosyles* de los Neotrópicos, son testigos de la diversidad y complejidad que se encuentran entre las formas poco comunes de las angiospermas.

Las referencias clásicas de las angiospermas parasíticas incluyen aquellas de Sperlich (1925) y Pax (1935). Hay un tratado claro, aunque parcial, sobre este

tema de Christmann (1960) y un tratado general sobre su biología por Kuijt (1969), quien destaca los grupos santaláceos.

Hay dos clases de parasitismo: el hemiparasitismo, en donde las plantas parasíticas también son capaces de tener alguna fotosíntesis, de modo que son autotróficas hasta cierto grado, y las holoparasitas, desprovistas de pigmentos asimilativos y son en su mayoría heterotróficas. Las santaloides (Santalaceae y grupos afines) son hemiparasitos; el resto de las angiospermas que muestran parasitismo son holoparasitos. Ambas categorías, hemi- y holoparasitos se encuentran únicamente entre Santalaceae, Loranthaceae, Lauraceae, Scrophulariaceae, y Orobanchaceae.

La diferenciación entre parasitismo y sauprofitismo puede ser difícil, en algunos casos. Monotropaceae, o “pipas indias”, fueron consideradas como parásitas por muchos años hasta que se descubrió que eran sauprofitas. De aquí surge la pregunta un poco metafísica de si una holosaprofitica es parasítica con respecto a la asociación de sus hongos micorrízicos.

El parasitismo en las angiospermas se distribuye según el cuadro de la página 296.

El arreglo, según Engler y Prantl, muestra que hay 9 órdenes, 16 familias, cerca de 142 géneros y aproximadamente 2.500 especies de angiospermas parasíticas, así como una sola especie de gimnosperma. Entre los pteridófitos o monocotiledóneas no hay plantas parasíticas.

Podocarpaceae. *Podocarpus ustus*, endémico de Nueva Caledonia, se encuentra como parásita de la conífera *Dacrydium taxoides*. Gray (1959) y DeLaubentfelds (1959) informan sobre esta planta rara.

Krameriaceae. Colocada dentro de Rosaceae por algunos y dentro de Leguminosae y otros, debido a sus flores papilionáceas, al género *Krameria* se le asigna hoy a su propia familia. Su parasitismo fue informado por primera vez por Cannon (1910) y la mejor descripción del género es la de Kuntz (1913). Esas plantas son definitivamente xerófitas, y se encuentran desde el sur de Estados Unidos hasta Costa Rica, en la cuenca del Caribe seco hasta la Sur América árida. La polinización es por abejas en Costa Rica, y la dispersión de sus frutos espinosos la hacen los mamíferos y, a veces, las aves. Al germinar, la plántula es autotrófica por algún tiempo hasta que puede parasitar otra planta por medio de la invasión de su raíz.

Olacaceae-Opiliaceae, Myzodendraceae. La familia Myzodendraceae está restringida a los bosques de Nothofagus del antártico Suramericano. Hooker (1846) hace un relato detallado sobre la familia. Polinizada por insectos pequeños, la semilla es “empujada” hacia arriba por la columna placentar que la subtiende, y al madurar se desarrolla en tres setas cubiertas por tricomas largos (de ahí el nombre de “muérdagos plumosos”) que ayudan en la dispersión eólica y el pasaje a través de los animales. *Myzodendron* se adhiere a partes de *Nothofagus*, de tal manera que, tanto el parásito como el hospedero se separan fácilmente, dejando una cicatriz similar a las de Loran-

* N. del E. La tradición anglosajona de colgar una ramita de muérdago durante las Pascuas.

Taxon	Hemiparasites		Holoparasites	
Gymnosperms				
Podocarpaceae	1 g.,	1 sp.		
Angiosperms				
Rosales				
Krameriaceae	1 g.,	15 spp.		
Santalales				
Olacaceae-Opiliaceae	5 g.,	22 spp.		
Myzodendraceae	1 g.,	10 spp.		
Santalaceae	30 g.,	400 spp.	2 g.,	10 spp.
Loranthaceae	35 g.,	1,000 spp.		3 spp.
Balanophorales				
Balanophoraceae			18 g.,	100 spp.
Myrtales				
Cynomoriaceae			1 g.,	1 sp.
Aristolochiaceae				
Rafflesiaceae			8 g.,	60 spp.
Mitrastemonaceae			1 g.,	2 spp.
Hydnoraceae			8 g.,	? spp.
Laurales				
Lauraceae	1 g.,	30 spp.		
Ericales				
Lennoaceae			3 g.,	4 spp.
Tubiflorales				
Convolvulaceae (Cuscutaceae)			1 g.,	80–100 spp.
Scrophulariaceae	10 g.,	ca. 500 spp.	6 g.,	50–60 spp.
Orobanchaceae	8 g.,	ca. 150 spp.	2–3 g.,	? spp.

thaceae. En Chile, al muérdago *Myzodendron* se le llama “barbas de ángel” y hay la creencia popular de que tiene poderes mágicos.

Además de las descripciones morfológicas o anatómicas como las de Fagerlind (1947, 1948) y de Agarwal (1963), poco se sabe de la biología de Olacaceae-Opiliaceae reunidos en la familia Olacaceae por algunos botánicos y que, en mi opinión, merecen un tratamiento exactamente contrario. El grupo está representado en Costa Rica por *Heisteria* (seis especies), *Minquartia guianensis*, *Schoepfia* (dos especies) y *Ximenia americana*. La polinización se lleva a cabo por abejones, abejas, aves y las drupas son dispersadas por mamíferos pequeños y por aves omnívoras, así como por gravedad. Se desconoce cómo Olacaceae *sensu lato*, se convirtió en parásita. Sospecho que el injerto invasivo de raíces, como en Krameriaceae, es un mecanismo importante. En los géneros representados en nuestra área el único caso documentado de parasitismo, es el descrito por Barber (1907) en *Ximenia*.

Santalaceae. La familia de los sándalos ha recibido mucha atención y una revisión excelente sobre la biología de la especie representativa *Exocarpus bidwillii*, (Fineran 1962-63). Las Santalaceae son plantas del Viejo Mundo, con excepción de varios géneros de la Patagonia.

Loranthaceae. Los muérdagos verdaderos, pertenecen a esta familia, dividida por algunos autores en Loranthaceae y Viscaceae. Si se acepta tal separación, los

muérdagos costarricenses caen dentro de Loranthaceae (grupos I, *Gaiadendron*, *Peristethium*, *Struthanthus*; II, *Phthirusa*, *Oryctanthus*; IV, *Psittacanthus*; III, *Oxycanthus*, aún no registrado); y *Viscaceae* (los géneros restantes: *Antidaphne*, *Dendrophthora*, *Phoradendron* fig. 7.93)*.

Loranthaceae sensu lato son más o menos leñosas y de hábitos variables. Algunas son herbáceas, otras son arbustos erectos o arbolitos, o reptantes y parecidas a bejucos. Las hojas son enteras, coriáceas, y perennifolias en el bosque pluvial, mientras aquellas de los bosques tropicales secos y húmedos tienden a ser caducifolias (ver fig. 7.93). Las especies de hojas persistentes, generalmente, se asemejan al follaje de sus hospederos y a menudo son engañosas hasta que florecen. A menudo los muérdagos crecen como plantas de lo más alto en el dosel, excepto en los claros de luz y en los hábitats riparios. Richards (1936, 1952) observó la distribución altitudinal de los muérdagos en los brezales y bosques dipterocárpicos de Borneo. Obviamente, la luz es importante para el hemiparásito y los niveles lumínicos (Evans, Whitmore, y Wong 1960; Whitmore 1968) juegan un papel muy importante como factores limitantes en la estratificación

* N. del E. Pero ver reciente clasificación de J. Kuijt en Flora Costaricensis, Fieldiana 13, 1983.



Fig. 7.93 *Phoradendron* (Loranthaceae), con hojas durante la estación seca, en la copa del árbol hospedero *Guazuma ulmifolia* que durante esta época está sin hojas. Mayo de 1980, Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica, (foto D. H. Janzen).

microclimática del bosque tropical (Oye 1921). La distribución de los muérdagos también se relaciona con el comportamiento de las aves que dispersan sus semillas. Debe tomarse en cuenta aquí que los muérdagos son epifitas desde el momento que se deposita la semilla en el hospedero hasta que emerge el haustorio funcional. Aunque este lapso sea breve, dependiente de la cantidad de reservas de la semilla, los muérdagos están, sin duda, sujetos a una serie de factores que gobiernan el establecimiento de la sinusia epifítica (Allen *et al.* 1968; Dudgeon 1923; Gore 1968; Greendale y Nye 1964; Hosokawa 1968; Klinge 1963; Madisin 1977; Visser 1964).

La polinización se lleva a cabo a veces por insectos en busca de néctar en las flores tubulares (he visto *Papilio burchelli* alimentándose en *Psittacanthus* y abejas *Trigona* sobre *Phoradendron*), y probablemente los murciélagos también visitan las grandes flores blancas de *Elythranthe albida*. Sin embargo, la flor de Loranthaceae muestra la típica adaptación del síndrome de polinización por aves; por colibríes en los Neotrópicos y por picaflores (*Dicaeidae*) y nectarínidos (Nectariniidae) en el Viejo Mundo (Doctores van Leeuwen 1954; Evans 1895), que también dispersan las semillas. En el Nuevo Mundo las tangaras, reinitas y yigüirros ocupan su lugar.

La familia Loranthaceae *sensu lato* tiene una amplia gama de hospederos por lo que se le encuentra en árboles

de varios géneros y familias. Algunos muérdagos parasitan hasta miembros de su propia familia, y este hiperparasitismo puede ser de segundo grado (parásito sobre parásito). La siguiente es una lista de los muérdagos costarricenses y sus hospederos, según muestras de herbario:

Antidaphne viscoidea P. & E., *Moraceae*, *Annonaceae*, *Fagaceae*, *Myrtaceae*.

Dendrophthora ambigua Kuijt, *Saxifragaceae*.

D. squamigera (Benth.) Ktze., *Ericaceae*, *Myrsinaceae*, *Myrtaceae*, *Rosaceae*.

D. costaricensis Urban spp. *poasensis* Kuijt, *Myrtaceae*, *Ericaceae*, *Melastomataceae*, *Solanaceae*, *Saxifragaceae*. *Gaiadendron punctatum* (R. & P) G. Don *Araliaceae*, *Cornaceae*, *Fagaceae*, *Myrtaceae*, helechos y hasta terrestre.

Oryctanthus alveolatus (HBK) Kuijt, hospedero sin identificar.

O. amplexicaulis (HBK) Eichler, *Malvaceae*.

O. botryostachys Eichler, *Sterculiaceae*.

O. cordifolius (Presl) Urban, *Sapindaceae*.

O. occidentalis (L.) Eichler, *Annonaceae*, *Sterculiaceae*, *Myrtaceae*, *Rutaceae*, *Phoradendron*

O. spicatus (Jacq.) Eichler, *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Melastomataceae*, *Leguminosae*.

Phoradendron acinacifolium Eichler, *Fagaceae*.

Ph. cooperi Trel., *Compositae*.

Ph. crassifolium (Pohl) Eichler, *Moraceae*, *Rutaceae*.

Ph. dipterum Eichler, *Euphorbiaceae*.

Ph. flavans (Sw.) Griseb., *Melastomataceae*.

Ph. obliquum (Presl) Eichler, hospedero sin identificar.

Ph. piperoides (HBK) Trel., *Moraceae*, *Malvaceae*, *Sterculiaceae*, *Leguminosae*, *Dilleniaceae*.

Ph. quadrangulare, (HBK) K. & U., *Sterculiaceae*, *Tiliaceae*, *Nyctaginaceae*, *Leguminosae*.

Ph. quinquenervium Krause, *Melastomataceae*.

Ph. robustissimum Eichler, *Sterculiaceae*, *Leguminosae*, *Salicaceae*.

Ph. tonduzii Trel., *Melastomataceae*, *Euphorbiaceae*.

Ph. undulatum Eichler, *Fagaceae*, *Myrtaceae*, *Melastomataceae*, *Euphorbiaceae*.

Phthirusa pyrifolia (HBK) Eichler, *Rubiaceae*, *Punicaceae*, *Rutaceae*, *Myrtaceae*, *Euphorbiaceae*, *Sterculiaceae*, *Struthanthus*.

Psittacanthus allenii Woods. & Scher., *Pinaceae*, *Fagaceae*.

P. calyculatus (DC) G. Don, *Burseraceae*, *Anacardiaceae*

P. laterifolius Woods & Scher., hospedero sin identificar.

P. quadrifolius Kuijt, hospedero sin identificar.

P. scheeryi Woodson, hospedero sin identificar.

P. schiedeanus (Schlecht. & Cham.) Blume, *Myrtaceae*, *Fagaceae*, *Winteraceae*, *Hippocastanaceae*, *Betulaceae*.

Peristethium leptostachyum (HBK) G. Don, *Melastomataceae*, *Rhizophoraceae*.

Struthanthus costaricensis Handley, *Lauraceae*,

Betulaceae, *Sterculiaceae*, *Rutaceae*, *Rubiaceae*.

St. marginatus (Desr.) Blume, *Fagaceae*, *Rutaceae*,

Solanaceae, *Clethraceae*.

St. oerstedii (Oliver) Stand., *Rosaceae*, *Euphorbiaceae*, *Salicaceae*, *Myrtaceae*.

St. orbicularis (HBK) Blume, *Sterculiaceae*, *Anacardiaceae*, *Leguminosae*, *Rutaceae*, *Moraceae*, *Combretaceae*, *Malvaceae*.

St. polystachyum (R. & P.) Blume, *Rubiaceae*, *Myrtaceae*, *Leguminosae*.

St. quercicola (Cham. & Schlecht.) Blume, *Chloranthaceae*, *Fagaceae*, *Melastomataceae*, *Salicaceae*, *Solanaceae*.

St. woodsonii Cuf., hospedero no identificado.

Cuando colocamos las familias de hospederos en una secuencia dada, como la de Hutchinson, tendríamos que de un total de 342 familias de dicotiledóneas, 42 serían hospederos, filogenéticamente desde los más primitivos hasta los más avanzados. Sin embargo, varios de los sistemas que se ensayaron, indican que hay alguna consistencia en la agrupación, cuyo significado ameritaría investigación adicional, particularmente, con respecto a las relaciones fitoquímicas entre hospederos y parásitos (cf. Harris 1934).

GAIADENDRON PUNCTATUM: Un caso típico

Este muérdago habita los bosques nubosos superiores, siendo abundante entre 2.500 y 3.000 m en los bosques de *Quercus* de Talamanca, aunque también es común en otros bosques mixtos; es el único muérdago arborescente en el país y, cuando florece, con sus grandes inflorescencias de treinta a cincuenta flores pardo-doradas, en tríadas opuestas, es muy llamativo. Los racimos generalmente son terminales, y esta tendencia conduce a una ramificación dicótoma. Las flores tienen seis a siete segmentos en perianto de cerca de 16 mm de largo, recurvados hasta que sus extremos casi tocan la base de la flor. Los estambres, implantados alrededor del centro de los miembros del perianto, están colocados algo oblicuamente con respecto al estilo, delgado y recto. Este arreglo destaca las brillantes gotas de néctar que se encuentra en la base del estilo. La estructura no garantiza que la polinización se lleve a cabo por medio de insectos, ya que la mayoría de ellos podría tomar el néctar sin siquiera tocar los estambres o el estigma. A veces se ve cerca de las flores a abejorros grandes (*Bombus*). En Talamanca, el colibrí *Eugenes fulgens*, es el visitador más común, aunque también frecuentan la planta otras aves no identificadas. Las aves son particularmente importantes en las montañas altas, en donde la actividad de los insectos se ve reducida a causa de las lluvias y de las temperaturas bajas. El fruto es globoso, cerca de 1 cm de diámetro y anaranjado amarillento. La pulpa es dulce, y las aves (*Turdus grayi*, *Ptylogonis caudatus*, *Thraupis* sp.), se las tragan enteras. Las semillas carecen de material viscoso y las lluvias las desprenden de las ramas después de haber sido excretadas por los pájaros. Esto puede ser la causa de la gran cantidad de plantas terrestres de *Gaiadendron*. La germinación y el crecimiento inicial son acelerados, aproximadamente 2mm/se-

mana de crecimiento radical. Luego la parte superior de la raíz se engruesa y forma un tubérculo de 3.5 cm de largo y cerca de 1 cm de grueso, se desconoce su función, y no tiene paralelo entre las Loranthaceae, excepto quizás en *Nuytsia floribunda*, de Australia. Los primeros haustorios se forman en las raíces que brotan de este tubérculo, no necesariamente sobre tejidos vivos, y a menudo sobre otras plantas de *Gaiadendron*, lo que constituye un ejemplo de auto-hiperparasitismo. Entre los hospederos se encuentran Fagaceae, Saxifragaceae, y helechos. (cf. de Kuijt 1963.)

Depredadores. Con excepción de varias enfermedades fungosas, los muérdagos no son muy perseguidos por los depredadores. La mariposa piérida *Catasticta*, se alimenta de las plantas de Loranthaceae al igual que *Delias*, su análoga del Viejo Mundo. Un licénido (*Thecla*) y la larva de una polilla satúrnida (*Citheronia*) se alimentan de *Phoradendron*.

Balanophoraceae. Los miembros de éste, muy ampliamente distribuido grupo de angiospermas tropicales y subtropicales, han sido el blanco de muchos estudios morfológicos y anatómicos debido a sus estructuras peculiares fungoides, aunque se han escapado del escrutinio de los ecólogos. Representado en Costa Rica por los géneros *Helosis* (*H. cayennensis*), *Corynaea*, (2 especies, fig. 7.94) y *Langsdorffia* (*L. hypogaea*), su taxonomía y distribución fue descrita por Gómez (1983a). Las especies de *Helosis* y *Corynaea* polinizadas por moscas (*Tachinidae*); hasta el presente se desconocen los polinizadores de *Langsdorffia*. La dispersión de la semilla se da en su mayoría por efecto de las lluvias, después que las infructescencias se debilitan por acción de los escarabajos taladradores (*Staphylinidae*, *Scolytidae*), aunque a veces los vientos se llevan las diminutas semillas, a la vez que las hormigas pueden ser vectores esporádicos. La concentración de compuestos secundarios, como es la gran cantidad de látex y el sabor amargo, además del hecho que las sustancias de reserva de la planta son en su mayoría de balanoforina, un glicérido, desaniman a los herbívoros. Para una revisión comprensiva de estas plantas ver Gómez (1979).

Cynomoriaceae. Esta familia monotípica del Viejo Mundo fue alguna vez considerada como parte de Balanophoraceae, a la que se asemeja en varias formas. También de apariencia fungoidea, entre los europeos era conocida como *Fungus melitenses* (hongos de Malta). Poco se sabe de esta planta (Jouel 1902, 1910, 1910; Weddell 1858-61).

Rafflesiaceae. Debido al tamaño y estructura extraordinarios de las flores de *Rafflesia*, esta es la familia de plantas parasíticas mejor conocida. En Costa Rica está representada por la poco común *Bdallophyton americanum* que parasita a Burseraceae y Moraceae en los farallones costeros del bosque seco tropical. La polinización es por moscas, y se desconocen los mecanismos de dispersión (Gómez 1983b). *Pilostyles* y *Apodanthes*, que parasitan los troncos y ramas de Flacourtiaceae y Leguminosae, entre otras, son conocidas desde Panamá y Honduras. *Apodanthes* parasita a *Casearia* en nuestros bosques pluviales, pero no se ha registrado *Pilostyles* que podría parasitar *Prosopis*.



Fig. 794 *Corynaea crassa* (Balanophoraceae) parasitando simultáneamente una palmera y un bambú. (foto L. D. Gómez).

Mitrastemonaceae. Aunque esta familia monogénica no es siempre reconocida, a veces se le confunde con Rafflesiaceae (Kuijt 1969). *Mitrastemon matudae* fue descrito de Chiapas y se sabe que existe en Guatemala. Parasita las raíces de *Quercus*, eventualmente se le encontrará en Costa Rica. Su biología es desconocida (cf. Mantuda 1947).

Hydnoraceae. Restringida a la región de Etiopía (*Hydnora*) y a la Patagonia Suramericana (*Prosopanche*), la familia Hydnoraceae se desconoce biológicamente. Las flores de *Hydnora* son subterráneas y muy perseguidas como alimento; no se utilizan aquellas de *Prosopanche* (Burkart 1963; Cocucci 1965). La polinización es por escarabajos. *Prosopanche costaricensis* parasita *Inga* spp.

Lauraceae. Únicamente un género de esta gran familia es un hemiparásito. *Cassitha*, de distribución circumpacífica, se conoce también de Puerto Rico. Por ser una plaga de importancia económica es bien conocida, biológicamente. La polinización se lleva a cabo por el viento así como por insectos pequeños, y las semillas se dispersan por las corrientes marinas. Como señala Standley (1937), no se ha registrado aún de Costa Rica. Las plantas son semejantes a Cuscutaceae y son un ejemplo perfecto de evolución convergente.

Lennoaceae. Junto con *Krameriaceae* y *Myzodendraceae*, *Lennoaceae* es uno de los tres grupos estrictamente parásitos de angiospermas americanas. Descritas originalmente de México, y conocidas en el suroeste de los Estados Unidos, *Lennoa caerulea* es también conocida de

Colombia (Blake 1926). No se conoce ninguno de estos tres géneros de la familia en Costa Rica.

Convolvulaceae. Los verdaderos cúscutas, a menudo colocados en su propia familia *Cuscutaceae*, se encuentran entre los parásitos superiores mejor conocidos. Por su rápido desarrollo, que estrangula y daña a sus hospederos se les ha asignado nombres supersticiosos, tales como *Teufelszwirn* y *Duivelsnaaigaren*, que en alemán y holandés significan "pabilo o lana del demonio". En Costa Rica se les da un nombre más prosaico: *fideos*. Las cúscutas pueden cubrir árboles enteros con su cortina semejante a espagueti, que puede medir hasta 500 m o más de largo (Dean 1942), si se juntaran todas sus ramas. Como parásito es voraz, incluyendo entre sus hospederos cualquier cosa desde *Chara* hasta orquídeas. Yuncker (1920) señala que sus polinizadores son avispa, y he visto tanto abejas *Trigona* como hormigas visitando algunas de sus flores en Costa Rica (ver revisión de Kuijt 1969).

Scrophulariaceae. Las diferencias entre Scrophulariaceae y *Orobanchaceae* son pocas. Kuijt (1969) registra veintiséis géneros de escrofulariaceas como parásitos comprobados, siendo varias de importancia económica. *Pedicularis* es bien conocido entre los residentes de la mayoría de las zonas templadas. De entre esta gran familia, en Costa Rica, solamente *Castilleja* (Heckard 1962) se puede considerar como parásita; algunas son conocidas como hierbas de brujas.

Orobanchaceae. El único representante en Costa Rica de esta familia, es *Conopholis panamensis*, parásito

de la raíz de *Quercus* en las montañas altas de Talamanca; polinizado por *Bombus* sp. Las semillas se dispersan por las lluvias, como es el caso de Balanophoraceae y, al germinar, necesitan una asociación micorrízica (*Tricholoma*, *Clitocybe*, etc.), además de la quimiotrofia para infectar al hospedero. Los tallos tuberosos, subterráneos, de *Conopholis* pueden llegar a ser muy grandes y longevos, produciendo brotes de nuevas inflorescencias tan pronto alcanzan la madurez los primeros. El proceso es muy lento y da la impresión de ser anual y no perenne. Las bellotas que germinan debajo de los robles parasitados, desarrollan primeramente las micorrizas que permiten que las plántulas se infecten. Este "reciclaje", entre el hospedero progenitor y parásito progenitor explica la tendencia que tiene *Conopholis* de parasitar solamente una clase o grupo de *Quercus* (v.g., robles blancos o negros) (Gómez 1979). *Orobanchae* se conoce de los potreros de montaña, en donde parasita el trébol, *Trifolium* spp. (Leguminosae).

Los parásitos y el parasitismo de las angiospermas presentan en sí, una serie de problemas intrigantes más allá de la taxonomía y de la sistemática, tales como la reducción de las partes vegetativas en contra de un desarrollo de las estructuras y mecanismo reproductivos; la morfología e histología de las relaciones parasíticas; el dueto fitoquímico de la alianza en relación con la selección del hospedero; sin dejar de mencionar la citología o la fenología.

La importancia de las plantas parasíticas superiores, como una de las bien definidas sinusia de los ambientes tropical y subtropical, aún no se ha investigado a fondo y ofrece un campo de estudio fascinante que, en vista de la asamblea algo esotérica de ángeles barbados, hierbas de brujas, complicaciones diabólicas, espaguetis estranguladores, debería intentarse únicamente teniendo a mano los implementos para el exorcismo.

- Agarwal, S. 1963. Morphological and embryological studies in the family Olacaceae. I. *Olox*. II. *Strombosia*. *Phytomorphology* 13:185–96, 348–56.
- Allen, S. E.; Carlisle, A.; White, E. J.; and Evans, C. C. 1968. The plant nutrient content of rainwater. *J. Ecol.* 56:497–504.
- Barber, C. A. 1907. Parasitic trees in southern India. *Proc. Cambridge Phil. Soc.* 14:246–56.
- Blake, S. F. 1926. *Lennea caerulea* in Colombia. *Proc. Biol. Assoc. Wash.* 39:146.
- Burkart, A. 1963. Nota sobre *Prosopanche bonacinae* Speg. (Hydnoraceae). Su area y parasitismo sobre algodón. *Darwiniana* 12:633–38.
- Cannon, W. A. 1910. The root habits and parasitism of *Krameria canescens* Gray. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 129:5–24.
- Christmann, C. 1960. *Le parasitisme chez les plantes*. Paris: Leclerc.
- Cocucci, A. E. 1965. Estudios en el género *Prosopanche* (Hydnoraceae). I. Revision taxonómica. *Kurtziana* 2:53–73.
- Dean, H. L. 1942. Total length of stem developed from a single seedling of *Cuscuta*. *Proc. Iowa Acad. Sci.* 49:127–28.
- DeLaubenfelds, D. J. 1959. Parasitic conifer found in New Caledonia. *Science* 130:97.
- Docters van Leeuwen, W. M. 1954. On the biology of some Javanese Loranthaceae and the roles birds play in their life-history. *Beaufortia Misc. Publ.* 4: 105–207.
- Dudgeon, W. 1923. Successions of epiphytes in the *Quercus incana* forest at Landour, Western Himalayas. *J. Indian Bot. Soc.* 3:270.
- Evans, G. C., Whitmore, T. C.; and Wong, T. 1960. The distribution of light reaching the ground vegetation in a tropical forest. *J. Ecol.* 48:193–204.
- Evans, M. S. 1895. The fertilisation of *Loranthus kraussianus* and *L. dregei*. *Nature* (London) 51:235–36.
- Faegri, K., and Pijl, L. van der. 1966. *The principles of pollination ecology*. Oxford: Pergamon.
- Fagerlind, F. 1947. Gynöceummorphologische und embryologische Studien in der Familie Olacaceae. *Bot. Notiser* 1947:207–30.
- . 1948. Beiträge zur Kenntnis der Gynaeceummorphologie und Phylogenie der Santalales-Familien. *Svensk. Bot. Tidskr.* 42:195–229.
- Fineran, B. 1962–63. Studies on the root parasitism of *Exocarpus bidwillii* Hk.f. I–IV. *Phytomorphology* 12:339–54; 13:30–41, 42–54, 249–67.
- Gómez, L. D. 1979. On the pollination and seed dispersal of the Balanophoraceae. In preparation.
- . 1983a. Balanophoraceae. In *Flora costaricensis*, ed. W. C. Burger. *Fieldiana, Bot.*, in press.
- . 1983b. Rafflesiaceae. In *Flora costaricensis*, ed. W. C. Burger. *Fieldiana, Bot.*, in press.
- Gore, A. J. P. 1968. The supply of six elements by rain to an upland peat area. *J. Ecol.* 56:483–95.
- Gray, N. E. 1959. A report on the morphology and anatomy of an unusual parasitic gymnosperm from New Caledonia, *Podocarpus ustus*. *Ninth Int. Bot. Congr., Montreal*, p. 141.
- Greendale, D. J., and Nye, P. H. 1964. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Proc. Tenth Int. Bot. Congr. Edinburgh*, p. 248.
- Harris, J. A. 1934. *The physio-chemical properties of plant saps in relation to phytogeography*. Minneapolis: Blakeston.
- Heckard, L. R. 1962. Root parasitism in *Castilleja*. *Bot. Gaz.* 124:21–29.
- Hooker, J. D. 1847. *Flora antarctica*. Part 2, pp. 289–302. London: Reeve.
- Hosokawa, T. 1968. Ecological studies of tropical epiphytes in forest ecosystems. In *Proceedings of the Symposium on Recent Advances in Tropical Ecology II*, ed. R. Misra and B. Gopal, pp. 482–501. Varanasi:
- Jouel, O. 1902. Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von *Cynomorium*. *Beih. Bot. Centralbl.* 13:194–202.
- . 1910. *Cynomorium* und *Hippuris*. *Svensk. Bot. Tidskr.* 4:151–59.

- Klinge, H. 1963. Über Epiphytenhumus aus El Salvador. *Pedobiologia* 2:102–7.
- Kuijt, J. 1963. On the ecology and parasitism of the Costa Rican tree mistletoe, *Gaiadendron punctatum* (R. and P.) G. Don. *Can. J. Bot.* 41:927–38.
- . 1969. *The biology of parasitic flowering plants*. Berkeley: University of California.
- Kuntz, M. 1913. Bie systematische Stellung der Gattung *Krameria* unter besonderer Berücksichtigung der Anatomie. *Beih. Bot. Zentralbl.* 30:412–27.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: Their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2:1–13.
- Matuda, E. 1947. On the genus *Mitrastemon*. *Bull. Torrey Bot. Club* 74:133–41.
- Oye, P. van 1921. Influence des facteurs climatiques sur la répartition des épiphytes á la surface des troncs d'arbres á Java. *Rev. Gen. Bot.* 33:161–76.
- Pax, F. 1935. Reihen Santalales, Arsitolochiales, Balanophorales. In *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, ed. A. Engler and K. Prantl. Leipzig: W. Englemann.
- Pijl, L. van der. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. New York: Springer-Verlag.
- Richards, P. W. 1936. Ecological observations on the rain forests of Mount Dulit, Sarawak, I–II. *J. Ecol.* 24:1–37, 340–60.
- . 1952. *The tropical rain forest*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sperlich, A. 1925. Die Absortionsorgane der parasitischen Samenpflanzen. *Handb. Pflanzenanat.* 11(2).
- Standley, P. C. 1937. *Flora of Costa Rica*. Chicago: Field Museum of Natural History.
- Visser, S. A. 1964. Origin of nitrates in tropical rain water. *Nature* 201:35.
- Weddell, H. A. 1858–61. Mémoire sur le *Cynomorium coccineum*, parasite de d'ordre des Balanophorées. *Arch. Mus. Hist. Nat.* 10:269–308.
- Whitmore, T. C. 1968. A study of light conditions in forests in Ecuador with some suggestions for further studies in tropical forests. In *Light as an ecological factor*, ed. R. Bainbridge et al., pp. 235–47. Oxford: Blackwell.
- Yuncker, T. G. 1904. Revision of the North American and West Indian species of *Cuscuta*. *Ill. Biol. Mon.* 6:1–141.

***Passiflora foetida* (Passifloraceae) (Bombillo, Calzoncillo, Norbo, Granadilla del Monte, Pasionaria, Passion Flower)**

J. T. Smiley

El bejuco de *Passiflora foetida*, de las bajas soleadas, se puede reconocer por sus zarcillos sin ramificar, por sus hojas levemente trilobuladas, y por sus estípulas foliosas con filamentos glandulares en sus márgenes. Los especímenes típicos de Costa Rica están cubiertos totalmente por una pubescencia glandular fina, son de olor desagradable y pegajosas. Las plantas son



Fig. 7.95 *Passiflora foetida*: Flor después del amanecer con los filamentos de las anteras hacia abajo para colocarlas entre los estigmas. Hacienda Palo Verde, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

comunes en potreros y otros hábitats alterados. Esta “maleza” se encuentra en todos los trópicos del mundo y es altamente variable geográficamente. Hay más de cuarenta variedades conocidas en los Neotrópicos, el supuesto hogar ancestral de la especie (Killip 1938). *Passiflora foetida* tiene un número atípico de cromosomas ($n = 20$, dentro del género *Passiflora*, que típicamente tiene $2N = 12$ ó $2N = 18$ (Beal 1973; Storey 1950).

P. foetida florece cuando está relativamente pequeña (tallos menores de 6 mm de diámetro), y continúa floreciendo conforme crece la planta, mientras sean favorables las condiciones. Las flores, moradas y blancas (fig. 7.95) son de 2 a 3 cm de ancho, encerradas en forma parcial, dentro de una valva, teselada, de brácteas pegajosas, glandulares. Las flores se abren al amanecer y son visitadas por abejas *Ptiloglossa* (Colletidae), que parecen ser específicamente adaptadas para la polinización de *P. foetida*, por lo menos en la provincia de Guanacaste (Janzen 1968). Estas y otras abejas grandes, como *Xylocopa*, alcanzan el néctar hurgando con sus proboscis y forcejeando la redonda cámara de néctar. Las abejas corren alrededor del borde de la flor para obtener todo el néctar, a la vez que las anteras depositan el polen en su tórax, alas y abdomen. Al principio, las superficies estigmáticas están bien elevadas por encima de las anteras, evitando la polinización. Después de algún tiempo los estilos se inclinan y colocan las superficies estigmáticas al nivel de las anteras, en cuyo momento reciben el polen de los polinizadores o directamente de las anteras. Para entonces, los polinizadores habrán visitado varias flores, llevándose así a cabo la exogamia (Janzen 1968).

El mecanismo de polinización de *P. foetida* también fue descrito por Knuth (1908). Sin embargo, Raju (1954) asevera que la polinización puede ocurrir justo antes que se abra el botón, cuando las superficies estigmáticas están adpresas contra las anteras. Estas posibles diferencias en el mecanismo de polinización probablemente son válidas,

aunque pueden ser el resultado de las diferencias entre las variedades de *P. foetida*. En todo caso, el grado de auto-compatibilidad de las diferentes variedades no se conoce, aunque algunas probablemente son autocompatibles.

Los frutos de *P. foetida*, maduran cerca de un mes después de la polinización, estando aún envueltos en las brácteas pegajosas. El fruto maduro es, aproximadamente, de 3 cm de diámetro, de color rojo o amarillo; de buen sabor, aunque ácido como muchas otras *Passiflora*, y es difícil separar los arilos de las semillas.

P. foetida es, entre las *Passiflora*, una especie extraña por varias razones. Su distribución herbácea, pantrópica ya se ha mencionado. La falta de nectarios extraflorales también es poco común, aunque en *P. foetida* esto está de acuerdo con la estrategia antiherbívora, cual es la secreción de sustancias químicas malolientes y pegajosas que atrapan insectos pequeños. Aparentemente, *P. foetida* también está químicamente bien defendida, ya que no es comestible para la mayoría de los herbívoros que se alimentan de este género (Smiley 1978a,b). Es probable que la defensa química esté relacionada con las secreciones pegajosas y malolientes, ya que las variedades de *P. foetida* que no son pegajosas no tienen mal olor y son aceptadas por muchos de los herbívoros invertebrados que se alimentan de *Passiflora* (obs. pers.). La planta es rechazada aun por caballos hambrientos (D. H. Janzen, comm. pers.).

Las mariposas *Agraulis vanillae* y *Euptoieta hegesia*, pueden anular las defensas químicas de *P. foetida*, siendo *A. vanillae* el herbívoro dominante en la mayoría de las localidades. *E. hegesia* se alimenta de plantas emparentadas con Passifloraceae, tales como Turneraceae, Violaceae, Linaceae, y otros (Ehrlich y Raven 1964). La raya blanca en el costado de la larva de *E. hegesia*, la diferencia de *A. vanillae*, que es pardo rojiza o color pizarra, al igual que las espinas de la cabeza que son, aproximadamente, de la misma longitud que las del cuerpo de *A. vanillae*, aunque son mucho más largas que las de *E. hegesia*.

Beal, P. R. 1973. Cytology of the native Australian and several exotic *Passiflora* species. 3. Morphology of satellite chromosomes. *Queensland J. Agric. Anim. Sci.* 30:19–24.

Ehrlich, P. R., and Raven, P. H. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18:586–608.

Janzen, D. H. 1968. Reproductive behavior in the Passifloraceae and some of its pollinators in Central America. *Behavior* 32:33–48.

Killip, E. P. 1938. The American species of Passifloraceae. *Field Mus. Nat. Hist. Bot. Ser.* 19:1–613.

Knuth, P. 1908. *Handbook of flower pollination*. Vol. 2. English translation. Oxford.

Raju, M. V. S. 1954. Pollination mechanism in *Passiflora foetida* L. *Proc. Nat. Inst. Sci. India* 20:431–36.

Smiley, J. T. 1978a. Host plant ecology of *Heliconius* butterflies in northeastern Costa Rica. Ph.D. diss., University of Texas.

———. 1978b. Plant chemistry and the evolution of host specificity: New evidence from *Heliconius* and *Passiflora*. *Science* 201:745–47.

Storey, W. B. 1950. Chromosome numbers of some species of *Passiflora* occurring in Hawaii. *Pacific Sci.* 4:37–42.

Passiflora vitifolia (Granadilla del Monte, Passion Flower)

J. T. Smiley

Las flores rojas, grandes y vistosas de *Passiflora vitifolia* (fig. 7.96) se ven generalmente en los bosques húmedos de Costa Rica, en elevaciones bajas a medias. Esta especie se encuentra desde Nicaragua hasta el noreste de Sur América (Killip 1938). La planta es un bejuco de tamaño mediano (diámetro del tronco 2-3 cm) con hojas aserradas, trilobuladas, que se asemejan a las de la uva cultivada. La mayoría del follaje se encuentra en el dosel del bosque, mientras que las flores generalmente salen de las ramas inferiores o sea de los tallos no vegetativos en el sotobosque. Los colibríes son los principales polinizadores. Al igual que en otras *Passiflora*, el néctar se secreta dentro de una cámara cilíndrica, que en esta especie está rodeada por filamentos erectos que impiden el acceso a la mayoría de los insectos pero que permiten la entrada del pico largo y la lengua del colibrí (Janzen 1968; Sazima y Sazima 1978). La floración es más frecuente durante febrero y mayo (Stiles 1978), aunque ocasionalmente se pueden observar flores en cualquier época del año. Las flores son autoincompatibles (East 1940), aunque también muestran deflexión estigmática tardía, mecanismo que aumenta la exogamia (ver *P. foetida*).

Los frutos de *P. vitifolia* son ovoides, de piel gruesa y dura, y su diámetro es de 5 a 10 cm. Los frutos maduros están manchados de amarillo o morado; aunque, pueden tener semillas sin desarrollar (o tal vez estériles). Las semillas maduras son pardo oscuras a negras, aplastadas, cerca de 1 cm de largo y hay de 100 a 500 semillas en cada fruto. Es común encontrar frutos que han sido roídos quizás por mamíferos. Esto, además, de encontrarse en el sotobosque y de lo duro del fruto, indica que tal vez los principales agentes de dispersión sean mamíferos arbóreos o terrestres.

Después de la germinación, las semillas de *P. vitifolia* forman una planta compacta, con distancias internodales de 1 cm o menos. En condiciones lumínicas bajas del sotobosque este tipo de crecimiento persiste durante varios meses o quizás años (las hojas de las plantas tropicales del sotobosque pueden perdurar varios años, creciendo a una tasa de tres a cuatro hojas por año; Bentley 1970). Bajo mejores condiciones de luz se alarga la distancia entre los nudos después, de cerca de diez nudos, se desarrollan zarcillos en las axilas de las hojas, y la planta adapta una forma de bejuco. Bajo estas condiciones las hojas, carecen de lóbulos, pero conforme se acelera el



Fig. 7.96 *Passiflora vitifolia*: Flor al mediodía con dos anteras comidas por un insecto y los pétalos perforados por otro insecto; la hoja a la derecha es del mismo bejuco. Sirena, Parque Nacional de Corcovado, Péninsula de Osa, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

crecimiento se desarrolla el primer lóbulo y luego dos laterales. Las plantas de crecimiento vigoroso producen de tres a cuatro hojas por semana. El crecimiento se retarda

cuando el extremo de las ramas se inclina hacia abajo y comienza el crecimiento de los botones axilares en las partes superiores del tallo (obs. pers.).

Al igual que en otras pasionarias, las plantas de *P. vitifolia* tienen nectarios extraflorales. Sobre los pecíolos de las hojas hay nectarios grandes en forma de orejas que son muy atractivos para las hormigas y otros insectos. Los nectarios más pequeños también se encuentran en los senos entre los lóbulos de las hojas y sobre las brácteas florales. El néctar extrafloral de las especies de *Passiflora*, es muy rico en aminoácidos (Durkee 1978) lo que podría explicar su atractivo para muchos insectos. Los nectarios protegen la planta porque atraen los insectos depredadores de los insectos herbívoros, (Benson, Brown y Gilbert 1976; Bentley 1977); además parece que atraen himenópteros que parasitan los estados juveniles de los herbívoros (Gilbert 1977; Smiley 1978; Gilbert y Smiley 1979).

Los dos principales tipos de herbívoros que se alimentan de *P. vitifolia* son las larvas de las mariposas heliconinas y los adultos y larvas de los coleópteros pulga (Alticini, Chrysomelidae); estos últimos, de varias especies, se alimentan de los brotes nuevos; las diminutas perforaciones que dejan estos insectos son muy diferentes a los bordes aserrados que dejan las larvas de heliconinas. Sin embargo, las orugas muy pequeñas de dos heliconinas también pueden perforar las hojas.

Entre las heliconinas, *Heliconius cydno* y *H. hecate*, a menudo ponen sus huevos en los zarcillos y los extremos de las hojas nuevas de *P. vitifolia* para que sus larvas se alimenten de ellos. Esta colocación de los huevos quizás es una defensa contra la depredación por hormigas (Benson, Brown y Gilbert 1976; Smiley 1978a). *Eueides aliphera* y *Philaethria dido* ponen sus huevos en las hojas

TABLE 7.16 Common Herbivores of *Passiflora vitifolia* in Costa Rica

Species	Appearance	Where Found
Flea beetles		
* <i>Altica</i> sp., adult	Dark blue green, small (5 mm long)	Shoot tips
* <i>Monomacra</i> sp., adult	Yellow, slender, medium sized (7–8 mm long)	Shoot tips
* <i>Strabala</i> sp., adult	Yellow, robust, medium sized (8–9 mm long)	Shoot tips
Heliconiine butterflies		
<i>Dione moneta</i>	Larva: dark brown Adult: orange, silver spots on outer wing surface	Under new leaves
<i>Philaethria dido</i>	Larva: white with orange spots; spines Adult: wings light green and black, large	Mature/old leaves Forest inhabiting
<i>Eueides aliphera</i>	Larva: brown with yellow spots; spines Adult: wings orange, small	Mature/old leaves Forest edge/clearings
<i>Heliconius cydno</i> (Caribbean slope; northern Costa Rica)	Larva: opaque whitish with black spots and spines Adult: wings black with white patch on forewing	New growth Forest/forest edge
<i>Heliconius pacheus</i> (Pacific slope south of Puntarenas)	Larva: same as <i>H. cydno</i> Adult: black with broad yellow bars	New growth Forest/forest edge
<i>Heliconius hecate</i>	Larva: whitish without spots dorsally; spines Adult: wings dark orange and black with white spots on hind wing	Forest edge/clearings

* Taxonomy poorly known—tentative identifications only, Smithsonian Institution staff.

maduras de la planta y sus larvas se alimentan de estas hojas. El cuadro 7.16 nos da informes más completos sobre los herbívoros de *P. vitifolia*. Una característica poco común de la herbivoría sobre *P. vitifolia* es que en gran parte de Costa Rica no hay un sólo herbívoro que se alimente de esta planta exclusivamente, aunque sí se conocen tales herbívoros de América del Sur. Esto contrasta con la mayoría de otras especies comunes y ampliamente distribuidas de *Passiflora* en Costa Rica, en las que generalmente hay herbívoros específicos (Smiley 1978a,b).

Benson, W. W.; Brown, K. S.; and Gilbert, L. E. 1976. Coevolution of plants and herbivores: Passion flower butterflies. *Evolution* 29:659–80.

Bentley, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8:407–27.

———. 1979. Longevity of individual leaves in a tropical rainforest understory. *Ann. Bot.* 43:119–21.

Durkee, L. T. 1978. The structure and function of extrafloral nectaries of *Passiflora*. Ph.D. diss., University of Iowa.

East, E. M. 1940. The distribution of self-sterility in the flowering plants. *Proc. Am. Phil. Soc.* 82:449–518.

Gilbert, L. E. 1977. The role of coevolution in the organization of ecosystems. In *Le comportement des insectes et les signaux issus du milieu tropique*, ed. V. Labeyrie. Tours: Colloque International CNRS.

Gilbert, L. E., and Smiley, J. T. 1979. Determinants of local diversity in phytophagous insects: Host specialists in tropical environments. In *Diversity of insect faunas*, ed. L. A. Mound and N. Waloff, pp. 89–104. London: Blackwell.

Janzen, D. H. 1968. Reproductive behavior in the Passifloraceae and some of its pollinators in Central America. *Behavior* 32:33–48.

Killip, E. P. 1938. The American species of Passifloraceae. *Field Mus. Nat. Hist. Bot. Ser.* 19:1–613.

Sazima, M., and Sazima, I. 1978. Bat pollination of the passion flower *Passiflora mucronata* in southeastern Brazil. *Biotropica* 10:100–109.

Smiley, J. T. 1978a. Host plant ecology of *Heliconius* butterflies in northeastern Costa Rica. Ph.D. diss., University of Texas.

———. 1978b. Plant chemistry and the evolution of host specificity: New evidence from *Heliconius* and *Passiflora*. *Science* 201:745–47.

Stiles, F. G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10:194–210.

Pentaclethra macroleba (Leguminosae) (Gavilán)

G. S. Hartshorn

En el género leguminoso *Pentaclethra* hay solamente dos especies: *P. macrophylla* Benth. de Africa

Occidental tropical y *P. macroleba* de los Neotrópicos. Morfológicamente, las dos especies son muy similares (D. Janzen, com. pers.). Hay tres poblaciones dispersas en América tropical: (a) el área más grande, se extiende desde el noreste de Venezuela y Trinidad, a través de las bajuras del Atlántico de las Guyanas hasta la parte oriental de la cuenca del Amazonas; (b) la del Departamento del Chocó de Colombia Occidental y la parte más húmeda de la vecina Provincia de Darién, en Panamá y, (c) en las bajuras del Atlántico del sureste de Nicaragua, Costa Rica, y el occidente de Panamá. En el oriente de Costa Rica *P. macroleba* se encuentra naturalmente desde el nivel del mar hasta 500 m.

P. macroleba muestra algunas diferencias ecológicas y posiblemente genéticas entre las dispersas poblaciones americanas. La población de Venezuela-Guyana-Brasil consiste de árboles de tamaño mediano (subdosel), en densidades medianas, en terrazas aluvionales recientes. La población del Chocó consiste de árboles del subdosel con un diámetro máximo de 65 cm DAP en densidades bajas, aunque no está restringida a aluviones recientes. La población centroamericana consiste de árboles del dosel (hasta 130 cm en los bosques tropicales muy húmedos y de premontano muy húmedo).

P. macroleba parece estar restringido a suelos relativamente poco fértiles sin una estación seca efectiva pero con suficiente humedad (v.g., La Selva, Chocó) o a los pantanos (v.g., Tortuguero) y a aluviones estériles (v.g., las Guyanas). La ausencia de *P. macroleba* en las planicies aluviales del occidente de Costa Rica puede ser el resultado de su poca capacidad competitiva ante los depósitos de cenizas volcánicas andesíticas. Para los agricultores de las bajuras del Atlántico de Costa Rica *P. macroleba* es un indicador de suelos de baja fertilidad.

Los bosques de La Selva, sobre suelos aluvionales antiguos y suelos residuales derivados de basaltos, así como en los pantanos de agua dulce, están dominados por *P. macroleba* con valores de importancia —IV = (% de densidad + % de frecuencia + % de área basal)/3— de 19–23%, más del doble de los valores de la segunda especie más importante. Las copas densas, monoestratificadas (sensu Horn) de *P. macroleba* adulto tienden a formar, aproximadamente a 30 m sobre el nivel del suelo, la base del dosel del bosque de La Selva.

El árbol, por lo general, tiene una base irregularmente acanalada con gambas modestas. Muchos árboles, en particular los de los pantanos, tienen una base algo abierta que puede indicar que la plántula se estableció sobre un tronco “nodriza” que desapareció mucho tiempo atrás. El corto fuste es cilíndrico aunque algo irregular, de corteza blanca, lenticulada y de corteza interior roja. La madera del corazón es de color rojo oscuro y muy resistente a la descomposición; las trozas pueden durar de 10 a 20 años en el piso del bosque.

Las hojas son alternas, bipinnadas, sin glándulas (atípico de Mimosaceae), y tienen foliolos muy pequeños (cerca de 2x10 mm). Las hojas de los únicos árboles leguminosos con foliolos pequeños de La Selva, *Pithece-*

Ilobium pedicellare y *Stryphnodendron excelsum*, tienen un número considerablemente menor de foliolos que las de *P. macroloba*.

Las flores de *P. macroloba* (fig. 7.97a) tienen estaminoides blancos prominentes y cálices morados, y crecen densamente en espigas de 15 cm en inflorescencias terminales y subterminales. Las flores se abren entre 0200 y 0400 horas, y se desconoce el polinizador. En cada espiga, de aproximadamente doscientas flores, se desarrollan hasta cinco frutos, siendo más frecuentes uno o dos. El fruto leguminoso, bivalvo, aplastado y leñoso, de 2 a 3 cm de largo y de 4 cm de ancho (fig. 7.97b) contiene varias semillas grandes ($x = 3,8$ ámbito 1 a 7). Los frutos maduros se dehisen elásticamente, lanzando las semillas hasta 10 m de la periferia de la copa.

Las semillas grandes, romboides, pardas, contienen un alcaloide y un aminoácido libre (D. Janzen, com. pers.) que serían tóxicos como dieta única del roedor heterómido nativo muy común, *Heteromys desmaretianus*. La toxicidad de las semillas de *P. macroloba* explica el porqué de la gran cantidad de semillas en el piso del bosque. En varias ocasiones he visto las larvas de una polilla (Sesiidae) alimentándose de los cotiledones de *P.*

macroloba; sin embargo, estas larvas no afectan la germinación, y al abrirse los cotiledones queda expuesta la larva a merced de los animales forrajeros terrestres.

He usado una matriz de proyección para analizar la dinámica de población de *P. macroloba* en la parcela No. I de La Selva (4 ha) (Hartshorn 1972, 1975). Encontré que, tanto el tamaño de la población como la distribución por tamaños son esencialmente estables. El cálculo de $X_1 = 1,002$ *P. macroloba* es la primera estimación válida para cualquier población natural de plantas. Los análisis de sensibilidad indican que el aumento en la mortalidad de las semillas no tendría efectos de importancia sobre el tamaño de la población. Un resultado sorprendente del estudio demográfico es que aproximadamente la mitad de la mortalidad de los árboles jóvenes de *P. macroloba* es causada por la caída de ramas, frondas de palmeras y árboles.

La dominación exitosa de *P. macroloba* en gran parte del bosque de La Selva se deba a: (a) el excelente establecimiento de las plántulas en vista de la ausencia de depredadores serios de las semillas, (b) la tolerancia a suelos relativamente pobres que son factores limitantes para especies potencialmente competidoras, (c) lluvias abundantes y bien distribuidas que permiten a una especie



Fig. 7.97 *Pentaclethra macroloba*: a) Flores abiertas (de color blanco), botones (inflorescencia delgada hacia la izquierda), y flores maduras (derecha) al final de las inflorescencias. b) Vaina abierta naturalmente (izquierda) y dos semillas viables sobre el piso del bosque. Finca la Selva, distrito de Sarapiquí, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

de pantano como *P. macroloba* se extienda a las cimas de las colinas, y (d) tolerancia a la sombra que permite que las plántulas de *P. macroloba* sobrevivan y hasta crezcan en el bosque primario cerrado (Hartshorn 1972). La imposibilidad que tiene *P. macroloba* de dominar completamente el dosel del bosque de La Selva, o sea establecer un rodal puro, se debe a su lento crecimiento y a la tasa rápida de reposición del resto del bosque. La frecuencia de caídas de árboles permite que otras especies del dosel colonicen los claros y maduren antes de que *P. macroloba* alcance llegar al dosel (Hartshorn 1978).

Hartshorn, G. S. 1972. The ecological life history and population dynamics of *Pentaclethra macroloba*, a tropical wet forest dominant, and *Stryphnodendron excelsum*, an occasional associate. Ph.D. diss., University of Washington.

———. 1975. A matrix model of tree population dynamics. In *Tropical ecological systems: Trends in terrestrial and aquatic research*, ed. F. B. Golley and E. Medina, pp. 41–51. New York: Springer-Verlag.

———. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In *Tropical trees as living systems*, ed. P. B. Tomlinson and M. H. Zimmerman, pp. 617–38. New York: Cambridge University Press.

Whitmore, J. L., and Hartshorn, G. S. 1969. *Literature review of common tropical trees*. Contribution no. 8. Seattle: College of Forest Resources, University of Washington (pp. 76–77).

***Piper* (Candela, Candelillos, Piper)**

T. H. Fleming

Las plantas del género *Piper* (Piperaceae) son miembros comunes y muy ampliamente distribuidos del sotobosque tropical. El género es pantrópico, aunque la mayoría de las especies (cerca de quinientas) se encuentra en los trópicos del Nuevo Mundo (Burger 1972). La flora costarricense contiene cerca de noventa y cuatro especies cuyo hábito de crecimiento va desde hierbas a pequeños árboles; la mayoría de las especies son arbustos de 2 a 3 m de alto (Burger 1971), distribuidos desde el nivel del mar hasta elevaciones superiores a 2.000 m. El género se encuentra mejor representado en Costa Rica en bosques húmedos o muy húmedos de bajura. En la finca La Selva se conocen más de 40 especies, mientras que probablemente hay menos de 10 especies (y solamente cuatro son comunes) en el Parque Nacional Santa Rosa.

Aunque a menudo se encuentran en hábitats perturbados, las diferentes especies de *Piper* parecen ser especialistas sucesorios. Por ejemplo, tres de las cuatro especies comunes en Santa Rosa probablemente “prefieren” hábitos diferentes: *P. marginatum* es más común en hábitats perturbados abiertos; *P. amalago* es más común en el sotobosque sombreado, relativamente maduro; y *P. jacquemontianum* está restringido a las hondonadas

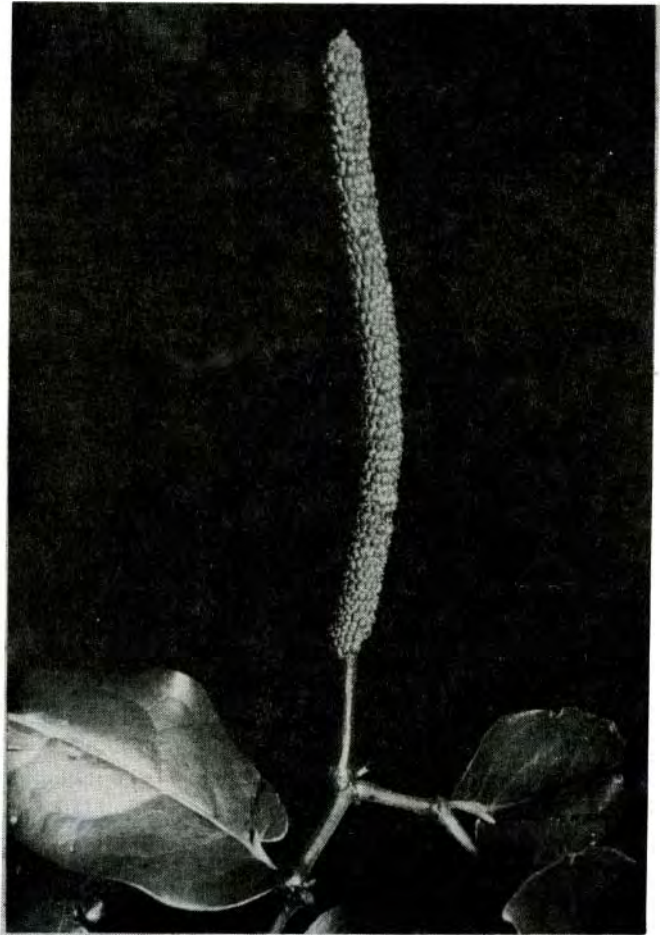


Fig. 7.98 *Piper tuberculatum*: Inflorescencia justo antes de ser mordida por un murciélago. Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

húmedas (obs. pers.). La cuarta especie, *P. pseudofuliginum*, tiende a ser generalista, pues se le encuentra en una variedad de diferentes hábitats en unas densidades bajas. Las principales diferencias de hábitat también caracterizan las especies comunes de La Selva.

Las inflorescencias de las especies de *Piper* son definitivamente de espigas solitarias de hojas opuestas (de ahí el nombre en español de “candela”) que contienen muchas flores pequeñas perfectas, bastante hacinadas. Las pocas especies neotropicales cuya biología floral ha sido estudiada son autoincompatibles (Gómez-Pompa y Vásquez-Yáñez 1974). Las diminutas flores son visitadas por *Trigonas* y por abejas pequeñas, escarabajos pequeños y moscas drosófilidas (Semple 1974; obs. pers.). En Guanacaste, las especies simpátricas de *Piper* (v.g., *P. amalago*, *P. pseudofuliginum*, y *P. tuberculatum*) tienden a poseer diferentes estaciones de floración y difieren en cuanto a los visitantes a las flores (E. R. Heithaus, com. pers.).

La infructescencia erecta o péndula, en forma de espiga, produce numerosos frutos drupáceos de una sola semilla (fig. 7.98). Esta espiga se puede separar de la planta, con facilidad, solo cuando los frutos están maduros. Aunque hay informes de que los frutos de *Piper* son

comidos por aves (v.g., Leck 1972; Snow y Snow 1971), es probable que sean murciélagos filostomátidos los principales agentes de dispersión de las especies de *Piper* en todo el Neotrópico. Entre estos murciélagos, los miembros del género *Carollia* (v.g., *C. perspicillata*) son "piperófilos", a menudo dependiendo de los frutos de *Piper* para la mayor parte de su dieta. *Carollia* y otros murciélagos arrancan, con el hocico y en pleno vuelo, los frutos maduros del *Piper* y los consumen generalmente, lejos de la planta madre, en comederos nocturnos. El éxito de la germinación es alto, pasen o no por el tracto digestivo de los murciélagos.

Tanto en el bosque muy húmedo como en el seco, la mayoría de especies de *Piper* tienen períodos estacionales de floración y de fructificación. En el Parque Nacional Santa Rosa, tres especies simpátricas han cambiado temporalmente los períodos de fructificación: *P. amalago* en julio, *P. pseudofulgineum* en agosto, y *P. marginatum* en setiembre (Fleming, Heithaus, y Sawyer 1977/y datos no publicados). En *P. amalago* hay un segundo ciclo de fructificación más avanzada la estación húmeda. En una noche dada, solamente cerca del 5% de los frutos en una planta se maduran y desaparecen. Cada planta de este modo tiene frutos maduros durante cerca de 3 semanas, y en especies como *P. amalago* hay frutos maduros cerca de 4 semanas. En Santa Rosa, los murciélagos *C. perspicillata* y *Glossophaga soricina* cambian inmediatamente de los frutos de una a otras especies de *Piper* conforme termina la fructificación de una especie y comienza la de otra. Para los murciélagos en Santa Rosa y en otros lugares de los neotrópicos, los frutos de *Piper* tienden a ser un recurso de baja intensidad, pero cuya previsibilidad, tanto en el espacio como en el tiempo, es alta. Por ser los murciélagos que se alimentan de *Piper* excelentes para encontrar los frutos maduros disponibles en una noche dada (¿por el olfato?), las semillas producidas por plantas aisladas tienen la misma oportunidad de dispersión que aquellas de plantas que crecen en medio de rodales densos (Fleming, Heithaus, y Sawyer 1977). Aún no se conoce el valor de las recompensas de los frutos de *Piper* para los murciélagos.

Burger, W. 1971. Piperaceae. *Fieldiana, Bot.* 35:5–227.

———. 1972. Evolutionary trends in the Central American species of *Piper* (Piperaceae). *Brittonia* 24: 356–62.

Fleming, T. H. 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia* 51:42–46.

Fleming, T. H.; Heithaus, E. R.; and Sawyer, W. B. 1977. An experimental analysis of the food location behavior of frugivorous bats. *Ecology* 58:619–27.

Gomez-Pompa, A., and Vasquez-Yanes, C. 1974. Studies on the secondary succession of tropical lowlands: The life cycle of secondary species. *Proc. First Intern. Congr. Ecology*, pp. 336–42.

Leck, C. F. 1972. Seasonal changes in the feeding pressures of fruit- and nectar-eating birds in Panama. *Condor* 79:54–60.

Semple, K. S. 1974. Pollination in Piperaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61:868–71.

Snow, B. K., and Snow, D. W. 1971. The feeding ecology of tanagers and honeycreepers in Trinidad. *Auk* 88:291–322.



Fig. 7.99 *Piper auritum*: Hoja, inflorescencias inmaduras (decumbentes) y maduras, cerca de Golfito, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

***Piper auritum* (Anisillo, Hinojo, Sabalero, Hoja de Estrella, Anise Piper)**

W. C. Burger

Entre las noventa y cuatro especies de *Piper* de Costa Rica es fácil reconocer a *Piper auritum* (Piperaceae) por sus grandes hojas de lóbulos desiguales en la base (fig. 7.99), por su preferencia por hábitats secundarios abiertos, parcialmente sombreados y por el olor característico a zarzaparrilla y anís, de sus hojas maceradas. En Costa Rica, la especie se encuentra aproximadamente del nivel del mar hasta 1.500 m (muy rara vez en elevaciones superiores a 2.000 m), en bosques perennifolios o parcialmente caducifolios en lugares o en sitios muy húmedos en forma-

ciones caducifolias de Guanacaste. Su distribución va desde México hasta Colombia y aparentemente es muy uniforme en este ámbito y no hay evidencias de diferenciaciones subespecíficas o varietales.

Estas plantas crecen hasta 6 m de altura en un solo tallo principal, que a menudo tiene raíces fúlcreas cerca de la base. Las hojas grandes están en dos estratos alternos, a menudo horizontalmente en las ramas horizontales superiores, formando de esta manera una ancha copa que intercepta la luz con sus hojas relativamente grandes. *Piper auritum* parece ser un árbol pequeño de rápido crecimiento, de hábitats sucesorios iniciales, de vida relativamente corta (cf. Gómez Pompa 1971). En el bosque nunca se le encuentra en sitios oscuros muy sombreados, sino en claros del doselo que están bastante iluminados. Las flores son pequeñas y muy hacinadas en espigas largas y arqueadas o inclinadas en lados opuestos de las hojas. Sabemos muy poco con respecto a la polinización específica de las piperáceas, aunque en general, aparentemente son responsables las abejas pequeñas colectoras de polen o escarabajos pequeños (Burger 1972; Semple 1974). Los frutos son muy pequeños (menos de 1 mm) y muy apretadas en la espiga. Se sabe que tanto los frutos de esta especie como muchos de otras piperáceas son consumidos por murciélagos, que son los principales agentes dispersores de las semillas (Janzen 1978).

Con frecuencia, se encuentra *Piper auritum* en rodales coetáneos bastante grandes, dominando las plantas menores de crecimiento secundario, aunque la especie puede estar muy diseminada y tener únicamente individuos aislados en una área dada. Esta distribución en parches (a pesar de su "status" muy común, como especie de crecimiento secundario) es un patrón común en un país tropical pequeño que se vanagloria de tener casi la mitad del número de especies de angiospermas que tienen los Estados Unidos.

A pesar de que estas plantas son comunes en las partes más húmedas de América Central, sabemos muy poco de la historia natural de esta especie. Tenemos una idea bastante acertada de su ámbito geográfico, de sus preferencias ecológicas, sus características morfológicas y sus posibles relaciones, aunque hay muchas preguntas sencillas sobre las cuales no tenemos respuestas; por ejemplo: ¿Cuál es la tasa de crecimiento de estas plantas y cuánto tiempo viven? ¿Cuántos propágulos produce un individuo promedio, y son éstos el resultado de la polinización cruzada? ¿Cuáles son los factores primarios que determinan el crecimiento exitoso y la reproducción?

Burger, W. 1972. Evolutionary trends in the Central American species of *Piper*. *Brittonia* 24:356-62.

Gomez Pompa, A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotropica* 3:125-35.

Janzen, D. 1978. The size of a local peak in a seed shadow. *Biotropica* 10:78.

Semple, K. 1974. Pollination in Piperaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61:868-71.

Pithecellobium saman (Leguminosae) (Cenízero, Genicero, Rain tree)

D. H. Janzen.

Pithecellobium saman, prominente por su gran diámetro en los potreros de Guanacaste, es un árbol grande, mimosáceo (fig. 7.100a) pariente muy cercano de *Ente-rolobium cyclocarpum*. Es nativo de las bajas secas de Costa Rica y de América Central (México hasta el norte de Sur América) y ha sido ampliamente introducido en todos los trópicos. A menudo se le llama *Samanea saman* y su silueta aparece en la portada de la revista *Biotropica*. En los bosques caducifolios es caducifolio, pero perennifolio cuando se le siembra en los bosques pluviales. Las grandes hojas producen foliolos grandes, algo tomentosos, que se cierran totalmente durante la noche y tienen nectarios peciolares bien desarrollados. La madera del corazón es muy apreciada en la industria mueblera y en la de enchapes, especialmente por los artesanos de Malasia, por sus bellos jaspes, aunque de poco contraste*.

El árbol produce una cosecha de decenas de miles de flores blancas y rosadas (inflorescencias) durante las mismas semanas en que renueva sus hojas y muy poco tiempo después que maduran los frutos, en los últimos dos meses de la estación seca (marzo a abril). En muchas inflorescencias unos pocos flósculos producen frutos diminutos que permanecen pequeños (3 a 5 cm de largo) por lo menos durante 8 meses (durante la estación húmeda siguiente a la floración) y luego se engruesan rápidamente y maduran las semillas (Janzen 1978, 1982; fig. 7.100 c). En marzo (a mediados de la estación seca siguiente) caen los frutos maduros de las ramas sin hojas. Los árboles vecinos, sin embargo, pueden estar desfasados, entre sí, por lo menos un mes, al igual que lo pueden estar las diferentes ramas del mismo árbol por un lapso igual.

Los frutos glabros, pardos, dehiscentes, en forma de correa son retorcidos en varias formas y permanecen en el suelo bajo el sol ardiente y los vientos secos de la época seca; son de 10 a 20 cm de largo y teóricamente tienen de diecinueve a veinte semillas (fig. 7.100d). Sin embargo, normalmente las vainas bien desarrolladas contienen de cinco a diez semillas grandes; son responsables de estas pérdidas las semillas abortivas y la depredación, predisposición por larvas de varios insectos y de las polillas. En hábitats naturales, la mayoría de los frutos caídos permanecen debajo del árbol madre y se pudren al comienzo de la estación húmeda. Algunas son removidas por roedores, y la pulpa del fruto y semillas son comidas en parte o enteramente (o molidas). Algunos son consumidos por tapires y algunas semillas sobreviven el viaje a través del intestino de los mamíferos y así se dispersan. Los pecaríes comen algunos frutos, pero muelen las semillas.

* N. del E. En Costa Rica es una de las maderas más explotadas desde principios del siglo XIX, se exportaba en grandes cantidades junto a la caoba y el guanacaste.

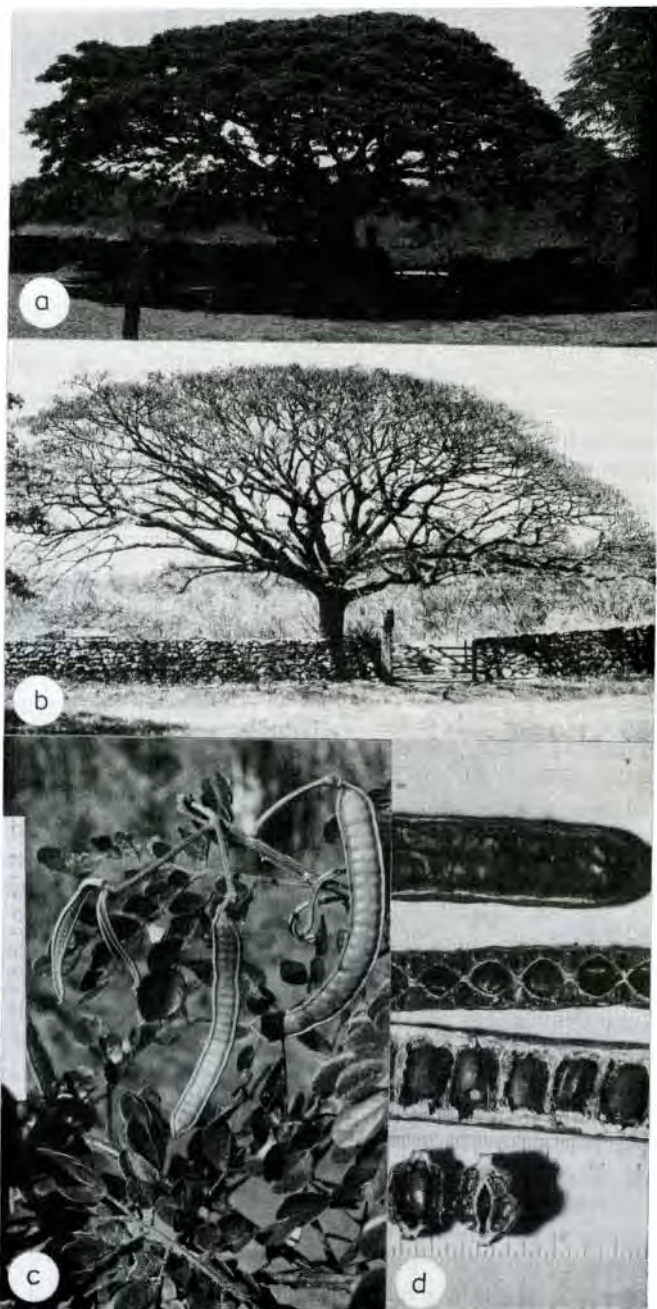


Fig. 7.100 *Pithecellobium saman*: a) Árbol adulto con todo su follaje (mes de junio). b) Mismo árbol sin hojas a mediados de la estación seca (marzo), con la cosecha de frutos completa y yemas foliares empezando a abrir. c) Frutos inmaduros de tamaño máximo y frutos casi en estado durmiente (pequeños y delgados) en el mes de enero en un árbol que floreció en abril (longitud de la regla 15 cm). d) Orificios de salida de escarabajos brúquidos en una vaina madura (arriba); secciones laterales longitudinales y dorsiventrales en vainas maduras que muestran las semillas intactas, (centro) semilla con orificio de salida de un brúquido, y semilla abortada; (abajo) corte transversal de vaina madura (escalas en mm). Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

De nuevo como en *Crescentia alata*, en donde hay animales domésticos, la historia es algo diferente. Los bovinos son ávidos consumidores de los frutos de *P. saman* y pasan intactas la mayoría de las semillas. Los caballos los comen sin mucho entusiasmo y las rechazan,

decididamente, en presencia de otros frutos. No obstante, por las diferentes preferencias, en donde hay ganado, nunca hay acumulación de semillas bajo los árboles. La inferencia obvia es que este árbol también fue distribuido por grandes mamíferos del Pleistoceno (Janzen y Martín 1982).

Aproximadamente, cuando los frutos han alcanzado su máximo crecimiento y las semillas están madurando, un brúquido (*Merobruchis columbinus*) deposita sus huevos en los frutos y las larvas matan de 50 a 70% de las semillas (Janzen 1977). Si los frutos se abren y las semillas quedan expuestas, otro brúquido, de mucho menor tamaño, *Stator limbatus* oviposita en ellas.

Las hojas de *P. saman* generalmente están libres de una herbivoría conspicua, aunque el nombre común de "rain tree" se deriva de su alta susceptibilidad a los homópteros que chupan grandes cantidades de savia y luego defecan en una llovizna continua después de haber extraído algunos compuestos ricos en nitrógeno. Los mamones de troncos cortados a menudo tienen grandes enjambres de ninfas de color rojo vivo, anaranjadas y azul a negras de un insecto coreido que se alimenta de sus brotes extremos. Las hormigas cortadoras a menudo cosechan algunas hojas de *P. saman* y los monos aulladores comen sus flores y hojas tiernas (Rockwood y Glander 1979). Generalmente, se cree que las flores son polinizadas por polillas durante la noche (W. A. Haber, com. pers.). Un insecto desconocido produce agallas en los frutos muy tiernos.

Los árboles grandes de *P. saman* en sitios abiertos (potreros, pantanos) tienen ramas grandes, largas y extendidas, de corteza áspera, que aparentemente forman un sustrato excelente para las epifitas; generalmente se encuentran en sus ramas orquídeas (*Brassavola nodosa* y *Laelia rubescens*), y grandes cactus (*Hylocereus costaricensis*, *Deamia testudo*). Al quebrarse las ramas dejan grandes huecos en el tronco que son los sitios favoritos donde pernoctan los lagartos grandes, *Ctenosaura similis*, que se asolean en el tronco y bajan al suelo en busca de plantas herbáceas.

Janzen, D. H. 1977. Intensity of predation on *Pithecellobium saman* (Leguminosae) seeds by *Merobruchis columbinus* and *Stator limbatus* (Bruchidae) in Costa Rican deciduous forest. *Trop. Ecol.* 18:162-76.

———. 1978. The ecology and evolutionary biology of seed chemistry as relates to seed predation. In *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*, ed. J. B. Harborne, pp. 163-206. London: Academic Press.

———. 1982. Cenízero tree (Leguminosae: *Pithecellobium saman*) delayed fruit development in Costa Rican deciduous forests. *Am. J. Bot.* 69:1269-76.

Janzen, D. H., and Martin, P. S. 1982. Neotropical anachronisms: The fruits the gomphotheres ate. *Science* 215:19-27.

Rockwood, L. L., and Glander, K. E. 1979. Howling monkeys and leaf-cutting ants: Comparative foraging in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 11:1-10.

Posoqueria latifolia (Boca de Vieja, Guayaba de Mico, Fruta de Mono)

J. Beach

Posoqueria es un género de árboles neotropicales, de diez a quince especies pertenecientes a la tribu Gardenieae, de la gran familia pantropical Rubiaceae (Hallé 1967; Willis 1973). *P. latifolia* es un árbol pequeño, generalmente hasta 7 m de alto, común a lo largo de quebradas y orillas de ríos en las bajas del Pacífico y del Atlántico del país. En ocasiones, se siembra como ornamental, por ejemplo, en el sendero sur del Río Puerto Viejo que conducen a la Estación de Campo de la OET.

En las bajas del Atlántico, la especie florece dos o tres veces por año, contrastando con *P. grandiflora*, una especie del sotobosque, que también se encuentra en La Selva y que florece a intervalos supra-anales (Opler, Frankie, y Baker 1980; obser. pers.). Las flores son monomórficas y exhiben las características algo típicas del síndrome de polinización por mariposas nocturnas. Los tubos blancos de la corola (fig. 7.101a) son de cerca de 4 mm de diámetro, generalmente de 13 a 18 mm de largo y tienen cinco lóbulos que se reflejan en la antesis (fig. 7.101c). Las inflorescencias están en el extremo de las ramas y consisten de un ramo de veinte a cuarenta flores.

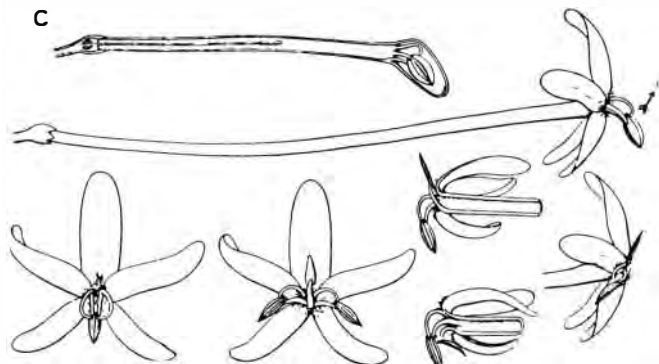


Fig. 7.101 *Posoqueria latifolia*: a) Inflorescencia con botones florales y flores abiertas. b) Infrutescencia con frutos inmaduros de tamaño máximo. Finca La Selva, Distrito de Sarapiquí, Costa Rica (foto J. Beach). c) (derecha) morfología floral de *Posoqueria latifolia* (adaptada de Müller 1866).

Las flores empiezan a abrirse al final de la tarde, cerca de una hora antes de anochecer, y muy pronto llenan el ambiente de un olor dulce, intoxicante. La mayoría de las flores permanecen abiertas durante dos o tres noches antes de separarse la corola del borde del ovario inferior. Las flores producen hasta 25 μ l de néctar con 15-21% de concentración de azúcar, según el refractómetro manual. En la actualidad, la biología reproductiva de la especie está bajo estudio y los datos hasta ahora indican que la especie es autoincompatible y protándrica en cierto grado.

Quizá, el aspecto más sobresaliente de la biología floral de *Posoqueria*, es el mecanismo especializado de dehiscencia del polen, que llamó la atención de Fritz Müller en Brasil hace más de 100 años (Müller 1866; ver también Hallé 1967). Los estambres quedan expuestos después que los cinco lóbulos de la corola "revientan", al abrir la flor. Las anteras son coherentes en sus márgenes laterales para formar un cono angosto, ligeramente reflexo hacia abajo (fig. 7.101c). Permanecen en esta posición hasta que se les altere, aunque sea leve, así el manojo de anteras se abre explosivamente y el estambre inferior empuja una masa de polen hacia cualquier cosa que se encuentra en la vecindad de la boca de la corola (fig. 7.101c). La fuerza detrás de la propulsión del quinto estambre es muy fuerte y suficiente para cubrir de polen la parte anterior de la polilla visitante. He visto mariposas nocturnas que visitan las flores de varios árboles pero, nunca he estado tan cerca para observar su reacción a esta descarga explosiva. Las omnipresentes abejas *Trigona* con frecuencia visitan las flores abiertas en busca de polen sobrante.

La relación fruto/flor es baja, como es el caso de otros árboles autoincompatibles (Bawa y Opler 1975). En esta especie, los frutos son globosos y de 3 a 6 cm de diámetro (fig. 7.101b). El diámetro del fruto refleja grandemente el número de semillas que contiene (de cuatro a veintiuna). Al madurar, el exocarpo verde se torna amarillo y tiene la consistencia y la textura de una cáscara de naranja delgada. Las semillas son de más o menos 1,5 cm por 2 cm, pesan de 0,5 a 1,4 g y son muy duras, aunque cubiertas por una testa delgada y suave. Una lora cautiva, aunque bien alimentada rompió fácilmente los frutos y comió las testas ávidamente antes de dejar caer las semillas. En la naturaleza, grandes aves frugívoras son, probablemente, las dispersoras de frutos y semillas, aunque me



queda por observar este hecho. La mayor parte de las semillas es endosperma y tienen una germinación de casi 100% en 3 semanas. Las plantas pueden llegar a su tamaño reproductivo en 5 años.

Bawa, K. S., and Opler, P. A. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29:167-79.

Hallé, F. 1967. Etude biologique et morphologique de la tribu des Gardeniées (Rubiaceae). *Mem. ORSTOM* (Abidjam, Ivory Coast) 22:1-146.

Müller, F. 1866. Über die Befruchtung der *Martha* (*Posoqueria*?) *fragrans*. *Bot. Zeit.* 24:129-32.

Opler, P. A.; Frankie, G. W.; and Baker, H. G. 1980. Comparative phenological studies of shrubs in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68:167-88.

Willis, J. C. 1973. *A dictionary of the flowering plants and ferns*. Rev. by H. K. Airy Shaw. Cambridge: Cambridge University Press.

***Pteridium aquilinum* (Pteridophyta)**
(Helechón, Helecho Alambre, Alambrón, Bracken Fern).

L. D. Gómez

Un helecho común *Pteridium aquilinum* es el más ampliamente distribuido y el más común de todas las

plantas vasculares, ya que se le encuentra en todo el mundo, con excepción de los hielos árticos y los desiertos.

Figura en la literatura, desde la Grecia clásica hasta tiempos modernos, incluyendo a Shakespeare (Enrique IV), y aparece en muchos de los herbolarios y escritos médicos medioevales debido a sus imaginarias, propiedades mágicas, así como por su valor medicinal, ya que, supuestamente, mata "los vermes más gruesos y largos del cuerpo." Es conocida la acción antihelmíntica de gran cantidad de helechos, incluyendo *Pteridium*, aunque este uso en la actualidad es raro, ya que de las viejas farmacopeas, el uso de *Filicicum acidum* ha sido subplantado por remedios menos peligrosos. También existe el poder, supuestamente afrodisíaco, de este helecho común (Cameron 1900).

De las miles de especies de helechos, el "helechón" es el único que es una plaga para el hombre, particularmente en los campos agrícolas en donde pastorea el ganado. Quizás debido a este efecto inmediato sobre actividades de subsistencia, *Pteridium* es el mejor conocido de todos los pteridófitos (Long y Fenton 1938).

La historia del helecho se remonta más allá de los registros escritos de la historia. Se les conoce desde tiempos precuaternarios y por los registros de fósiles, se extiende hasta fines del Mioceno (Long y Fenton 1938). Su distribución geográfica en tiempos pasados fue altamente influenciada por los períodos glaciales e interglaciales que sin duda son los responsables por su distribución actual sobre la tierra.



Fig. 7.102 *Pteridium aquilinum*: Frondas en un terreno abandonado. Costa Rica (foto L. D. Gómez).

Pteridium es un género de helechos terrestres con rizomas subterráneos rastreros pubescentes. Las frondas son pinnadamente compuestas, coriáceas y más o menos pubescentes, de venas libres excepto por una faja marginal. El soro es marginal y continuo, está sobre una vena conectiva, protegido por un indusio doble, cuyo borde exterior (falso indusio), está formado por la margen refleja de la fronde y el interior (verdadero indusio), es de diferente ontogenia y puede o no estar presente o ser obsoleto. No hay paráfisis en el soro, los esporangios son de tallo delgados, y las esporas son lisas, tetraedras o levemente globosas. Filogenéticamente pertenece en Pteridaceae sensu Copleland (1947) junto con otros géneros muy cercanos (*Paesia*, *Pteris*, *Histiopteris*, *Hypolepis*, etc.). Taxonómicamente y como generalmente se le interpreta, comprende una especie muy caprichosa, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, y algunas otras. La taxonomía ha sido revisada por Tryon (1941) y por Page (1976).

En Costa Rica, hay variedades de *P. aquilinum* tales como *aquilinum*, *arachnoideum*, y *caudatum*. En Honduras y al norte de Nicaragua, en las sabanas de pino se encuentra la variedad *latiusculum*, que también se encuentra en algunas islas caribeñas y posiblemente se extienda hasta Costa Rica.

Es evidente que del estudio de la distribución geográfica de los taxa varietales, que mientras algunos son algo discretos en grandes áreas geográficas, se traslapan en otros lugares, con una intergradación morfológica evidente que ha conducido a confusión sobre los nombres y tribus de las plantas en cuestión. Si es verdad que los nombres representan especies diferentes, hibridizan libremente. Si *P. aquilinum* es una especie polimórfica, el genoma tiene una plasticidad extraordinaria en la expresión fenotípica, inducido por factores ecológicos o por niveles ploidales, o por combinaciones de ellos. El genoma básico, $n=52$, es conocido en diploides, tetraploides, y octaploides (Love y Kjellqvist 1972; Chapman, Klekowski, y Selander 1979; Manton 1950; Jarrett, Manton, y Roy 1968).

Al igual que en la mayoría de los demás helechos, en *Pteridium* hay dos mecanismos de dispersión: a larga distancia por esporas transportadas por el viento, y una reproducción vegetativa más local, por fragmentación del rizoma. Este órgano tiene un comportamiento peculiar que muestra una continua bifurcación en nuevos tallos y muerte de las partes más viejas (Watt 1940), que a menudo soporta la carga total de dispersión de la población, y que es más eficiente que las esporas. La producción de esporas en "*Pteridium*" varía de lugar en lugar, dependiendo en parte del hábitat y de la estación. Dring (1965) encontró que la fertilidad de la espóra decrece conforme aumenta la sombra, a la vez que aumenta la propagación por rizomas. En Costa Rica, en donde estos helechos son típicamente de sol, la producción de esporas es extremadamente baja con respecto a volumen y fertilidad. Creo que la tasa de propagación entre esporas y rizomas se regula genéticamente en cada población, como una respuesta a ciertas condiciones ambientales, hasta ahora desconocidas. La fenología en zonas templadas indica picos de esporulación

durante el verano. En Costa Rica, los factores climáticos y el fotoperíodo homogéneos fomentan la producción de esporas durante todo el año en donde un alto porcentaje de esporas es para la colonización a larga distancia, en tanto que, exclusivamente, el crecimiento estolonífero invade tierras cercanas.

Como el nombre "Bracken" sugiere (*Brache* en alemán antiguo es "tierra gastada"), *Pteridium* invade fácilmente los predios agrícolas abandonados o donde se ha limpiado totalmente la tierra. Este helecho, popularmente conocido en Costa Rica como "helechón", "helecho alambre" o simplemente como "alabrón" es un pionero frecuente de las milpas y frijolares abandonados de la agricultura de roza y quema. En particular, es una planta pionera después de las quemadas (Das 1947; Vogl 1964). En las áreas ganaderas invade los potreros, estableciendo colonias densas en situaciones marginales, primero por esporas y luego masivamente por crecimiento hipógeo de los rizomas, produciendo frondas en todas direcciones. Si en estos potreros no hay ganado, estas frondas sobrepasan el pasto y los animales no lo comen; pero si se permite el pastoreo, el ganado ingiere las frondas juveniles del helecho, a menudo sin desarrollarse y, con el tiempo, el hato llega a intoxicarse. En donde se practica el pastoreo rotativo o en potreros alternos, esta fase de crecimiento de helecho y pastos puede explicar el porqué un hato se enferma y no así otro. La intoxicación se conoce como el síndrome de la tiaminasa (Evans 1976).

El efecto tóxico acumulativo en el ganado, se complica porque este helecho elabora varios compuestos dañinos. La enzima tiaminasa I, rompe las moléculas de tiamina (vitamina del complejo B), (Evans, Jones, y Evans 1950), inhibiendo el funcionamiento normal del sistema nervioso. En los animales que ingieren este helecho (caballos, vacas, cerdos) se puede desarrollar una severa avitaminosis del complejo B₁. El factor de envenenamiento por helechos en ganado (Evans *et al.* 1958), caracterizado por altas temperaturas corporales, hemorragias petequiales de las membranas mucosas, severa leucopenia y trombocitopenia y consecuentemente la muerte, es otro efecto de este helecho en los ranchos ganaderos. También, hay una aparente correlación entre la ingestión en cantidades pequeñas, pero a largo plazo, de este helecho y ciertos tumores causados por sustancias químicas carcinógenas (Evans y Mason 1965) que también puede ser responsable por la alta incidencia de cáncer gástrico entre las poblaciones humanas que lo consumen. Los japoneses consideran a este helecho como un manjar delicado y llaman al encurtido de sus frondas, warabe.

En algunos rebaños de ovejas*, se ha desarrollado una enfermedad degenerativa en el neuroepitelio de la retina que produce ceguera. A esta enfermedad se le llama "ceguera brillante" y se atribuye a la ingestión de helechos, posiblemente ligada a la depresión hemopoyética, típica del síndrome del factor de envenenamiento por helechos.

* N. del E. También afecta poblaciones silvestres de conejos, en Europa.

La concentración de sustancias químicas letales de los helechos varía de planta en planta, en diferentes partes de la planta, y en las distintas poblaciones. Esta variación puede ser estacional (Smith y Fenton 1944) en las zonas templadas. En Costa Rica, la escasez de registros de envenenamiento en el ganado sugiere una fluctuación no periódica de compuestos letales, posiblemente relacionada con el inicio del crecimiento nuevo y el comienzo de la estación húmeda, no solo debido a la estación por sí, sino también al aumento probable de ingestión por el ganado.

Las fluctuaciones también pueden explicar las variaciones en la estructura de las comunidades de artrópodos que ejercen presiones de herbivoría durante varias épocas del año y en diferentes partes de la planta del helecho (Lawton 1976; Wiczorek 1973).

Se sabe que hasta cuarenta taxa de artrópodos son depredadores directos o indirectos de *Pteridium*, dominando Lepidoptera (micro), Hymenoptera, Homoptera, y Diptera. Algunos de estos animales pueden ser comensales facultativos, que también se alimentan de otros helechos y de plantas superiores. La investigación debe enfocarse hacia la localización de los depredadores obligados, con la idea de desarrollar controles biológicos exitosos.

Las frondes de *Pteridium* tienen nectarias en la base de las pinnas (Schremmer 1969); se necesita información detallada sobre el significado ecológico de estas estructuras. En Costa Rica he visto hormigas (*Pheidole*, *Camponotus*) que visitan estos órganos secretores. Las secreciones siguen un patrón diurno, influenciado en gran parte por la insolación, y aunque no hay estudios anatómicos, sospecho que los "nectarios" de estos helechos son neumatóforos modificados que combinan sus funciones en el equilibrio del intercambio entre los gases y los líquidos. La composición química del "brake" ha sido extensamente estudiada, principalmente con respecto a los compuestos venenosos y carcinogénicos, aunque Swain y Cooper-Drive (1973) y Cooper-Drive (1976) registran también otras sustancias químicas.

La presencia confirmada de ecdisonas en *Pteridium* (Williams 1972) y sus implicaciones en la alimentación de los insectos, serían temas fascinantes para la investigación.

Excluyendo el ganado, los insectos, y los conejos, la herbivoría por otros animales no está documentada, excepto en el hombre (Sheail 1971). Los Maoris de Nueva Zelanda comían un pan hecho de "harina" de rizomas (Hooker 1861), y de modo similar esta "harina" se mezclaba con centeno en las Islas Canarias (Lindley 1838) y en Normandía (Lightfoot 1777; Hendrick 1919). Schery (1954) narra que algunos indios norteamericanos comían los rizomas, y hubo durante la Primera Guerra Mundial, recetas en los periódicos británicos, para preparar "Bracken" (Braid 1934). Ya mencioné el valor alimenticio que los orientales atribuyen a "Bracken", quienes lo venden por toneladas en sus mercados, e importan cantidades enormes cuando baja la producción local.

Con respecto a otras plantas, *Pteridium* tiene efectos alelopáticos sobre la vegetación vecina y debido a este mecanismo puede dominar a una gran variedad de plantas. En las zonas templadas, las toxinas alelopáticas se liberan

estacionalmente, mientras que en ambientes tropicales y subtropicales, como los de Costa Rica, hay producción y liberación de fitotoxinas durante todo el año (Gliessman 1972). La biología de poblaciones de *Pteridium* con respecto a la alelopatía puede estar influenciada por las relaciones de lixiviación/ precipitación, precipitación/ lixiviación del suelo, y drenaje/topografía, así como por la composición de la vegetación circundante (Watt 1965). En mi opinión, la mayoría de los helechos, incluyendo este taxón, regulan el número protálico de su misma especie, en particular de su estirpe progenitora por un mecanismo alelopático autodirigido que afecta el ciclo sexual. Un ejemplo de esto se encuentra en el aislamiento de sustancias anteridiogénicas de *Pteridium* y los resultados obtenidos, cuando esto es aplicado a los gametofitos de *Pteridium* u otros helechos.

- Braid, K. W. 1934. Bracken as a colonist. *Scot. J. Agric.* 17:59-70.
- Cameron, J. 1900. *Gaelic names of plants*. Edinburgh.
- Chapman, R. H.; Klekowski, E. J.; and Selander, R. K. 1979. Homoeologous heterozygosity and recombination in the fern *Pteridium aquilinum*. *Science* 204: 1207-9.
- Cooper-Driver, G. 1976. Chemotaxonomy and phytochemical ecology of bracken. *Bot. J. Linn. Soc.* 73:35-46.
- Copeland, E. B. 1947. *Genera filicum*. Waltham, Mass.: Chronica Botanica.
- Das, P. 1947. Panvin burning in some upper Simla hill states. *Indian Forest.* 73:121-22.
- Dring, M. J. 1965. The influence of shaded conditions on the fertility of bracken. *Brit. Fern Gaz.* 9:222-27.
- Evans, I. A. 1976. Bracken thiaminase-mediated neurotoxic syndromes. *Bot. J. Linn. Soc.* 73:113-31.
- Evans, I. A.; Jones, N. R.; and Evans, R. A. 1950. The mechanism of antianeurin activity of bracken (*Pteris aquilina*). *Biochem. J.* 46:38.
- Evans, I. A., and Mason, J. 1965. Carcinogenic activity of bracken. *Nature* 208:913-14.
- Evans, W. C.; Evans, I. A.; Thomas, A. J.; Watkin, J. E.; and Chamberlain, A. T. 1958. Studies on bracken poisoning in cattle, IV. *Brit. Vet. J.* 114:180-267.
- Gliessman, S. R. 1972. The role of phytotoxins in the interference with associated plants by bracken (*Pteridium aquilinum* [L.] Kuhn). Ph.D. thesis, University of California, Santa Barbara.
- Hendrick, J. 1919. Bracken rhizomes and their food value. *Trans. Highl. Soc. Scot.* 5:227-36.
- Hirono, I.; Shibuya, C.; Shimizu, M.; and Fushimi, K. 1972. Carcinogenic activity of processed bracken used as human food. *J. Nat. Canc. Inst.* 48:1245-50.
- Hooker, W. J. 1861. *The British ferns*. London.
- Jarrett, F. M.; Manton, I.; and Roy, S. K. 1968. Cytological and taxonomical notes on a small collection of living ferns from Galapagos. *Kew Bull.* 22:475-80.

- Lawton, J. H. 1976. The structure of the arthropod community on bracken. *Bot. J. Linn. Soc.* 73:186–216.
- Lightfoot, J. 1777. *Flora scotica*. Vol. 2. London.
- Lindley, J. 1838. *Flora medica*. London.
- Long, H. C., and Fenton, E. W. 1938. The story of the bracken fern. *J. Roy. Agric. Soc.* 99:15–36.
- Löve A., and Kjellqvist, E. 1972. Cytotaxonomy of Spanish plants. 1. Introduction: Pteridophytes and gymnosperms. *Lagascalia* 2:23–25.
- Manton, I. 1950. *Problems in cytology and evolution of the Pteridophytes*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Page, C. N. 1976. Taxonomy and phylogeography of bracken: A review. *Bot. J. Linn. Soc.* 73:1–34.
- Schery, R. W. 1954. *Plants for man*. London: Allen and Unwin.
- Schremmer, F. 1969. Extranuptiale Nectarien: Beobachtungen an *Salix elegans* Scop. und *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Oest. Bot. Zeit.* 117:205–22.
- Sheail, J. 1971. *Rabbits and their history*. London: Newton Abbot.
- Smith, A. M., and Fenton, E. W. 1944. The composition of bracken fronds and rhizomes at different times during the growing season. *J. Soc. Chem. Ind. London* 63:218–19.
- Swain, T., and Cooper-Driver, G. 1973. Biochemical systematics in the Filicopsida. In *The phylogeny and classification of the ferns*, ed. A. C. Jermy, J. A. Crabbe, and B. A. Thomas, pp. 111–34. London: Academic Press for the Linnean Society of London.
- Tryon, R. M. 1941. A revision of the genus *Pteridium*. *Rhodora* 43:1–31.
- Vogl, R. 1964. The effects of fire on the vegetational composition of bracken-grasslands. *Wisconsin Acad. Sci. Arts Letters* 53:67–82.
- Watt, A. S. 1940. Contribution to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*). 1. The rhizome. *New Phytol.* 39:401–22.
- . 1965. Bracken versus heather, a study in plant sociology. *J. Ecol.* 43:490–506.
- Wiczorek, H. 1973. Zur Kenntniss der Adlerfarinsekten: Ein Beitrag zur Probleme der biologischen Bekämpfung von *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn in Mitteleuropa. *Z. Angew. Entomol.* 4:337–58.
- Williams, C. M. 1972. Hormonal interactions between plants and insects. In *Chemical ecology*, ed. E. Sondheimer and J. B. Simeone, pp. 103–32. London: Academic Press.

***Pteridofitas* (Helechos, criptógamas vasculares, Ferns)**

W. H. Wagner y L. D. Gómez

Como grupo, estas plantas son ecológicamente mucho menos versátiles que las angiospermas. No hay parásitos ni saprófitos, excepto por gametofitos micorrízicos de ciertos helechos y musgos. No existe la

carnivoría*. Las interacciones ecológicas con animales son mucho menores, ya que están ausentes las interacciones complejas con insectos y vertebrados que involucran la dispersión del polen y los frutos.

El ciclo de los pteridófitos es sencillo, abarcando solo la producción de esporas, de plantas de vida libre y corta. En Costa Rica, hay una gran variedad de pteridófitos debido, en parte a su amplia gama de climas y de hábitats, pero, especialmente, por el desarrollo extensivo de los bosques pluviales de varios tipos. Los bosques pluviales en los trópicos mundiales tienen los requisitos principales para el desarrollo masivo de pteridófitos que en su mayoría son plantas de hábitats sombreados y húmedos de mucha agua en forma de rocío y de lluvia. En comparación con toda América del Norte, al norte de México, hay más del doble de pteridófitos en un país más pequeño que el estado de West Virginia. Se desconoce su número, aunque Costa Rica tiene más de ochocientas especies en total. En la última década, ha habido muchos hallazgos nuevos, y probablemente continúen los descubrimientos en el futuro. Los tipos totalmente desconocidos en Norte América templada son muchos —colas de caballo de 5 a 6 m de alto, helechos con tallos de hasta 10 m, u hojas de 15 m (trepando hasta el dosel del bosque), y musgos colgando de las ramas de los árboles. Están representados todos los órdenes mayores de pteridófitos: Ophioglossales, Marattiales, y Polypodiales, los helechos; Psilotales, los helechos de escobilla; Lycopodiales, Selaginellales, los Isoetales, los “club mosses” y sus parientes; Equisetales, las colas de caballo: los helechos de escobilla. El grupo más grande es el de Polipodiales, los helechos superiores comunes que se encuentran en Costa Rica en una multitud de familias y géneros. Los grupos más pequeños son: Equisetales con cuatro o cinco especies y sus híbridos; los Psilotales con dos especies.

En el ciclo de vida sexual, la fertilización depende del agua libre a través de la cual puede nadar la esperma. La esperma y los huevos se producen en las plantas sexuales diminutas o gametofitos, que provienen directamente de las esporas transportadas por el viento y que germinan en microhábitats apropiados característicos de cada especie. La esperma producida en un gametofito puede nadar a otro gametofito y fertilizar un óvulo cruzadamente. Así mismo, la esperma de los órganos masculinos de un gametofito pueden nadar hacia óvulos en los órganos femeninos del mismo gametofito y autopolinizarse. En cualquier caso, se produce una planta nueva y el gametofito muere, siendo una planta efímera que funciona únicamente para producir la próxima generación de esporofitos. Las únicas excepciones se encuentran en algunas condiciones ambientales en donde los gametofitos pueden convertirse en clones perennes, como aquellos de los musgos y de las hepáticas, que se reproducen por propágulos diminutos o yemas que forman nuevos gametofitos. Los mismos gametofitos también pueden producir esporofitos que también se propagan vegetativamente. De

* N. del E. Excepto, quizás, en la superficie foliar de *Salvinia*.

modo que las mismas especies de helechos pueden existir en clones gametofíticos y esporofíticos. Sin embargo, esto es poco común y en la mayoría de las especies es el esporofito del helecho familiar que es perenne. Hasta donde sabemos, el esporofito de un helecho dado que tiene la capacidad de reproducirse vegetativamente puede vivir décadas o centurias en hábitats favorables.

En Costa Rica, los gametofitos se pueden ver en grandes cantidades en ambientes minerales en donde la competencia es mínima o no existe del todo. Los mejores lugares para ver la fase sexual son los taludes de los caminos, los deslizamientos de tierra, y las orillas de las quebradas en sitios de lluvias moderadas a fuertes. Los gametofitos aparecen como plantas verdes, aplanadas, diminutas, reniformes o en forma de corazón, de 1 a 2 mm de diámetro y generalmente de una célula de grueso, excepto en el centro. Muchas de ellas tendrán esporofitos nuevos con una a varias hojas pequeñas. Hay muchas variaciones de gametofitos que están íntimamente ligados a los diferentes requisitos ecológicos. Los tipos que no son fotosintéticos tienen relaciones micorrízicas fuertes y son subterráneos; rara vez son observados por los ecólogos. Los tipos filamentosos semejantes a algas se encuentran exclusivamente en sitios húmedos de penumbra, por lo general, en asociación íntima a musgos y hepáticas. Los tipos heterospóricos, en los que los gametofitos son rudimentarios —en los que los masculinos se producen en microsporas y los femeninos en megasporas nutritivas muy alargadas— ocurren en varios hábitats, pero especialmente en bosques pluviales y ambientales acuáticos como albercas y pozas veraniegas. El ciclo de vida heterospórico asegura la exogamia entre gametofitos, en donde la esperma nada de las esporas masculinas a las femeninas; de modo que no hay fertilización intragametofítica.

La forma de crecimiento y los patrones de desarrollo de los pteridófitos costarricenses tienden a correlacionarse con los microhábitats específicos. Los esporofitos generalmente son plantas herbáceas de tamaño pequeño a mediano, aunque los tejidos de muchas de ellas, en especial sus tallos y raquis, generalmente son duros o rígidos debido al desarrollo abundante del tejido mecánico. Los pteridófitos suaves y suculentos son poco comunes. Los helechos más altos de Costa Rica son algunos de los arborescentes (q.v.), que pueden alcanzar una altura de 10 m o más debido al desarrollo erguido extensivo del tallo, produciendo un hábito de palmera. Otros tipos, que se discutirán más adelante, tienen hojas enormes abiertas o trepadoras. Los helechos más pequeños y algunos musgos son tan pequeños que a veces se les confunde con musgos o hepáticas. Sus tallos están reducidos a hilos delgados.

El tallo básico de todos los pteridófitos es el rizoma, un tipo de tallo que se arrastra por la tierra o subterráneamente. Los rizomas de los helechos epifíticos crecen fuertemente enraizados sobre la corteza de los troncos y ramas de los árboles. Los entrenudos pueden ser largos y estirados, produciendo de este modo frondas separadas unas de otras, o pueden ser tan cortos y compactos que las frondas se producen en manojos de una a varias.

Los rizomas de la mayoría de los helechos costarricenses, muchas de ellos estructuras masivas, poco apropiadas para colecciones de rutina para el montaje en hojas de herbario, son muy poco conocidos porque a menudo se requiere de excavaciones laboriosas. Algunas especies comienzan la vida sobre el suelo y de ahí se convierten en bejucos, trepando hasta las copas de los árboles. Otras especies comienzan como epifitas y forman bejucos totalmente epifíticos. Docenas de especies de este último tipo pueden encontrarse en las horquetas de árboles a orillas de los caminos en árboles podados, en regiones húmedas a altitudes medias, y que incluyen especies de polipodios (*Polypodium*, *Pleopeltis*, *Phlebodium*), "asplenios" (*Asplenium*), y *Vittaria*. En algunas regiones los musgos (*Lycopodium*) tienden a formar "tassles" hasta de 1 m de largo, de tallos filamentosos cubiertos de hojas cortas, de color verde claro, en forma de agujas, colgando de las ramas de los árboles. Así, no todos los pteridófitos epifíticos tienen rizomas largos en forma de bejucos; algunos tienen rizomas aglomerados cortos. Los rizomas cortos son, en especial comunes en los helechos epifíticos ("paddles") (*Elaphoglossum*) y en los helechos de espada (*Nephrolepis*).

Son comunes en las especies de helechos del bosque y de pantanos los tallos erectos gruesos con racimos de frondas semejantes a palmas. Los más conocidos y más comunes son los helechos arborescentes (*Cyathea*, *Dicksonia*, descritas en otra parte de este libro). Aunque similares y más pequeñas, hay otras formas en otros grupos tales como el "lady fern" (*Athyrium*) y los "asplenios" (*Asplenium*). El tronco erecto de los helechos arborescentes varía desde 10 cm a 10 m o más. Los pantanos en el Cerro de la Muerte son bien conocidos por sus espectaculares helechos cicadiformes, *Blechnum buchtienii*, de troncos enormes, de 1 a 2 m de alto y de frondas gruesas coriáceas unipinnadas.

La mayoría de los pteridófitos, ya sea terrestres o epifíticos, forman clones. Los clones epifíticos tienden a ser más pequeños que los terrestres, debido a las dimensiones estrechas de los hábitats epifíticos. Los clones terrestres pueden alcanzar diámetros de varios metros, especialmente en áreas uniformes como campos abiertos y pantanos. El principal ejemplo de propagación vegetativa es el rizoma. En Costa Rica, los clones más llamativos son aquellos de los musgos "club mosses" (*Lycopodium cernuum*), las colas de caballo (*Equisetum giganteum*, *E. bogotense*), "bracken ferns" (*Pteridium aquilinum*) y (*Gleichenia* spp.), todos éstos comunes en regiones húmedas en campos y potreros. En el bosque pluvial, la mayoría de los clones son mucho más pequeños, generalmente interrumpidos por árboles, rocas, y sitios muy inclinados.

Los clones epifíticos, en general, forman raíces delgadas que pueden extenderse sobre la corteza y proliferan los botones pequeños en sus extremos. Esto es muy común en ciertos grupos como *Asplenium* y especialmente en los polipodios enanos (*Grammitis*). Los clones terrestres extensos de helechos "adders' tongue" (*Ophioglossum*) se producen también por proliferación de las raíces,

sin embargo, en este caso por raíces gruesas carnosas que se extienden subterráneamente para formar botones.

Otro modo de formación de clones involucra las frondas. Esto generalmente ocurre en helechos que tienen rizomas erectos cortos. Los botones se forman en sitios definidos a lo largo de la hoja, según la especie. Los helechos "alientos" costarricenses (v.g., *Adiantum philipense*), los "asplenios" (*Asplenium radicans*, de muchas formas) y algunos helechos vaporosos (*Flea diversifolia*) tienen extremos largos en forma de látigos de 5 a 20 cm en algunas hojas, en cuyos extremos se forman las plántulas. El extremo largo cauliforme de la hoja (hasta 0,5 m de largo) en el helecho terrestre común de bosques muy húmedos, *Bolbitis portoricensis*, puede tocar el suelo varias veces, produciendo una planta nueva cada vez. Muchos helechos producen botones aparentemente inútiles en el centro o en la base de la lámina de la hoja. No se conoce aún cómo estos botones propagan la planta, aunque, cuando la hoja portadora del botón comienza a morir y se inclina hacia abajo, los botones pueden alcanzar el sustrato y enraizar, produciendo así grandes colonias.

Se dice que los pteridófitos tienen dos formas básicas de hojas —*microfilos* con venas centrales simples (v.g., "club mosses", colas de caballo), y *megafilos*, generalmente mucho más grande, con *sistemas* complejos de venas, ya sea libres o tramadas. La hoja básica del helecho es un megafilo, en general designada como una fronda o como un pteridofilo, que tiene un eje o raquis central más o menos masivo, además de tallos laterales, foliolos, o pinnas. Las modificaciones de los pteridofilos en Costa Rica son legendarios, muchos de ellos íntimamente correlacionados con hábitats especializados o hábitats de crecimiento. Muchas de las especies no tienen pinnas verdaderas, sino únicamente lóbulos y otras —un gran número de especies— carecen de foliolos o de lóbulos, siendo enteramente simples. Quizás una quinta parte de los helechos costarricenses tienen frondas simples. La mayoría de las frondas lobuladas o simples pertenecen a los helechos epifíticos. Contrastando con esto, las hojas finamente compuestas, de helechos, de 4 a 5 veces divididos, pertenecen a especies terrestres.

Algunas de las modificaciones más extremas de las frondas se encuentran en los helechos vaporosos (Hymenophyllaceae), en su mayoría plantas delicadas que crecen como epifitas muy bajas en los troncos de los árboles del bosque pluvial en plena sombra. Aún los helechos vaporosos primitivos, que son terrestres y se asemejan a helechos arborescentes en miniatura, tienen la característica anatomía de la lámina —traslúcida y, excepto a lo largo de las venas, de una célula de grueso. Las modificaciones más fuertes de las hojas de los helechos vaporosos son aquellas tan finamente divididas que tienen segmentos capilares (*Trichomanes capillaceum*) y aquellos con hojas simples en forma de plato sin vena central o con los patrones de las venas obviamente pinnados (*Trichomanes membranaceum*), todos con las venas en dicotomía. En muchos aspectos, los helechos vaporosos están entre los más altamente evolucionados de los polipodiales,

habiendo algunos perdido sus raíces filogenéticamente, estando la planta entera compuesta de hojas simples, fuertemente modificadas y de rizomas como cabellos. Ecológicamente, se encuentran en íntima asociación a los briófitos, pareciéndose a algunos de ellos. Las esporas de los helechos vaporosos se desarrollan en involucros pequeños sacciformes en los márgenes de las hojas; son verdes debido a la clorofila, visible a través de las paredes transparentes y muy delgadas. Hay muy poco o casi nada de alimento almacenado, y las esporas son de vida corta; si no germinan poco tiempo después de la descarga y antes que se sequen, morirán. Los gametofitos de los helechos vaporosos son muy especializados. Algunos parecen hepáticas alargadas, otras algas filamentosas. Se reproducen por propágulos diminutos de pocas células o yemas. Los helechos vaporosos incluyen muchas especies de los bosques húmedos oscuros en toda Costa Rica, especialmente a altitudes medias.

Las frondas más conspicuas de los helechos son aquellas de los helechos extendidos, que se encuentran en campos abiertos, vertientes rocosas erosionadas, sitios de segundo crecimiento, y orillas de caminos. Estas frondas extendidas descansan o se inclinan sobre la demás vegetación. Ejemplos como *Pteridium* y sus parientes (v.g., *Dennstaedtia*, *Paesia*) forman enormes poblaciones en altitudes medias. Las frondas más extendidas son aquellas de los helechos cuerno de alce (*Gleichenia*), que prosperan en terrenos muy escarpados; estas hojas tienen un crecimiento indeterminado. Los raquis alambrios producen pinnas en pares, cada uno de los cuales produce a su vez otros pares, formando así un sistema dicotómico falso de ramificación. Se pueden ver los botones latentes en las ramificaciones. Algunos de estos helechos (v.g., *Odontosoria*, *Dennstaedtia*) son espinosos, con crecimientos espinosos finos cuya función no está bien clara aún. Quizás ayudan a trepar sobre la demás vegetación. Todos los helechos extendidos parecen ser plantas de sucesión, puesto que se dan en predios abandonados, taludes muy escarpados de caminos, y en deslizamientos. Las plantas leñosas germinan en la tierra debajo del dosel de sus frondas y así se regenera el bosque. Después de un tiempo se atenúa el crecimiento de los helechos extendidos y desaparecen gradualmente, conforme se extiende el bosque, excepto en los claros.

Los helechos trepadores tienen hojas indeterminadas extremadamente largas, alcanzando hasta 20 m de altura. Estos helechos trepan entrenzando y enganchando sus foliolos en la vegetación adyacente. Los dos géneros más importantes son *Lygodium* (Schizaeaceae) y *Salpichlaena volubile*, *Blechnaceae*). Todos los ligodios son trepadores excepto en su estado juvenil. *Salpichlaena* no es excepción.

Los hábitats pteridofíticos principales son terrestres, epifíticos, y acuáticos. La mayoría de los pteridófitos son terrestres y crecen en un ámbito grande de hábitats, incluyendo vertientes y peñones rocosos. Los pteridófitos epifíticos se encuentran en su mayoría en bosques muy húmedos, en donde crecen especialmente con orquídeas y bromelias. Probablemente la especie más común de he-

lechos en Costa Rica es el polipodia de hoja simple *Pleopeltis revoluta* (discutido con más detalle en otra parte de este libro).

Los pteridófitos acuáticos de Costa Rica son de varios tipos ecológicos. Algunos viven en las orillas de lagos y lagunas y en pantanos muy húmedos, como los helechos de pântano, coriáceos, gigantes (*Acrostichum*) de los esteros y marismas de las bajas. Otros pteridófitos acuáticos viven enraizados debajo de la superficie del agua, como los *Isoetes*, en las lagunas a grandes alturas, y los llamados helechos de acuarios (*Ceratopteris*), en pantanos y canales de bajura. Los pteridófitos que flotan sobre la superficie del agua son los *Salvinia* de hojas ovadas y los diminutos helechos mosquito (*Azolla*). *Salvinia* puede cubrir totalmente los embalses y lagunas artificiales debido a su crecimiento sin control en ciertas condiciones. *Azolla* es importante como fuente indirecta de nitrógeno en los arrozales por las algas azul verdosas que contienen entre los lóbulos de sus diminutas hojas. Económicamente, por su utilidad en el mejoramiento del cultivo del arroz, *Azolla* puede llegar a ser el pteridófito más importante. Su uso se está extendiendo hacia varias zonas de los trópicos desde China, en donde por primera vez se reconoció su valor. Algunos pteridófitos se encuentran solo en laguneta en la estación húmeda, estando invisibles

o latentes durante los largos períodos secos, tales como los tréboles acuáticos (*Marsilia*, fig. 7.103).

La metrópolis general de los pteridófitos es el bosque pluvial. Las epifitas constituyen aproximadamente un tercio a un cuarto de las especies. Sin embargo, el bosque pluvial de bajura es pobre en diversidad de especies. Las epifitas de las bajas son pocas, y las especies terrestres están limitadas a unos pocos géneros, especialmente *Adiantum* y *Tectaria*. A elevaciones superiores se encuentran más y más epifitas y el total general de pteridófitos aumenta grandemente. Las superficies rocosas, el suelo y los tocones pueden llegar a cubrirse de algas, líquenes, hepáticas, y musgos, y los pteridófitos se convierten en elementos conspicuos de la vegetación.

Los ricos bosques pluviales en elevaciones medias se encuentran en las vertientes y hondonadas de los volcanes cerca de San José, y se puede llegar a excelentes localidades en corto tiempo en automóvil si las carreteras están en buen estado. Es fácil observar cientos de especies de pteridófitos. En donde se ha talado el bosque, los tocones de los grandes árboles pronto se ven cubiertos de musgos y muchas especies raras y poco comunes de epifitas de una gran diversidad ecológica. Uno de los más sobresalientes es el helecho *Ophioglossum palmatum*, que se diferencia de los demás miembros de su género en Costa



Fig. 7.103 *Marsilea deflexa*: a) Helecho acuático heteróspero sobre la superficie de un charco en un camino abandonado. Noviembre de 1980, Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

Rica por ser epifítico y no terrestre, porque se le encuentra en el bosque pluvial y no en potreros o predios abiertos, y por tener frondas grandes, colgantes, en forma de mano y no pequeñas erguidas, ovadas, o cordadas. El hábitat de este helecho son las cavidades sombreadas de tocones viejos en estado de descomposición (Gómez 1976a; Mesler 1974).

Aun los árboles pequeños que fueron sembrados a las orillas de los caminos en áreas que una vez fueron bosques pluviales, se verán cargados de varias epifitas. Los géneros más conspicuos son *Lycopodium*, polipodios (*Polypodium*, *Pleopeltis*), polipodios enanos (*Grammitis*, *Cochlidium*), y helechos vaporosos (*Trichomanes*, *Hymenophyllum*). Los helechos arborescentes (*Cyathea*, *Dicksonia*) son especialmente comunes en cárcavas muy húmedas en elevaciones medias, especialmente en donde el ambiente ha sido alterado o ha habido recientemente erosiones y alteraciones.

Las áreas secas y expuestas tienden a ser pobres en la diversidad de pteridófitos pero los que aquí se encuentran son a menudo altamente característicos. En Guanacaste, en las lagunetas que se secan en períodos de sequía, hay gran cantidad de tréboles acuáticos cuando empieza la estación húmeda. Los bosques secos se caracterizan principalmente por sus pteridófitos terrestres — *Adiantum*, *Tectaria*, *Thelypteris* y *Pteris*. Los helechos trepadores mejor desarrollados del género *Lygodium* de Costa Rica se encuentran en los bordes de los bosque semisecos y en las orillas de los riachuelos.

En los lugares secos y rocosos, como los farallones a lo largo del Río Virilla, en la Provincia de San José y en varios lugares de Guanacaste, hay pteridófitos xerofíticos, muchos de los cuales tienen la capacidad de arrollarse y de secarse durante la estación seca. Los pteridófitos xerofíticos más comunes son algunos musgos, tales como *Selaginella pallescens*, *Adiantum concinnum* (ver discusión detallada de esta especie), *Pellaea*, *Cheilanthes*, *Mildella*, *Aleuritopteris*, *Notholaena* y *Hemionitis*. Algunas de estas mismas especies se encuentran en las orillas rocosas escarpadas de ríos, riachuelos y caminos. En estos lugares también hay poblaciones bien desarrolladas de *Blechnum* (especialmente *B. occidentale*, también *Pityrogramma calomelanos* y *Anemia phyllitidis* y *A. tomentosa*).

Los lechos pedregosos secos de los riachuelos que se inundan ocasionalmente son el hábitat típico para el helecho *Trismeria trifoliata*, que llega a tener una altura entre 1 y 2 m. Forma clones enormes por medio de su sistema radical extensivo. El arreglo tridimensional de los foliolos sobre raquis estrictos, erectos, más o menos cuadrados, no se encuentra en ningún otro helecho costarricense. *Trismeria trifoliata* se hibridiza fácilmente con *Pityrogramma* para producir abundantes intermedios como sucede a lo largo del Río Parismina cerca de Siquirres. Los helechos híbridos son capaces de formar grandes parches al heredar el método de propagación de *Trismeria* (Gómez 1979).

En elevaciones muy altas, por ejemplo en el Cerro de la Muerte, la vegetación del páramo abierto, dominada por el bambú, *Swallenochloa* tiene una comunidad pteridofítica totalmente diferente.

Los musgos terrestres (*Lycopodium*) son especialmente bien desarrollados, incluyendo el grupo de *L. clavatum*, los segregados genéricos *Diphasiastrum*, y *Huperzia*. Los lycopodios más interesantes son los hipersia del grupo de *L. saururus*, que carecen de un rizoma normal y que no hay diferencia entre las partes portadoras de esporas y las no portadoras. Los esporofilos se distinguen de los trofófilos únicamente por la presencia de esporangios axilares.

Entre los géneros bien desarrollados en el Cerro de la Muerte está el llamativo *Jamesonia*, un helecho emparentado distantemente con “maidenhair ferns” y “cliff brakes”, pero se caracteriza por sus frondas pubescentes erectas, extremadamente lineales, de cerca de 20 a 40 cm de alto. Las frondas, que parecen hojas angostas de zacate, vistas de cerca pueden ser reconocidas por sus extremos abultados. Los extremos de la fronda, en forma de cabeza de violín, nunca se desenrollan totalmente de modo que permanecen latentes. Hay varias especies de *Jamesonia* en el Cerro de la Muerte. No solo se hibridizan fácilmente entre sí, sino que también se hibridizan con géneros del helecho *Eriosorus*, de aspecto totalmente diferente, en donde las frondas son más ordinariamente parecidas a las de los helechos, anchas y divididas varias veces (Gómez 1979). Los híbridos son vigorosos y combinan las características de sus progenitores.

La fenología de crecimiento y de la reproducción en los pteridófitos costarricenses, así como en las regiones tropicales en general, probablemente se considera menos exacta que la de las angiospermas. Por ejemplo, no existe un tiempo especializado para la floración que se coordine con la polinización por insectos. Sin embargo, hay ritmos estacionales bien definidos. Estos ritmos estacionales probablemente no son tan pronunciados como las etapas estacionales bien marcadas de los pteridófitos, en regiones templadas del norte, en los meses de abril, mayo, y junio. Muchos helechos y musgos se arrollan y entran en estado de latencia durante el período seco. A estos comúnmente se les llama “helechos de resurrección” o “plantas de resurrección”, porque reviven cuando se les moja, aún después que las plantas han muerto. Algunas selaginelas se enrollan formando una esfera apretada. Muchos de los polipodios epifíticos se arrollan tan fuertemente que es difícil saber a qué especie pertenecen, si no se resucitan. Cuando se les remoja en agua durante unas pocas horas pueden reasumir las formas normales de sus frondas.

En general, las épocas lluviosas en todos los hábitats son los períodos de máxima actividad, incluyendo el crecimiento de los tallos, la producción de esporas, y de la función gametofítica. Con respecto a los detalles de la fenología de grupos específicos, poco se sabe, debido principalmente a la falta de los datos necesarios. Sabemos que sí hay diferencias considerables entre los grupos. Por

ejemplo, en el Cerro de la Muerte, al acercarse el final de la época lluviosa, en noviembre, encontramos algunos helechos (v.g., *Eriosorus*, *Jamesonia*, *Histiopteris*) que están produciendo activamente nuevos crecimientos y formando esporas. Otros (*Polypodium*, *Elaphoglossum*) evidentemente han cesado de producir crecimiento nuevo, y todas sus frondas parecen tener por lo menos 1 ó 2 meses de edad. La mayoría de los helechos "adder's tongue" (*Ophioglossum*), que son plantas de campos abiertos y potreros aparecen de junio a setiembre, la época de mayor humedad de la estación lluviosa, y permanecen latentes el resto del año. Sin embargo, en años excepcionalmente húmedos, pueden alargar su período de crecimiento o desarrollarse fuera de la estación.

Muchos pteridiófitos costarricenses desarrollan partes productoras de esporas especializadas, tales como conos o esporofilos altamente modificados. Estas estructuras reproductivas y especializadas son de vida corta; cuando han descargado sus esporas se tornan de color pardo, coriáceas y mueren. Los tallos vegetativos o trofófilos sin modificar continúan funcionando fotosintéticamente durante muchos meses. Algunas especies de pteridiófitos tienen trofófilos de tan larga vida que las superficies de la lámina con el tiempo se cubren totalmente de algas, líquenes, y briófitos.

Las relaciones entre hongos y pteridiófitos aún no han sido investigadas en Costa Rica, aunque, hay muchas pruebas descriptivas de estudios de otras partes que destacan la importancia de las relaciones micorrízicas.

En las raíces y tallos de muchos pteridiófitos se encuentran hifas de hongos, algunas de las cuales tienen pocos pelos radicales o carecen de ellos.

Aunque no hay esporofitos que sean totalmente "saprofíticos", los gametofitos de muchos géneros de pteridófitos carecen de clorofila y crecen 1 a 4 cm debajo de la superficie de la tierra. En estas plantas, la relación es quizá de parasitismo, estando el gametofito totalmente dependiente de hongos micorrízicos no clorofílicos, en Costa Rica se encuentran en las familias Ophioglossaceae (*Botrychium*, *Ophioglossum*); Schizaeaceae (*Actinostachys*, *Lophidium*); *Psilotaceae* (*Psilotum*) y Lycopodiaceae (*Lycopodium*, y sus segregados *Lycopodium*, *Diphasiastrum* y *Huperzia*). Estos gametofitos, aparentemente parasíticos, tienen un diámetro máximo de 1 a 4 mm, de forma de cojín o de bastón grueso, de color marfil a pardusco, más o menos finamente pubescentes. Los órganos sexuales son inconspicuos y hundidos. Estos helechos se pueden encontrar en tierras descubiertas alteradas en la vecindad de sus progenitores escarbando alrededor y debajo de ellos para dejar descubiertas las diminutas formas juveniles sobresalientes. Los gametofitos micorrízicos de las especies micorrízicas son extremadamente difíciles de encontrar.

Las relaciones entre pteridófitos y animales son mucho menos complicadas que aquellas en las angiospermas, debido a la ausencia de flores con polen y néctar y de frutos y semillas con pericarpos y embriones. Es dogma tradicional que los helechos y las plantas similares se ven

libres del pastoreo, aunque esto no sea totalmente cierto, sino que se presta a engaño. Se ha observado que existe el pastoreo sobre muchos helechos así como el daño causado a sus hojas por insectos de muchos géneros (Black, Furth, y Cooper-Driver 1978). El concepto erróneo de que no es necesario fumigar los especímenes secos de helechos en los herbarios por estar libres del ataque de las plagas comunes es una falsa premisa.

Los nectarios o las estructuras similares aún no han sido estudiados, excepto en unas pocas especies costarricenses (*Diplazium*, *Polypodium*, *Pteridium*) aunque en otras partes del mundo son conocidos en "bracken" y en algunos polipodios. Estos nectarios extraflorales se encuentran a lo largo de los raquis en las bases de las pinnas, y los líquidos que secretan son ricos en azúcares y aminoácidos.

Son poco comunes las relaciones con hormigas, aunque uno de los helechos más famosos de Costa Rica produce rizomas modificados que las albergan. Este helecho, *Solanopteris brunei*, es un polipodio de hojas simples que crece en las ramas de grandes árboles. Superficialmente es semejante a otros polipodios del mismo hábitat. Sin embargo, además de sus rizomas usuales, tiene aglomeraciones de numerosas esferas pubescentes de 2,5-3,2 cm de diámetro, que en realidad son ramas altamente modificadas. Estas esferas tienen varias cámaras en donde se encuentran las hormigas. Los rizomas sin modificar de *Solanopteris* envían numerosas raíces dentro de las cámaras de las hormigas a través de grandes huecos. Esas raíces se arrastran por los costados de las cámaras y absorben las sustancias nitrogenadas liberadas por las hormigas (Gómez 1974, 1977; Wagner 1972). (Nota: el material anterior fue escrito durante la vigencia de una asignación conjunta de National Science Foundation, NSF, y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, CONICIT, auspiciada por el Programa Científico Cooperativo Latinoamericano).

Las relaciones con otros animales incluyen a los pteridófitos como plantas hospederas para larvas de mariposas (v.g., *Selaginella Euptychia*), palomillas (Gómez 1980), y escarabajos (Beitel, en prep.; Gómez, 1978), y para un grupo de saltamontes se ha especializado en el pastoreo sobre helechos (H. Rowell, com. pers.). En relación con la herbivoría, se justifica una breve explicación sobre los metabolitos secundarios de los pteridófitos.

COMPUESTOS QUIMICOS EN LOS PTERIDOFITOS

Los pteridófitos son mucho menos versátiles bioquímicamente que las angiospermas. Una explicación de su aparente simplicidad es que los helechos y sus aliados no necesitan sustancias químicas complejas para la dispersión de sus frutos ni para atraer a los polinizadores. Los helechos no sintetizan alcaloides, limitados a unas pocas especies de *Lycopodium*, el número de mono y sesquiterpenos es relativamente bajo en los pteridófitos,

aunque estas plantas producen una serie singular de triterpenoides y de fitoecdisonas.

Al igual que en muchas plantas, los pteridófitos sintetizan diferentes clases de compuestos fenólicos, acilfloroglucinoles, unos pocos aminoácidos no proteicos y glicósidos cianogénicos y una gran cantidad de flavonoides peculiares. Berti y Bottari (1968) presentan una nómina de los compuestos químicos que se encuentran en los pteridófitos y Swain y Cooper-Driver (1973) discuten su significado en la sistemática bioquímica.

OTRAS ADAPTACIONES

Debido a la naturaleza herbácea perenne de la mayoría de las especies de helechos y al predominio de los hábitats tropicales, los pteridófitos no han desarrollado muchas adaptaciones a su ambiente. Se conoce de la resistencia al fuego en *Pteridium* (Gliessman 1978) que se discutió en otra parte de este libro. Otros pteridófitos de campos abiertos, ya sea en el páramo o en las sabanas de bajura, tienen raíces tuberosas que son resistentes al fuego.

Las epifitas que recogen humus, *Asplenium nidus* y *Platyserium* tienen representantes neotropicales en varias especies de *Elaphoglossum*, *Niphidium*, *Asplenium*, y aun en los helechos arborescentes (v.g., *Dicksonia*).

NUMERO DE ESPECIES Y EL AMBIENTE

En Costa Rica, los pteridófitos son uno de los grupos más grandes de plantas vasculares. Con más o menos 800 taxa, los helechos siguen a las orquídeas, los zacates y las compuestas. Un número tan grande de especies nos recuerda dos hipótesis: (a) los pteridófitos son y han sido un grupo de plantas predominantemente tropicales y subtropicales; (b) los pteridófitos, cualesquiera sea su origen geográfico, se han convertido en tan buenos competidores y tan libres de las presiones de los herbívoros que han llegado a ser elementos importantes en la vegetación herbácea de los trópicos. Estas hipótesis no son mutuamente exclusivas. Gómez (1975, 1979, 1980) sugiere que los ambientes tropicales y subtropicales han permanecido homogéneos durante un período muy largo, permitiendo la especiación y la diversificación de la forma de vida de los pteridófitos. La relativa escasez de registros de híbridos del bosque pluvial contrasta con el número de híbridos encontrados en áreas de climas estacionales y en los trópicos, en condiciones microclimáticas extremas.

Gómez interpreta el desarrollo de grandes cantidades de epifitas (en Costa Rica aproximadamente el 70% de las taxa son epifitas obligadas o facultativas) como una indicación del período largo evolutivo para la adopción a tal forma de vida. Comparando varias floras de helechos tropicales, él sugiere un "índice de dimorfismo" (porcentaje de especies con frondas dimórficas en una flora dada), o ID, como un indicador de la saturación florística de una área. Por ejemplo, el ID para Asia Suroriental es 32.4; esta área es considerada por todos los biogeógrafos como el centro de origen y de distribución de la mayoría de floras

paleotropicales de helechos. En Costa Rica, el ID es 28.1 y, al igual que en cualquier vegetación florística "madura", hay una correlación positiva alta entre el ID y el número de epifitas. De modo que Costa Rica, con sus varios cientos de especies, representa una flora pteridófito casi saturada cuyas afinidades biogeográficas han sido discutidas por Werklé (1909), Christ (1910), y Lellinger y de la Sota (1969).

LOS PTERIDOFITOS Y LA ECOLOGIA DE LAS ZONAS DE VIDA

No existen inventarios de los helechos típicamente presentes en las zonas de Vida del sistema de Holdridge. Sin embargo, la flora de helechos de las bajuras de Guanacaste (Janzen y Liesner 1980) corresponde a las taxa de las zonas de vida tropicales seca a húmeda. En otro lugar de este capítulo, se ha mencionado las especies comunes del páramo y del subpáramo. La gran mayoría de las especies se encuentran entre 500 y 2.000 m de elevación, lo que contrasta con las bajuras, en donde hay grandes poblaciones pero de muy pocas especies. Al igual que en otros grupos de plantas, no hay correlación entre las zonas de vida y los grupos particulares de helechos, siendo el páramo la única excepción; ver Page (1979).

- Balick, M. J.; Furth, D. G.; and Cooper-Driver, G. 1978. Biochemical and evolutionary aspects of arthropod predation on ferns. *Oecologia* (Berlin) 35:55-89.
- Berti, G., and Bottari, F. 1968. Constituents of ferns. In *Progress in phytochemistry*, 1:590-623. London: Academic Press.
- Christ, H. 1910. *Die Geographie der Farne*. Jena (pp. 96-99).
- Gliessman, S. R. 1978. The establishment of bracken following fire in tropical habitats. *Am. Fern J.* 68: 41-44.
- Gómez, L. D. 1974. The biology of the potato-fern *Solanopteris brunei*. *Brenesia* 4:37-61.
- . 1975. Contribuciones a la pteridología costarricense. VIII. La hibridación en el trópico. *Brenesia* 6:49-57.
- . 1976a. Variation in Costa Rican *Ophiglossum palmatum* and nomenclature of the species. *Am. Fern J.* 66:89-92.
- . 1977. The Azteca ants of *Solanopteris brunei*. *Am. Fern J.* 67:31.
- . 1978. Some insect interactions with *Azolla mexicana*. *Am. Fern J.* 68:60.
- . 1979. Contribuciones a la pteridología centroamericana. III. Novitates. *Brenesia* 16:95-100.
- . 1980. Contribuciones a la pteridología costarricense. XV. Distribución geográfica y ecología. In preparation.
- Janzen, D. H., and Liesner, R. 1980. Annotated checklist of plants of lowland Guanacaste Province, Costa Rica, exclusive of grasses and non-vascular cryptogams. *Brenesia* 18:15-90.

- Lellinger, D. B., and de la Sota, E. 1969. The phyto-geography of the pteridophytes of the Departamento del Chocó, Colombia. *National Soc. Res. Rep., Projects* 1969:381-87.
- Mesler, M. R. 1974. The natural history of *Ophioglossum palmatum* in South Florida. *Am. Fern J.* 64:33-39.
- Page, C. N. 1979. The diversity of ferns: An ecological perspective. In *The experimental biology of ferns*, ed. A. F. Dyer, pp. 9-56. London: Academic Press.
- Swain, T., and Cooper-Driver, G. 1973. Biochemical systematics. In *The phylogeny and classification of the ferns*, ed. C. A. Jermy et al. *Bot. J. Linn. Soc. London* 67, suppl. 1: 111-34.
- Wagner, W. H. 1972. *Solanopteris brunei*, a little-known fern epiphyte with dimorphic stems. *Am. Fern J.* 62:33-43.
- Wercklé, C. 1909. *La subregión fitogeográfica costarricense*. San José: Sociedad Nacional de Agricultura.

Quercus costaricensis (Fagaceae) (Encino, Roble, Oak)

W. C. Burger

Esta especie (fig. 7.104) es el roble negro (subgénero *Erythrobalanus*) que se distingue por su corteza de color oscuro y por sus bellotas que a menudo requieren de dos estaciones para madurar. Las hojas son muy tiesas y la venación a menudo se imprime en la parte superior. Las hojas son generalmente menores de 10 cm de largo y redondeadas en el extremo. Mientras que los bosques dominados por una única especie son poco comunes en Costa Rica, *Quercus costaricensis* puede ser dominante en elevaciones entre 2.700 y 3.000 m. Sabemos poco con respecto a su comportamiento de floración, aunque he visto los resultados de una cosecha enorme de bellotas un poco más abajo de Chirripó Grande, en donde la tierra estaba densamente cubierta por éstas grandes bellotas (2-3 cm de diámetro). La escasez de bellotas en colecciones y la gran cantidad de ellas, vistas en esta ocasión, me hacen pensar si la fructificación en esta especie es irregular pero sincronizada para satisfacer las demandas alimentarias de los herbívoros. La madera de ésta y de otras especies de robles costarricenses tiene una densidad tal que produce un excelente carbón vegetal. Esta característica ha sido un factor importante en la rápida destrucción de los bosques de roble en las áreas de fácil acceso en Costa Rica. De la docena de especies de *Quercus* de Costa Rica, solamente *Q. oleoides* se encuentra en las formaciones muy secas y caducifolias estacionales de las bajuras del Pacífico de Guanacaste; todas las demás especies son de formaciones perennifolias de montano en elevaciones superiores a 600 m.

Quercus es uno de los géneros más exitosos de plantas, si el éxito se mide por cantidad de especies (*Quercus* tiene cientos), el número de individuos por su mera biomasa. Son pocos los géneros de árboles que se encuentran en la misma liga (quizás *Acacia*, *Ficus*, *Pinus* y



Fig. 7.104 *Quercus*: Corona aislada después de haber sido talados los árboles circundantes; nótese las bromelias sobre el tronco y las ramas; cerca de El Empalme, carretera de Cartago hacia el Cerro de la Muerte, Costa Rica, elevación 2.000 m (foto D. H. Janzen).

algunos otros). Pero este éxito es limitado: los robles son un grupo esencialmente del norte templado con solo una o dos especies que llegan hasta Colombia, ninguna en Africa, al sur del Sahara y ninguna en la región de Australia y Nueva Guinea. Su contraparte en la mitad sur del mundo es *Nothofagus*, también de la familia *Fagaceae*.

Para aquellos que han trabajado con ellos, los robles son notorios —las especies son duchas en la hibridación, son comunes las poblaciones híbridas en muchos lugares, y la identificación es a menudo, más arte que ciencia. Esta hibridación es únicamente dentro de los subgéneros y no entre los subgéneros (poco consuelo, ya que los subgéneros contienen cientos de especies). Uno puede pensar que los botánicos han sido un poco lerdos o cobardes y que debieron haber juntado todas aquellas especies rebeldes en una sola, regida por el aislamiento reproductivo, aunque esto sería crear un problema mayor; al asumir las entidades morfológicas bien reconocidas, papeles ecológicos consistentes (a menudo simpátricos) se convertirían en partes de enormes sistemas de poblaciones, siendo imposible definir precisamente sus "bordes" (cf. Burger 1975). Parece que las especies costarricenses no se hibridizan muy fácilmente, o quizás no las conocemos lo suficiente. En todo caso los carboneros harán que el problema sea irrelevante.

Burger, W. C. 1975. The species concept in *Quercus*. *Taxon* 24:45-50.

***Quercus oleoides* (Fagaceae)
(Roble Encino, Oak)**

D. H. Boucher

Quercus oleoides Cham. y Schlecht. (fig. 7.105) es el único roble de bajura en los trópicos americanos. Se le encuentra desde cerca de 23° N en Tamaulipas en el Golfo de México, hasta 10,5° N en la provincia de Guanacaste, Costa Rica, en climas que varían desde semiárido (700 mm de precipitación, 7 meses secos por año) al bosque pluvial (más de 3.000 mm sin meses secos) (Montoya 1960). Las poblaciones en el sur de Texas y en Cuba Oriental a veces han sido consideradas como subespecies de *Q. oleoides*, aunque hoy se las asigna a otras especies. La distribución de encino se divide en muchos parches separados aunque, los tres más meridionales se encuentran en Costa Rica. El mayor, con centro en Liberia, es de cerca de 15 km de diámetro y corresponde aproximadamente a la Formación Liberia, un área de tobas blancas volcánicas derivadas de cenizas del Volcán Rincón de la Vieja. El segundo parche, con un diámetro de cerca de 5 km, se encuentra en y alrededor del Parque Nacional de Santa Rosa, mientras que el más pequeño, de únicamente cerca de 2 km de

diámetro, está a lo largo de la Carretera Interamericana aproximadamente 5 km al sur de La Cruz. Los suelos en que se encuentra el encino son generalmente pobres en toda su extensión, aunque son de varios tipos. En México se le encuentra adyacente al bosque pluvial, y a veces sus linderos (aunque no siempre) corresponden a un cambio desde suelos bien drenados a mal drenados o excesivamente drenados. En Costa Rica, en general, se le encuentra en mesetas pero no en valles, y a menudo sobre suelos poco profundos con limitado espacio para sus raíces (von Borries 1967).

El encino es poco común entre los árboles tropicales, ya que se le halla en altas densidades y es dominante en todos los bosques en donde ocurre. Los bosques de *Q. oleoides* ("encinares") se comprende cerca de 30% de encinos hasta casi rodales puros, pero al contrario de otros bosques tropicales dominados por una sola especie (v.g., los manglares), generalmente contiene muchas otras especies también. Los bosques de encinos en el Parque Nacional Santa Rosa incluyen por lo menos ochenta especies de árboles, casi todos de los cuales se encuentran también en el bosque caducifolio adyacente, excepto *Q. oleoides*. Este patrón de la ocurrencia del bosque del encino, no puede explicarse simplemente por su tolerancia a los suelos pobres.

El encino también es poco común entre los árboles de los bosques secos de altura por ser perennifolio, al igual que sus parientes cercanos, los robles del sureste de los Estados Unidos (Müller 1961). Las hojas son esclerófilas, de un verde brillante en la parte superior y pardo pubescente inferiormente y cerca de 5 cm de largo. La corteza es gruesa, áspera y bastante resistente al fuego, lo que le permite sobrevivir cuando los encinares se convierten en sabanas. Las flores masculinas son amentos amarillos largos sobre ramitas de un año de edad, mientras que las femeninas son diminutas, sin néctar ni pétalos sobre ramitas nuevas. La polinización probablemente es eólica, aunque se ha observado a abejas *Trigona* visitando las flores masculinas. Las bellotas son de pared delgada, algo amargas y cerca de 2,5 cm de largo con una cúpula poco profunda. La radícula se alarga rápidamente después de la germinación y alcanza una profundidad de 4-8 cm, después de lo cual se engruesa y se convierte en un tubérculo en forma de zanahoria conforme absorbe las reservas de la bellota abierta. Únicamente después de esta transferencia comienza a crecer el tallo hacia arriba, y aunque se separe el tubérculo de la bellota no se interrumpe el crecimiento del tallo. Las plántulas brotan de nuevo de las raíces después de un incendio y pueden sobrevivir varios años seguidos del fuego.

La renovación de las hojas se concentra a principios de la estación húmeda y el dosel del bosque de encinos se arrala a fines de la estación seca. Sin embargo, el piso del bosque permanece parcialmente sombreado durante todo el año. El tiempo de floración varía tanto de lugar a lugar como de un año a otro de un modo complicado que aún no está bien descrito. La población de Santa Rosa generalmente florece en junio, las bellotas caen cerca del final de la estación seca y no germinan sino hasta la siguiente



Fig. 7.105 *Quercus oleoides*: Hojas maduras y frutos de tamaño máximo aunque inmaduros (bellotas). Mes de julio Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

estación lluviosa. Por otro lado, los árboles del área G de la región Comelco, cerca de Bagaces generalmente florecen en diciembre y enero, con algunas bellotas que caen en abril y germinan poco tiempo después. Sin embargo, a menudo hay excepciones a estos patrones, ya que especímenes de herbarios de Costa Rica muestran floraciones en siete meses diferentes. La floración de la estación húmeda tiende a ocurrir más temprano conforme uno va del noroeste al sureste dentro del parche de Liberia—eso es hacia donde la estación húmeda comienza más temprano. La variación en el tiempo de floración se reduce conforme uno va hacia el norte, y en el norte de México, el patrón fenológico es similar a aquel de la zona templada, con la floración en la primavera y la caída de frutos en el otoño (Boucher 1982a). Las variaciones en el tiempo de floración significan la existencia de diferencias substanciales en el tiempo que duran las bellotas en el suelo, expuestas a la depredación antes de germinar. Un árbol maduro puede producir desde unos pocos cientos a más de diez mil bellotas. No se sabe si la producción ocurre en ciclos como en los robles de las zonas templadas.

El patrón peculiar de distribución y abundancia de los encinos probablemente refleje sus relaciones con otros organismos. Las especies de *Quercus*, incluyendo *Q. oleoides*, son ectomicorrízicas, al contrario de la mayoría de los árboles tropicales, que son endomicorrízicas. De modo que el encino no puede formar micorrizas con hongos endogonáceos, como hace la mayoría de las especies con que se encuentra, sino que requiere de sus propias especies de hongos. Un microlepidóptero no identificado, depredador de las semillas, a menudo destruye grandes cantidades de bellotas. Este insecto oviposita en las figuras formadas, cuando la radícula rompe el extremo de la testa al germinar, y también se le ha encontrado dentro de las bellotas sin germinar. En el crecimiento inicial de la plántula a menudo se lleva a cabo una “carrera” entre el consumo del contenido de la semilla por la larva de esta especie y el traspaso de las reservas al tubérculo. Aparentemente, en las poblaciones costarricenses de encinos faltan tanto los depredadores curculiónidos que existen en los robles de Norteamérica como las orugas que forman telas que defoliar casi totalmente los árboles de *Quercus oleoides* en el Sur de México.

Muchos mamíferos consumen las bellotas, incluyendo ardillas, tepezcuíntles, venados, pecaríes, y hasta los monos cariblanos. Los monos bajan de los árboles, se llevan las bellotas en ambas manos y trepan de nuevo para comérselas, dejando generalmente caer una o dos. Los mamíferos probablemente son los depredadores exclusivos en la mayoría de los casos. En lugares tales como el Parque Nacional de Santa Rosa, en donde hay grandes poblaciones de mamíferos, los encinos aislados, en el bosque caducifolio, no producen suficientes bellotas para saciar a los depredadores, y los únicos hijos de estos árboles son aquellos que se encuentran a grandes distancias de los árboles progenitores y que de este modo se liberan de la depredación. Probablemente esto es poco común y estos árboles pueden ser considerados como efectivamente estériles. Los árboles en el bosque de encinos,

por otro lado son auxiliados para satisfacer las demandas de los depredadores por sus vecinos coespecíficos y, de este modo, algunas de semillas (quizás 2-10%) sobreviven para germinar debajo de sus doseles. En donde las poblaciones de mamíferos han sido reducidas (v.g., el área G de Comelco), la sobrevivencia de las bellotas hasta la germinación es mucho mayor—30-70% o más (Boucher 1982b).

La mayoría de los bosques de *Quercus oleoides* ya han sido convertidos en sabanas (OTS, 1968). Esto implica un conjunto nuevo de fuerzas selectivas sobre el encino, incluyendo el fuego, la competencia por gramíneas, insolación directa de las plántulas, pastoreo y depredación reducida por los mamíferos nativos. A juzgar por el número de plántulas encontradas en esta sabana, parece que el encino está manteniendo su dominación relativa con respecto a otras especies de árboles, aunque no se sabe si los árboles adultos se están reponiendo. Por encontrarse generalmente en suelos no aptos para cultivos, pero sí para pastos de potreros como *Hyparrhenia rufa*, la mayoría de las áreas, en que se encuentra *Quercus oleoides* en Costa Rica, se emplean en la actualidad para producir ganado de baja calidad para la exportación. Su próxima “hamburguesa de McDonald’s” puede muy bien provenir de una vaca criada en lo que fue una hectárea de bosque de *Quercus oleoides*.

Boucher, Douglas H. 1982a. The reproductive phenology of *Quercus oleoides* Cham. and Schlect, a Neotropical lowland oak. In preparation.

———. 1982b. Seed predation by mammals and forest dominance by *Quercus oleoides*, a tropical lowland oak. *Oecologia* 49:409-414.

Montoya Maquin, J. M. 1966. Notas fitogeográficas sobre el *Quercus oleoides* Cham. y Schlecht. *Turrialba* 16:57-66.

Muller, Cornelius H. 1961. The live oaks of the series Virentes. *Am. Midl. Nat.* 65:17-39.

Organization for Tropical Studies (OTS). 1968. Analysis of a *Quercus oleoides* stand. In *Tropical biology: An ecological approach*, section 2. July-August 1968 course book.

von Borries Guillen, Oscar H. 1967. Estudio de las características ecológicas de la asociación de encino (*Quercus oleoides* Schlecht y Cham.) en Guanacaste, Costa Rica. M.S. thesis, IICA, Turrialba.

Sapranthus palanga (Annonaceae) (Palanco, Guineo, Plátano, Turrú)

D. H. Janzen

Este árbol anonáceo pequeño a mediano (fig. 7.106a) está ampliamente diseminado en los bosques caducifolios de Guanacaste y persiste aún como árbol de cercas. El ámbito de *Sapranthus* es desde México hasta Panamá. Al igual que todas las demás plantas anonáceas de Guanacaste (*Annona reticulata*, *A. purpurea*, *A. holosericea*), *S. palanga* tiene frutos grandes con semillas grandes que sospecho fueron alguna vez dispersadas por



Fig. 7.106 *Sapranthus palanga*: a) Arbol adulto grande con grandes flores caulifloras sobre gran parte del tronco y racimo de frutos de tamaño máximo aún inmaduros cerca de la base (mayo de 1980). b) Flores caulíferas; las flores de color verde claro están madurando, y flor madura (extrema izquierda). Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

mamíferos del Pleistoceno (Janzen y Martin 1982). Es el único árbol en Guanacaste que tiene flores grandes caulifloras de color morado a negro (fig. 7.106b).

S. palanga comienza a florecer a principios de la estación seca (a final de diciembre), y un individuo puede tener flores hasta durante 5 meses. Son grandes (hasta 15 cm) y penden de un pedúnculo de 2 a 3 cm debajo de las ramas grandes y del tronco directamente. De color morado negro cuando maduran, (verde brillante cuando están inmaduras), estas flores tienen un olor fuerte a almizcle parecido al de un cadáver en descomposición). Se supone que son polinizadas por moscas o escarabajos (W. A. Haber com. pers.), aunque no se les conoce polinizadores. Las plantas comienzan a producir flores cuando apenas tienen 3 A 4 m de altura y 5-10 cm DAP, aunque en estas plantas, que son más comunes que los árboles grandes, nunca se les ha visto frutos.

Los árboles que producen frutos son de 15 a 35 cm DAP y hasta 20 m de alto. Generalmente se les encuentra en sitios de sucesión secundaria de 75 a 100 años de edad.

Las flores que producirán frutos son aquellas que están de 1 a 4 m del suelo sobre el tronco principal. Una flor, de uno a muchos carpelos, puede producir de cinco a quince frutos, cada uno del tamaño de un banano grueso y grande (un cilindro de 5 a 15 cm de largo). Pueden ser de color verde grisáceo y muy duros, maduran desde mediados de la estación seca (marzo) hasta mediados de la estación lluviosa (agosto-setiembre). Las semillas grandes aplastadas (2 X 1 X 0,5 cm), de 10 a 20 por fruto están en una matriz dulce y jugosa. En los bosques contemporáneos, los frutos eventualmente caen del árbol y se pudren, aunque algunos pueden ser consumidos por pecaríes y roedores (en este caso se desconoce el desenlace del fruto).

Las larvas de varias especies de Sphingidae, y por lo menos de dos mariposas, (*Eurytides*) se alimentan de las hojas grandes densamente tomentosas. Las hormigas cortadoras generalmente rechazan las hojas (G. Stevens y S. Hubbell, com. pers.) y también fueron rechazadas por una danta en cautiverio (Janzen 1982). Las flores son minadas por las larvas de una palomilla Pirálidae pequeña.

Janzen, D. H. 1982. Wild plant acceptability to a captive Costa Rican Baird's tapir. *Brenesia*, in press.

Janzen, D. H., and Martin, P. S. 1982. Neotropical anachronisms: The fruits the gomphotheres ate. *Science* 215:19-27.

***Sesbania emerus* (Leguminosae)
(Guanacastillo, Pata de Garza)**

D. H. Janzen

Guanacastillo es la hierba anual más alta (fig. 7.107) en el Guanacaste y quizá en toda Costa Rica. Su ámbito es desde México Oriental, esporádicamente a través de Centro América, y es muy abundante en las bajuras de Guanacaste. Las semillas diminutas (5 a 10 mg peso fresco seco) germinan con las primeras lluvias (finales de mayo). Densas alfombras de plántulas aparecen en donde no se había visto plantas adultas por lo menos en dos años. Posiblemente las semillas, que son muy duras, se quedan en la superficie del suelo en estado latente, ya que, por lo general, aparecen en donde se ha quemado el zacate en la estación seca anterior, probablemente escarificadas por el calor. También aparecen rodales densos, en las tierras que quedan al secarse un pantano grande; aparentemente la testa de las semillas queda escarificada al secarse después de estar en remojo durante varios años.

Las alfombras de plántulas aumentan de tamaño al mismo ritmo que lo hace el resto de las plantas herbáceas y los zacates, alcanzando una altura de 20-40 cm a mediados de junio. Al final de julio, se hacen evidentes las diferentes tasas de incrementos, llegando a tener algunos individuos hasta una altura de 1,5 m mientras que otros alcanzan únicamente 20 cm estos individuos cortos, o germinaron tarde o se encuentra en el centro inferior monoespecífico de un rodal de plántulas de *S. emerus*). Al llegar el mes de agosto las plantas "adolescentes" sobrepasan por mucho la restante vegetación herbácea y continúan creciendo hasta que alcanzan una altura de 3,5 a 6 m; comienzan a florecer a finales de octubre.

Al abrirse la flor, la planta madura puede producir hasta trescientas hojas unicompuetas de 15 a 25 cm de largo. Las hojas en el eje principal tienen cerca de sesenta folíolos opuestos, mientras que aquellas en las ramas laterales tienen cerca de la mitad. Los folíolos son óvalos alargados de 2 a 3 cm de largo por 1 cm de ancho. El tallo glabro es de 2 a 3 cm de diámetro y lleno de una fibra muy liviana (¿tejido parenquimatoso?). La proyección vertical de la corona cubre una área de 0,5 a 2 m dependiendo del hacinamiento de las plantas. Puede haber hasta diez plantas grandes en un metro cuadrado, aunque en la mayoría de los rodales lo usual es de dos a cinco por metro cuadrado. Un rodal produce sombra suficiente para que las demás plantas apenas puedan desarrollarse por debajo. Atravesar un rodal de *S. emerus* es como caminar por un bosque sombreado de cañas de bambú separadas de 50-100 cm una de otra. Generalmente un rodal de guanacastillo se encuentra en donde se ha quemado un jaragua,

tupido durante la estación seca anterior; en este caso los rizomas de jaragua que quedan a la sombra sobreviven, pero producen hojas muy raquíticas. Por fuera del rodal de *S. emerus* el jaragua tiene un crecimiento muy denso y alcanza una altura de 2 m si no se le pastorea.

Cada planta produce de veinte a cuarenta ramas horizontales cortas al estar listas para florecer. Se produce una pequeña inflorescencia en la axila de casi todas las hojas, y cada inflorescencia tiene de tres a ocho flores (generalmente de cuatro a cinco). La mayoría de las flores en una inflorescencia se abren simultáneamente. En las plantas sanas, es muy común que una o dos de las flores de cada inflorescencia produzcan un fruto normal. Puede haber hasta seiscientos frutos en una planta grande muy aislada de las demás plantas de guanacastillo; aquellas que se encuentran en los rodales densos tienen de treinta a trescientos frutos. Las primeras flores aparecen a mediados de octubre (Parque Nacional de Santa Rosa) y la floración esencialmente se termina al final de la segunda

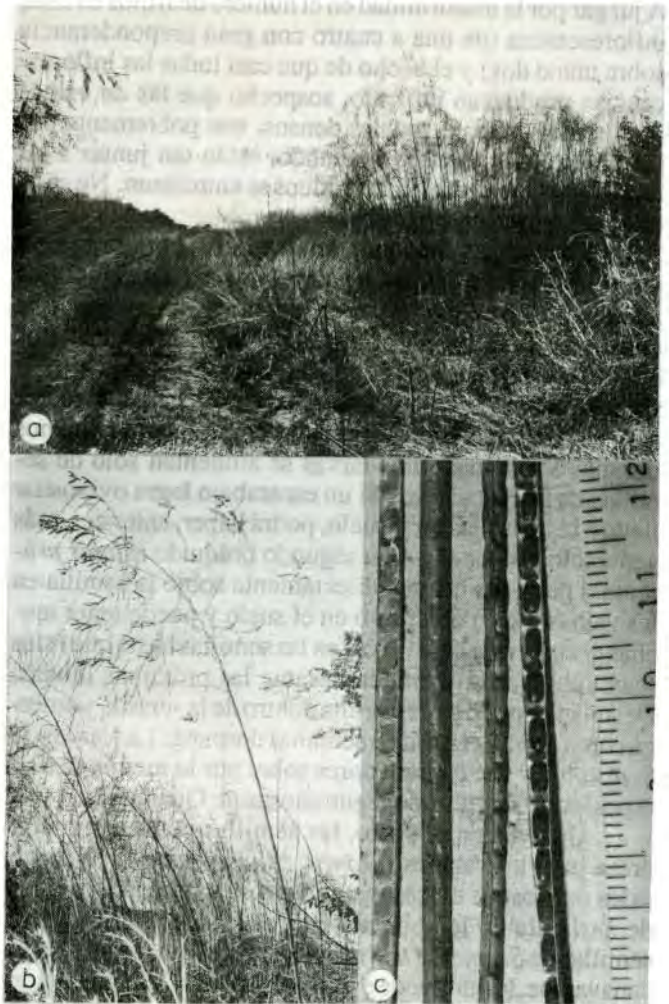


Fig. 7.107 *Sesbania emerus*: a) Vista de un rodal monoespecífico casi sin hojas y con frutos (a la derecha de un camino abandonado). b) Planta madura (3 m de alto) con cosecha grande. c) (Izquierda) corte longitudinal de frutos de tamaño máximo aunque inmaduros; (derecha) frutos maduros, uno abierto para mostrar las semillas. Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

semana de noviembre (aunque algunos individuos pueden florecer hasta el principio de diciembre). Hay grandes cantidades de frutos maduros al final de noviembre y virtualmente todos los frutos maduran a mediados de diciembre. Son de color pardo y se abren al secarse; la mayoría de las semillas caen al suelo a mediados de enero. Cada fruto tiene de treinta a cincuenta semillas lisas, cilíndricas, maculadas de color pardo-verdusco, flojamente en compartimentos individuales; un recuento de los compartimentos de una fruta abierta nos da el número exacto de las semillas producidas por cada fruto. Los frutos con pocas semillas no son muy numerosos, y sólo raramente son abortivos o existen claros en las hileras de semillas sanas.

Las flores son amarillas (el extremo del pétalo que cubre las partes sexuales es rojo) y finamente moteadas de pardo en el revés de los pétalos. Tres especies de abejas (*Xylocopa*) las visitan desde el amanecer hasta casi el ocaso. Aparentemente, las abejas colectan únicamente néctar, en general, visitan todas las flores de una a tres inflorescencias sobre una planta antes de trasladarse a otra. A juzgar por la uniformidad en el número de frutos en cada inflorescencia (de una a cuatro con gran preponderancia sobre una o dos) y el hecho de que casi todas las inflorescencias produzcan un fruto, sospecho que las de vainas productivas, aun en rodales densos, son pobremente polinizadas. Las plantas, a menudo, están tan juntas a las ramas que los diferentes individuos se entrelazan. No se ha comprobado su compatibilidad.

Conforme dehisan las vainas, un brúquido (*Acanthoscelides griseolus*) oviposita en los lóculos. Las larvas eclosionan y penetran en la semilla, completando su desarrollo después de que ésta ha caído al suelo. Los adultos emergen cerca de 3 semanas después de la oviposición; esta especie puede tener dos generaciones por año, ya que hay vainas aptas para recibirlos por lo menos durante 6 semanas. Las larvas se alimentan sólo de semillas de guanacastillo. Si un escarabajo logra ovipositar junto a las semillas en el suelo, podrá haber, entonces, más generaciones por año. Un segundo brúquido (*Stator pruininus*) pega sus huevos directamente sobre la semilla en las vainas recién abiertas o en el suelo y puede tener muchas generaciones sucesivas en las semillas hasta que éstas sean cubiertas o germinen durante las próximas lluvias. Del mismo modo se desarrolla dentro de la semilla y emerge como adulto cerca de 3 semanas después. Las larvas de *S. pruininus* son depredadores sobre por lo menos otras 6 especies de semillas de leguminosas de Guanacaste.

Una vez en el suelo, las semillas pueden ser fácil presa para los ratones (*Liomys salvini*) aunque éstos no salen del bosque en grandes números en busca de parches de *Sesbania* en los potreros abiertos. Sin embargo, las semillas de *S. emerus* son muy ricas en el raro aminoácido canavanine, lo que puede evitar o desalentar la depredación por roedores y palomos.

Si una planta de guanacastillo crece sin la competencia de la copa de otras plantas, la herbivoría leve sobre el extremo de los tallos, a menudo, produce una planta más arbustiva con más ramas y más frutos. El ganado, los

caballos y las larvas de palomillas, entre otras, pueden comer los extremos de los tallos y causar esta ramificación. La herbivoría sobre el follaje generalmente es leve. Sin embargo, la defoliación severa en parches puede ocurrir a finales del ciclo de crecimiento (Windsor 1978).

El hábitat natural de guanacastillo parecen ser las orillas de los pantanos grandes tales como aquel del Refugio de Vida Silvestre de Palo Verde. Generalmente, hay rodales casi monoespecíficos de varias hectáreas en extinción que aparecen sobre el suelo limpio o casi limpio que queda al secarse el pantano durante la estación seca, con una repoblación menos extensiva durante la estación lluviosa siguiente. La planta aparentemente se extiende desde este hábitat hacia los potreros en toda la provincia de Guanacaste y al norte de Puntarenas, y los suelos hayan sido pantanosos, donde los pastos a menudo son víctimas de los incendios, pero que no se quemar anualmente, y donde la vegetación no es muy densa.

El sistema radical de guanacastillo es poco profundo, al penetrar estas raicillas están los nódulos; es apariencias estos nódulos están sanos y son de color herrumbre.

Windsor, D. M. 1978. The feeding activities of tropical insect herbivores on some deciduous forest legumes. In *The ecology of arboreal folivores*, ed. G. G. Montgomery, pp. 101-13. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

Sickingia maxonii (*Rubiaceae*) (Guaytil Colorado)

D. H. Janzen

Este árbol rubiáceo común extiende su copa de hojas grandes justamente por debajo del dosel en los bosques perennifolios de los bajuras del Atlántico de Costa Rica. Y es especialmente fácil encontrarlo en las vecindades de Puerto Viejo de Sarapiquí y en la Finca La Selva. La copa de *S. maxonii* está a menudo interdigitada entre las porciones inferiores de dos copas superiores aloespecíficas y por lo tanto está en sombra moderada. La planta es más abundante a lo largo de quebradas pequeñas en los bosques, y sospecho que es aquí en donde tiene el árbol su mejor oportunidad de encontrar un claro pequeño en el dosel.

Las flores simples amarillas se producen continuamente durante 1-2 meses, de julio a setiembre. Normalmente las únicas ramas que producen flores son aquellas que se encuentran a pleno sol por lo menos durante parte del día, por un rayo de luz desde arriba. El resultado es que la mayoría de las ramas de la copa nunca producen flores ni frutos. Las flores son visitadas por abejas grandes de largas lenguas (por lo menos Euglossini). Es normal la producción de hasta diez frutos (fig. 7.108a) por cada rama que florece. Casi alcanzan su tamaño máximo (5-7 cm de diámetro) en un mes y permanecen como esferas duras de color verde grisáceo durante 8 meses o más. Al madurar la

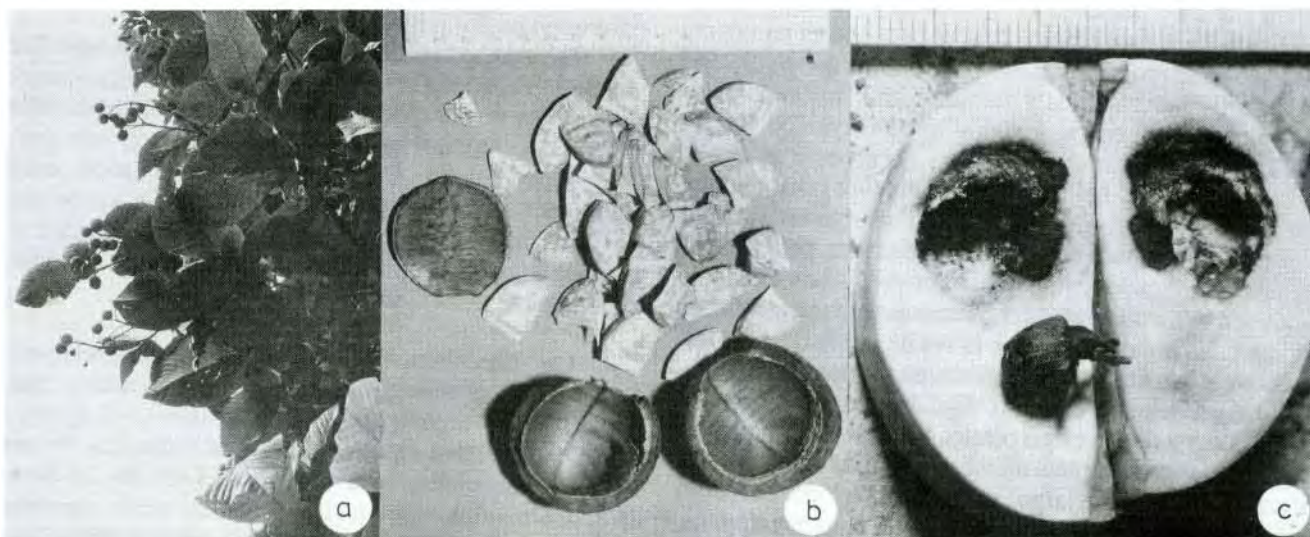


Fig. 7.108 *Sicklingia maxonii*: a) Corona de árbol muy insulado con frutos. b) Fruto maduro abierto; (derecho) paredes secas de la testa; (izquierda arriba) tabique central; (centro) semillas y pulpa seca. c) Fruto maduro abierto que muestra un gorgojo minador y su cavidad en las semillas. Puerto Viejo, Distrito de Sarapiquí, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

pared del fruto se arruga y se torna de color pardo y con el tiempo se pudren en el árbol (este proceso se acelera al secarse y mojarse, por causa de las lluvias y del sol, o también el fruto cae intacto aunque maduro; si el fruto se abre en el árbol, las semillas pesadas (fig. 7.108b), cada una con una ala vestigial (o parcialmente evolucionada), gira hacia el suelo; la mayoría de los frutos contienen de veinte a treinta y cinco semillas ($x = 27,08$, d.e. = 7,64, $N = 103$) (Janzen 1977). Los roedores terrestres del bosque pluvial consumen ávidamente las semillas (T. Fleming, com. pers.) aunque éstas fueron rechazadas en forma enfática por *Liomys salvini* en el Parque Nacional Santa Rosa (Janzen, datos sin publicar).

Si se tala el bosque junto a un árbol adulto de *S. maxonii*, éste pronto produce una flor enorme del lado que está expuesto directamente hacia el sol. Un árbol cerca de Puerto Viejo produjo 1625. Esto sugiere que el árbol está programado para responder rama por rama a la luz solar que normalmente aparece sólo en parches discretos en la copa, así que se le podría clasificar en la forma más correcta, como tolerante a las sombras que como amante a ellas.

Cuando los frutos alcanzan su máximo desarrollo pero aún están inmaduros, aparece un gorgojo pardo grueso de 1 cm de largo (Curculionidae: *Rosella sicklingiae*) que se alimenta de la testa y de la pulpa. Su proboscis mandibulada no alcanza llegar hasta las semillas y entonces *R. sicklingiae* pone de uno a varios huevos en el fruto, en uno de sus orificios de alimentación. La larva o larvas minan a través del fruto, y consumen el contenido de las semillas que encuentran a su paso (fig. 7.108c). Los frutos y las semillas, que son cortados por las larvas, y por lo tanto expuestos al aire, se tornan de marfil cremoso a rosado vivo, siendo este último color el que le da el nombre al árbol.

Los frutos que contienen de una a tres larvas, normalmente pierden de 25-90% de sus semillas. Las larvas

pupan en el fruto y emergen pocas semanas después como adultos a través de un hueco que cortan en la cáscara. Ya en esta etapa, el fruto está demasiado viejo para contraatacar, aunque aparentemente el gorgojo puede atacar otros frutos más jóvenes en el mismo árbol. *R. sicklingiae* es probable que pase su tiempo entre cosechas de *S. maxonii* deambulando alrededor del hábitat (y quizás alimentándose del follaje más joven del árbol). Este gorgojo se encuentra en cerca del 95% de los frutos en árboles del bosque intacto y mata cerca del 30% de sus semillas. Sin embargo, el porcentaje de frutos atacados fue de 16,6 a 66,6 de las cosechas grandes de los cuatro árboles expuestos al sol, en los claros del bosque cerca de Puerto Viejo (Janzen 1977).

No tengo conocimiento sobre la depredación en frutos inmaduros de *S. maxonii*, aunque aparentemente estos frutos son los que una lora podría muy bien despedazar. La testa es particularmente rica en el compuesto rojo que se mencionó anteriormente, y este compuesto químico puede desanimar a los depredadores vertebrados de las semillas antes de la dispersión.

Janzen, D. H. 1977. Natural history of seed predation by *Rosella sicklingiae* Whitehead (Curculionidae) on *Sicklingia maxonii* (Rubiaceae) in Costa Rican rainforest. *Coleopt. Bull.* 31:19-23.

***Solanum ochraceo-ferrugineum* (Solanaceae)** **(Berenjena de Pasto, Berenjena de Monte)**

W.A. Haber

Solanum ochraceo-ferrugineum (Dun.) Fern. se encuentra desde el sur de México, a lo largo de Centro América y luego hasta el norte de Sur América (D'Arcy

1973; Gentry y Standley 1974; Standley y Morton 1938). En Costa Rica, este arbusto o árbol pequeño es uno de los ejemplos más prominentes del género *Solanum* (fig. 7.109) en las orillas de caminos y de sucesión secundaria, desde las bajuras hasta cerca de 1.400 m de elevación (Haber 1978; Standley y Morton 1938). La especie se puede reconocer por sus hojas ovales, levemente emarginadas, por sus tallos y hojas de pocas espinas recurvadas y por sus hojas y ramitas densamente cubiertas por pelos estili-formes (a menudo pardo amarillentos). Las flores se producen sobre inflorescencias laterales que salen entre los nudos de las hojas. Una a dos flores de una inflorescencia se abren al mismo tiempo y maduran primero en la base, progresando hacia el extremo. El diámetro de las flores es de 2-3,5 cm y tienen cinco pétalos blancos, fusionados en su centro por una lengüeta membranosa. Las cinco anteras amarillas (5-7 mm de largo) se apiñan alrededor del estilo excepto en el centro de la flor. Los frutos son subsféricos, glabros, de 1-2 cm de diámetro, verdes cuando inmaduros y amarillos cuando maduros (D'Arcy 1973; Gentry y Standley 1974).

S. ochraceo-ferrugineum generalmente crece en potreros, en las orillas de caminos, y en claros. Sin embargo, el hábitat natural de esta especie incluye los claros del bosque causados por la caída de árboles, los aludes, y especialmente las orillas lavadas de los ríos, colonizadas por vegetación de sucesión (Haber 1978). Es

intolerante a la sombra total pero puede vivir y reproducirse en suelos pobres.

Durante todo el año se encuentran individuos en flor, aún en la Provincia de Guanacaste, en donde la estación seca es muy severa (poca o nada de lluvia desde diciembre hasta abril). Muchos individuos no florecen durante uno o dos meses en el año, generalmente cuando están madurando grandes cantidades de frutos. En suelos bien drenados, lejos de los ríos, en Guanacaste algunos individuos de *S. ochraceo-ferrugineum* permanecen sin hojas durante parte de la estación seca.

Las flores son polinizadas por abejas *Melipona* (Meliponini) de tamaño medio a grandes *Centris* y otros antofóridos, *Ptiloglossa* (Colletidae), *Euglossa* (Euglossini) y otras especies grandes de Halictidae (Janzen 1971). Como sucede en la mayoría de *Solanum*, las flores de *S. ochraceo-ferrugineum* no producen néctar, de modo que atraen solo abejas femeninas que recogen polen. Las anteras se dehisan desde poros pequeños terminales y así el polen que se encuentra muy adentro en la antera permanece protegido de los visitantes casuales. Las abejas se adhieren a la flor y remueven el polen haciendo vibrar las anteras (con sus músculos torácicos). El zumbido hace que el polen emerja por los poros de las anteras, en donde lo atrapan los pelos del cuerpo de la abeja. La abeja entonces peina el polen de su cuerpo y lo empaca en las corbículas en sus patas posteriores. La adaptación de "buzz flower"

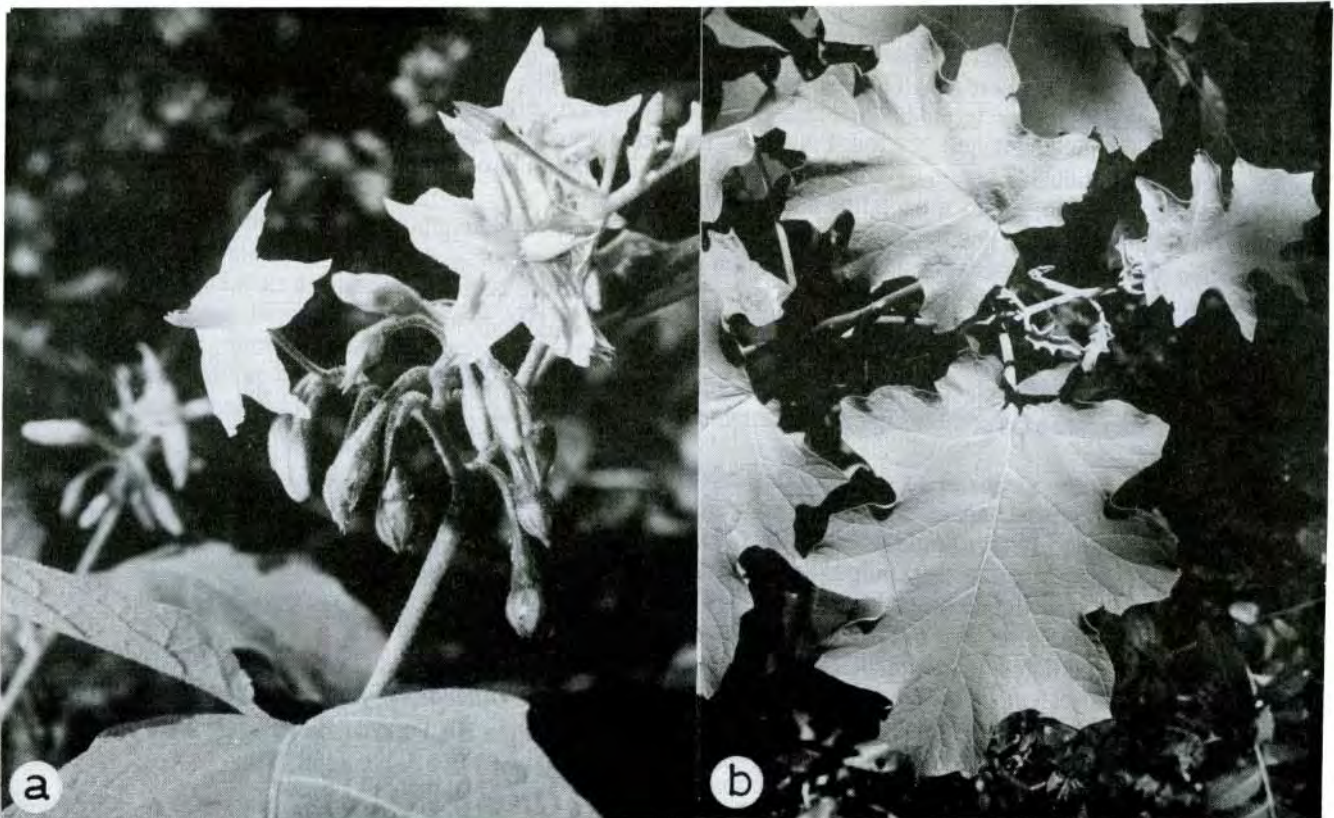


Fig. 7.109 *Solanum* sp.: a) Inflorescencia (pétalos blancos, anteras amarillas). b) Follaje. Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

también se presenta entre las especies de *Melastomataceae* y *Cassia* (*Caesalpinaceae*).

La mayoría de las flores, en una planta individual, son hermafroditas, con partes estaminales y pistiladas funcionales. Una pequeña proporción de flores de *S. ochraceo-ferrugineum*, sin embargo, es funcionalmente estaminada (masculina). Estas flores se reconocen por tener un estilo reducido (escondido entre las anteras) y por una pequeña reducción del ovario y de los óvulos. La combinación de flores hermafroditas y estaminadas en una planta, llamada andromonoecia (Proctor y Yeo 1972), ocurre en varias otras especies de *Solanum* en Costa Rica.

Cada flor de *S. ochraceo-ferrugineum* está activa únicamente durante un día. Las flores se abren cerca de las 0500 horas y se cierran un poco después de la puesta del sol. La floración continúa durante muchos meses en un solo individuo, y cada planta produce flores frescas todos los días. Este patrón de floración está de acuerdo con la estrategia de "trap-lining" (Janzen 1971). Probablemente, las abejas pueden aumentar su eficiencia en la recolección del polen si aprenden la localización de las plantas individuales y vuelven a ellas día tras día, como fuente segura de polen.

Los frutos maduran lentamente durante varios meses, de modo que en una planta hay frutos en todos los estados de desarrollo simultáneamente. Los frutos amarillos maduros quizá están adaptados para la dispersión por aves, aunque generalmente son consumidos por murciélagos (Haber 1975). La mayoría de los frutos en proceso de maduración son consumidos (posiblemente por murciélagos) antes de alcanzar su plena madurez. Las semillas, redondas y aplanadas (diámetro 2,5 mm) son muy parecidas a aquellas del tomate (*Lycopersicon esculentum*) y hay de cincuenta a cuatrocientos por fruto.

Los herbívoros que se alimentan de *S. ochraceo-ferrugineum* incluyen las larvas de varias palomillas y mariposas (especialmente *Sphingidae*, *Geometridae*, *Ithomiinae*), los insectos del follaje de muchas especies (*Chrysomelidae*), y gorgojos (*Curculionidae*). Los mamíferos (incluyendo el ganado) rara vez comen las hojas, ya que contienen alcaloides tóxicos amargos (Haber 1978). Como consecuencia, estas plantas se convierten en plagas en los potreros. Los insectos que se alimentan de esta especie tienden a especializarse en varias especies de *Solanum*, y muchos de ellos, (v.g., *Ithomiinae*, *Chrisomelidae*, *Hemiptera*) son miembros del complejo de mimetismo Mulleriano poco palatales (Haber 1978). Las flores y frutos son atacados por las larvas de gorgojos diminutos y de colepidópteros. A menudo, se concentran agregaciones coetáneas de ninfas de hemípteros en los frutos inmaduros para chupar su jugo. Estos insectos generalmente son de colores llamativos: rojo, anaranjado y negro que sirven para advertir que pueden lanzar sustancias químicas tóxicas si se les molesta.

S. ochraceo-ferrugineum se extiende desde las bajuras de las cuencas, tanto del Atlántico como del Pacífico hasta cerca de 1.400 m de elevación. De 1.400 hasta cerca de 1.800 m *S. hispidum* reemplaza a esta especie. Las plantas jóvenes de ambas especies son fácilmente confun-

didadas, aunque *S. hispidum* se diferencia por sus hojas muy grandes y fuertemente emarginadas y por sus abundantes y gruesas espinas en los tallos y en las hojas. En la bajura de Guanacaste, *S. hispidum* Vahl es similar en apariencia a *S. ochraceo-ferrugineum*, pero se le puede diferenciar por su forma de crecimiento, que es más herbácea, por sus espinas rectas y densas y por sus frutos rojos. Puede ser difícil diferenciar a *S. torvum*, común en las bajuras del Atlántico, de *S. ochraceo-ferrugineum* excepto por la presencia de pelos glandulares en los pedicelos y cálices de las flores de la primera especie (D'Arcy 1973). Las dos especies pueden ocasionalmente hibridizarse, entre sí, y con *S. hispidum* (D'Arcy 1973).

D'Arcy, W. G. 1973. Flora of Panama. Solanaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 60:573-780.

Gentry, J. L., Jr., and Standley, P. C. 1974. Flora of Guatemala. Solanaceae. *Fieldiana: Bot.* 24 (part 10, nos. 1-2): 1-151.

Haber, W. A. 1978. Evolutionary ecology of tropical mimetic butterflies (Lepidoptera: Ithomiinae). Ph.D. diss., University of Minnesota.

Heithaus, E. R.; Fleming, T. H.; and Opler, P. A. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841-54.

Janzen, D. H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171:203-5.

Proctor, M., and Yeo, P. 1972. *The pollination of flowers*. New York: Taplinger.

Standley, P. C., and Morton, C. V. 1938. Solanaceae. In *Flora of Costa Rica*, ed. P. C. Standley, pp. 1035-99. *Fieldiana, Bot.* 18:1-1616.

Solanum siparunoides (Tomatillo Araño, Spider Wild Tomato)

W. A. Haber

Las 120 especies, aproximadamente, de la familia *Solanaceae*, nativas de Costa Rica, forman un componente prominente de casi todas las comunidades de plantas. El género *Solanum* incluye cerca de 65 especies costarricenses de hierbas, bejuco, arbustos y árboles. *Solanum siparunoides* Ewan es una de las especies más conspicuas de bejuco en todas las zonas de vida de bosques, muy húmedos y pluviales de Costa Rica, desde las tierras bajas hasta cerca de 1.700 m (Haber 1978; Standley y Morton 1938). Esta especie ocupa naturalmente los claros y las orillas de los bosques, ascendiendo hasta el subdosel y el dosel como una trepadora. También se le encuentra como una hierba en los potreros y a orillas de los caminos, en donde toma la forma de un arbusto extenso. Los tallos, los pecíolos y las hojas están cubiertas de espinas fuertes, afiladas, y recurvadas que ayudan a la planta a trepar y que posiblemente sirven de defensa contra los mamíferos herbívoros. Se les reconoce fácilmente como la planta que se nos pega a la ropa y a la piel cuando caminamos a través

se nos pega a la ropa y a la piel cuando caminamos a través de la vegetación de segundo crecimiento en La Selva y en Monteverde.

Además, las hojas y los tallos están densamente cubiertos por pelos grandes esteliformes de hasta 4 mm de largo. Las hojas generalmente se encuentran en pares en los nudos, siendo obvio que una es más grande que la otra, de 10 a 20 cm, simples, alternas, con unos pocos puntos marginales. Las flores se producen en racimos laterales que salen entre los nudos de las hojas; son grandes para el género, de 1,5 a 3 cm de largo, de color blanco lavanda, los cinco pétalos libres están cubiertos de pelos esteliformes morados en la superficie exterior. Los frutos son esféricos, rojo anaranjados cuando maduros, de sabor amargo, y de 1,5 a 2,5 cm de diámetro.

El ámbito de *S. siparunoides* es desde el sur de América Central hasta el norte de América del Sur (D'Arcy 1973). En Costa Rica es abundante en el bosque muy húmedo de bajura (Estación de campo de La Selva) y en las zonas de vegetación intermedias hasta cerca de 1.700 a 1.800 m (Monteverde) así como en los bosques menos estacionales de la vertiente del Pacífico —por ejemplo, la estación de campo de San Vito (Haber 1978; Standley y Morton 1938).

Esta especie se especializa en colonizar los claros del bosque, y las plántulas son comunes en los claros recientes en el bosque maduro intacto (La Selva, Monteverde). Como planta de sucesión, *S. siparunoides* cubre los árboles caídos y trepa sobre ellos, eventualmente llega hasta el dosel conforme se cierran los claros. Los claros de mayor edad con frecuencia contienen individuos pequeños a medianos que comienzan a reproducirse mientras ascienden a los árboles de sucesión de rápido crecimiento. Los individuos grandes, aunque escasos dentro del bosque maduro, ocasionalmente ocurren como lianas que alcanzan el dosel y cuyos diámetros son hasta de 4 cm. Los individuos reproductivos se encuentran más comúnmente en claros, floreciendo cuando aún tienen 2-3 m de largo.

Las flores son típicas "buzz flowers" de *Solanum* (Buchmann, Jones, y Colin 1977). Unas pocas flores se abren cada día durante varios meses en una sola planta, de acuerdo con la estrategia de "traplining" (Janzen 1971). Los polinizadores principalmente son abejas grandes (*Anthophoridae*, *Euglossini*, y en elevaciones medias, *Bombus*). Las flores no producen néctar ni olor, siendo el polen la única recompensa, de modo que sólo las abejas femeninas visitan las flores. Las anteras se dehisan desde poros terminales diminutos. Esta adaptación requiere que la abeja haga vibrar las anteras con sus músculos torácicos mientras se adhiere a la flor. La vibración hace que el polen fluya a través de las aberturas minúsculas y cubra el cuerpo peludo de la abeja. Las flores comienzan a abrirse temprano en la mañana y continúan abriéndose durante todo el día. Cada flor es activa durante dos días. Los frutos son bayas de color rojo anaranjado vivo con numerosas semillas amarillas aplastadas (de cincuenta hasta doscientas por fruto). La viabilidad del fruto es alta, de modo que los pedúnculos generalmente contienen grupos bien apiñados de frutos en desarrollo. Los frutos son dispersados por aves

grandes tales como tucanes, no son muy jugosos (comparados, por ejemplo, con las naranjillas, *Solanum quitoense*; y ya que los frutos maduros pueden permanecer en la planta durante varias semanas hasta que se les consuma. Se arrugan gradualmente y se tornan de color pardo. Los residentes locales dicen que los frutos son venenosos.

A pesar del despliegue formidable de espinas y de pelos esteliformes, *S. siparunoides* es el hospedero de las larvas de varios insectos, incluyendo mariposas itóminas, las de las palomillas geométricas y otras y los abejones crisomélicos (Haber 1978). Por lo menos seis especies de mariposas itóminas la usan como planta hospedera específica en Costa Rica (Haber 1978). Las larvas consumen los pelos esteliformes junto con el tejido de la hoja. Como grupo, los miembros del género *Solanum* producen una gama de alcaloides activos que actúan como defensa contra los herbívoros (Haber 1978; Schreiber 1968; Habermehl 1973). Sin embargo, los herbívoros especializados, tales como Ithomiinae toleran niveles altos de estos alcaloides y los pueden almacenar a modo de defensa contra los depredadores de las mariposas adultas (Haber 1978; Brower y Brower 1964). Muchas de las especies de insectos que se alimentan de *S. siparunoides* tienen colores que son una advertencia para los pájaros, sirviendo como modelos en los complejos tropicales comunes de mimetismo (Haber 1978). Los herbívoros más generalizados tales como las vacas y las dantas, rehúsan comer las hojas de la mayoría de las especies de *Solanum* (W. Haber y D. Janzen com. pers.).

Las dos especies de lianas del género *Solanum* pueden confundirse con *S. siparunoides* en Costa Rica, armadas con espinas recurvadas. *Solanum lancaefolium* Jacq. es muy similar en apariencia general a *S. siparunoides* pero normalmente es menos pubescente, sus hojas son de menor tamaño, las flores son más pequeñas y de color blanco puro y los frutos son menores que aquellos de *S. siparunoides*. Las dos especies, sin embargo, son altamente simpátricas. *Solanum wendlandii* Hook. f. es un bejuco glabro, de tallos suaves y de hojas hondamente emarginadas que parecen compuestas, existiendo algunas hojas simples en la misma planta, y de flores azules grandes con pétalos fusionados (3-5 cm de diámetro). Esta especie dioecia se conoce como nativa únicamente de las vertientes del Volcán Irazú, pero debido a sus flores vistosas (cada una dura 5-6 días) se le ha dispersado ampliamente como planta ornamental y en la actualidad es pantrópica (D'Arcy 1973; Gentry y Standley 1974; Standley y Morton 1938).

- Brower, L. P., and Brower, J. V. Z. 1964. Birds, butterflies, and plant poisons: A study in ecological chemistry. *Zoologica* 49:137-59.
- Buchmann, S. L.; Jones, C. E.; and Colin, L. J. 1977. Vibratile pollination of *Solanum douglasii* and *S. xanti* (Solanaceae) in southern California. *Wasmann J. Biol.* 35:1-25.
- D'Arcy, W. G. 1973. Flora of Panama. Solanaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 60:573-780.

- Gentry, J. L., Jr., and Standley, P. C. 1974. In Flora of Guatemala. Solanaceae. *Fieldiana: Bot.* 24 (part 10, nos. 1-2):1-151.
- Haber, W. A. 1978. Evolutionary ecology of tropical mimetic butterflies (Lepidoptera: Ithomiinae). Ph.D. diss., University of Minnesota.
- Habermehl, G. G. 1973. Steroid alkaloids. In *Organic chemistry*, ser. 1, vol. 9. *Alkaloids*, ed. K. F. Wiesner, pp. 235-72. Baltimore: University Park Press.
- Janzen, D. H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171:203-5.
- Schreiber, K. 1968. Steroid alkaloids: The *Solanum* group. In *The alkaloids*, ed. R. H. F. Manske, pp. 1-192. New York: Academic Press.
- Standley, P. C., and Morton, C. V. 1938. Solanaceae. In Flora of Costa Rica, ed. P. C. Standley, pp. 1035-99. *Fieldiana, Bot.* 18:1-1616.

***Stemmadenia donnell-smithii* (Apocynaceae)
(Huevos de Caballo, Cojones de Chancho)**

M. S. Foster y R. W. McDiarmid

Este árbol, de la familia Apocynaceae de amplia distribución, crece en elevaciones bajas desde el sur y el este de México hasta Panamá. Junto con *S. obovata* se le encuentra comúnmente en el lado del Pacífico de Costa Rica, en una amplia gama de hábitats, incluyendo los bosques ribeños semiperennifolios, los bosques abiertos y de segundo crecimiento, así como en sus márgenes y en potreros. En el bosque seco de Guanacaste *S. donnell-smithii* (Rose) Woodson está limitado a las bajuras ribeñas mientras que *S. obovata* está más ampliamente distribuido en los bosques caducifolios. Los frutos de *Stemmadenia obovata* son más pequeños y las flores y hojas más grandes que en *S. donnell-smithii*, pero en otros aspectos son muy similares. Los árboles de *S. donnell-smithii* son componentes del estrato medio, alcanzando alturas de cerca de 20 m, aunque el tamaño y forma de crecimiento varían con el hábitat. Los árboles con diámetros (DAP) equivalentes, a aquéllos en hábitats abiertos (bosquetes de segundo crecimiento, potreros, orillas, etc.) tienden a ser más cortos y de copas más anchas que aquéllos de áreas boscosas. Las hojas son lanceoladas y opuestas; las inflorescencias son terminales, compuestas de 1-5 flores amarillas de corolas tubulares, de 3-4 cm y por lo general, producen un par de frutos ovoides (fig. 7.110). Todas las partes de la planta dañada producen grandes cantidades de un látex blanco pegajoso.

La fenología de floración varía considerablemente, tanto dentro como entre los diferentes sitios. En Palmar Norte, en el sur de Costa Rica, los árboles florecen en marzo y abril, al final de la estación seca y en el inicio de la estación lluviosa (Allen 1956). Por otro lado, en la provincia de Guanacaste al noroeste de Costa Rica se han observado floraciones en marzo y abril en la estación seca y en junio, julio y agosto en la estación lluviosa. Probablemente hay floraciones en casi cualquier tiempo del año (McDiarmid, Ricklefs y Foster 1977). El fruto requiere

varios meses para alcanzar su pleno desarrollo. En Palmar Norte el período pico de fruto maduros es en agosto-setiembre. En Guanacaste se ha observado frutos maduros desde marzo hasta setiembre, aunque el pico de producción es a finales de la estación seca.

Los frutos son grandes (7-10 cm de largo x 5a8 cm de diámetro con un peso húmedo de 52a215 g; x = 143 g, N = 20), redondeados y cubiertos de una testa leñosa verdosa (McDiarmid, Ricklefs y Foster 1977) (fig. 7.110a), siendo ésta la parte de mayor peso húmedo de la fruta (77-88%). El grueso de la testa, junto con su extrusión del látex al estropearse, probablemente sirve para evitar daños a las semillas inmaduras por insectos y puede desanimar algunos depredadores vertebrados. Se sabe que las loras y los monos cara blanca, *Cebus capucinus*, consumen los frutos. Cuando los frutos están maduros, se abren a lo largo del margen distal para revelar una masa fuertemente apiñada de arilos carnosos, de color rojo anaranjado vivo, cada uno de ellos envuelve casi por completo unas semillas pardo-oscuros (fig. 7.110b). El arilo es fibroso, muy aceitoso y altamente nutritivo (composición nutritiva media/por gramo de tejido seco igual 7,9% de cenizas, 63,9% lípidos, 10,95% proteínas, 8,5% hidratos de carburo TCA-solubles, 8,3% hidratos de carburo estructurales). En una base de calorías/g de cenizas libres, la mayor cantidad de energía entra en el arilo para la dispersión, seguido por la semilla para la germinación, y luego a la testa para su protección. Sin embargo, en cuanto al total de expendio de energía, la planta canaliza la mayor parte de las calorías para la protección (testa), seguido por la germinación (semilla) y luego para la dispersión (arilo). El porcentaje del componente nutritivo y calórico de las testas y semillas es relativamente uniforme, mientras que el de los lípidos, proteínas y contenido calórico del arilo varía entre un fruto y otro, según el hábitat y los años. Esta variación puede ser importante ya que permite que la planta mantenga su protección y la calidad de las semillas mientras aumenta la producción de semillas bajo varias condiciones ambientales (McDiarmid, Ricklefs, y Foster 1977).

El tamaño de la cosecha varía según las diferencias climáticas y también entre los diferentes hábitats, aumentando el número de frutas por árbol desde el bosque al potrero. El tamaño medio de la cosecha también se correlaciona directamente con el DAP. El promedio de frutos que se abren en cada árbol por día va desde 0-10,3, aumentando las tasas absolutas y relativas de apertura según el incremento en el tamaño de la cosecha y desde el bosque, a la orilla del bosque, al potrero. Así, en un árbol grande con una cosecha de buen tamaño, los frutos recién abiertos estarán disponibles durante la mayoría de la estación de fructificación de la especie.

Aunque la rajadura que se forma cuando el fruto se dehisa puede alcanzar 10 cm de ancho, las semillas y los arilos casi siempre se remueven completamente cuando esta rajadura mide únicamente 1 a 2 cm. De modo que su uso está limitado a aquellas especies de aves con picos relativamente largos y angostos (v.g., algunos mosqueros y momotos) y a aquéllos cuyas cabezas son lo suficientemente pequeñas para que puedan introducirlas por lo

menos en parte del fruto (v.g., "honey-creepers, manakins). Se restringe o se limita aún más la alimentación a aquellas aves lo suficientemente grandes para "posarse" sobre el fruto (v.g., carpinteros) y aquellas aves que se alimentan al vuelo (v.g., algunos mosqueros, "manakins). En Guanacaste, se registraron veintidós especies de aves alimentándose de estos frutos.

Las aves son los principales agentes de dispersión de las semillas de *S. donnell-smithii*. (No hay dispersión, o muy poca de semillas de los frutos que se encuentran en el suelo. Las hormigas pueden cosechar el arilo, aunque generalmente quedan las semillas. En la época seca, el arilo que no se consume se encoge y se seca rápidamente mientras que en la estación lluviosa la pulpa se pudre y luego es habitada por larvas y moscas). También parece que las aves aligeran la germinación de las semillas al remover el arilo, y escarificando la testa (McDiarmid, Ricklefs, y Foster 1977). Como recompensa, el arilo del fruto provee a las aves más o menos de 16-25% de su energía diaria así como gran parte de sus requerimientos de nitrógeno.

El pico de maduración del fruto cae a final de la estación seca. Por lo tanto, el fruto es más abundante para los pájaros, especialmente los insectívoros facultativos, que consumen el fruto, cuando hay un período de escasez de insectos. Esto, junto a su ocupación en los hábitats marginales, sus características morfológicas y su relativamente alta calidad nutritiva aumenta la idea de que *Stemmadenia* ha evolucionado para captar el mayor número de frugívoros oportunistas para la dispersión de sus semillas. El uso oportunístico por estos frugívoros facultativos es una preadaptación para que el árbol crezca en hábitats de segundo crecimiento en donde los pájaros insectívoros son comunes; y también confirma el éxito de esta especie en hábitats alterados en la actualidad.

Una comparación en la fenología de floración y fructificación y de los sistemas de dispersión de las dos especies de *Stemmadenia* sería de mucho interés y podría proporcionar una solución a la dinámica de población de una planta y sus sistemas de polinización y de dispersión que contrastarían entre los bosques caducifolios y ribeños de Guanacaste.

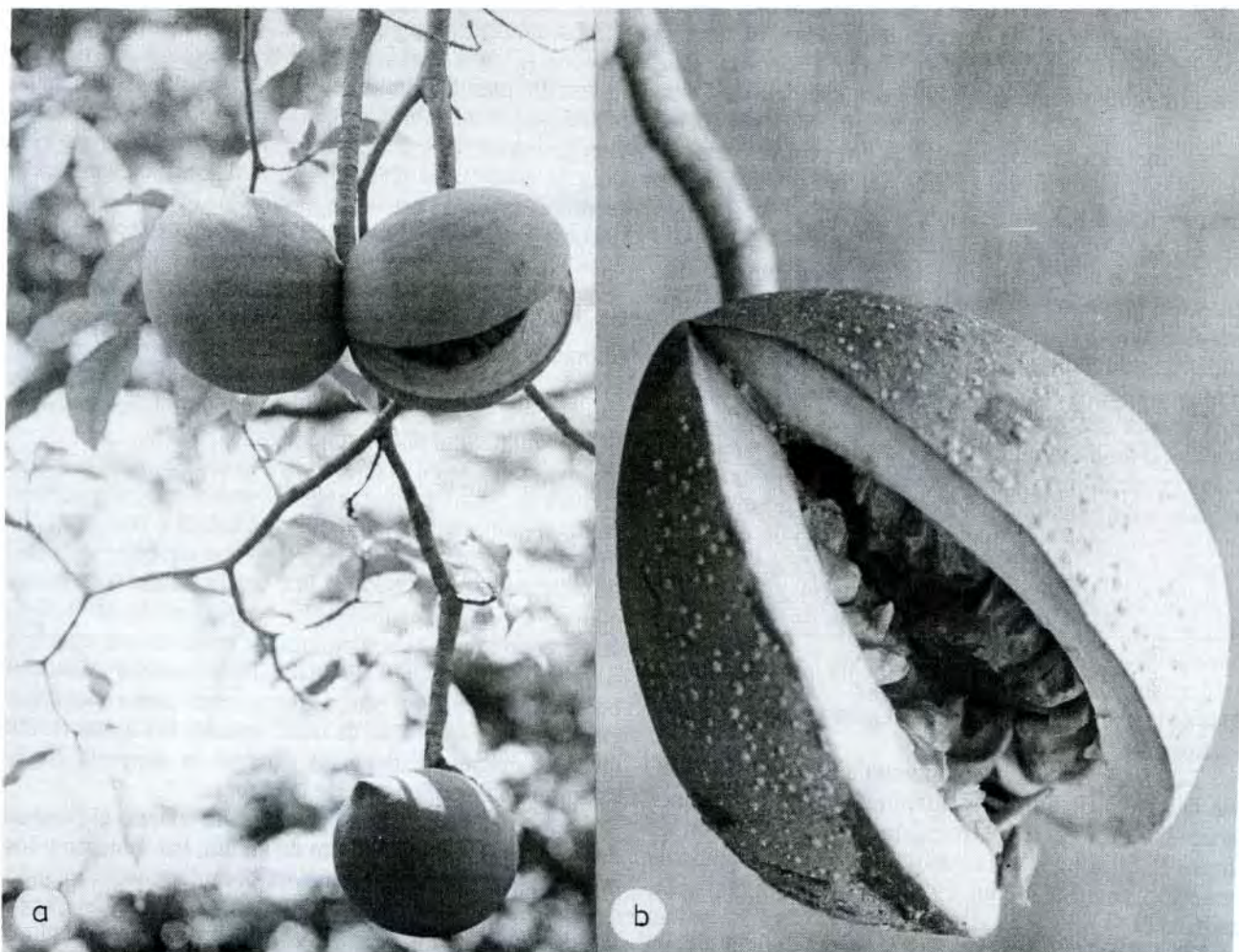


Fig. 7.110 *Stemmadenia donnell-smithii*: a) Frutos maduros y casi maduros; nótese que las hojas son de casi la misma longitud de los frutos (el caso contrario es *S. obovata*, muy similar cuyas hojas son más grandes que los frutos). b) Fruto abierto naturalmente mostrando las semillas ariladas. Finca Taboga, cerca de Cañas, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos M. S. Foster y R. W. McDiarmid).

- Allen, P. H. 1956. *The rain forests of Golfo Dulce*. Gainesville: University of Florida Press.
- McDiarmid, R. W.; Ricklefs, R. E.; and Foster, M. S. 1977. Dispersal of *Stemmadenia donnell-smithii* (Apoynaceae) by birds. *Biotropica* 9:9–25.

***Swallenochloa subtessellata* (Graminae)**
(Chusquea, Batamba, Matamba)
 D. H. Janzen

Este bambú en miniatura, junto a *Chusquea tonduzii*, es un componente conspicuo de la vegetación alterada a lo largo de la Carretera Interamericana en las tierras altas desde Cartago, por sobre el Cerro de la Muerte hasta San Isidro de el General, Costa Rica.

La planta de *Swallenochloa subtessellata* se presenta como una macolla (fig. 7.111a) que cubre una



Fig. 7.111 *Swallenochloa subtessellata*: a) Planta de 10 años de edad (clon) de 2 m de alto, con varios centenares de tallos. b) Tallo con hojas. c) Inflorescencia. Cerro Asunción, Cerro de la Muerte, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

extensión de 1 a 2 m² y que contiene varios cientos de tallos rígidos, casi verticales de 1 a 2 cm de diámetro y de 1,5 a 3 m de alto. La forma de vida es aquella de un hisopo enorme invertido y el centro de la macolla está lleno de fragmentos de hojas viejas en un lento estado de descomposición (fig. 7.111 b). En las partes superiores del Cerro de la Muerte, hay varios km² de rodales casi puros de estas macollas (clones), especialmente alrededor de la torre de relevo de radio y televisión (3.000 m o más de elevación). Mezcladas entre estas macollas hay tres especies de *Hypericum* y una gran variedad de Ericaceae y Compositae. Esa vegetación y aquella más rica en especies, unos pocos metros más abajo, a menudo se le clasifica como de “páramo”, aunque obviamente es sólo una regeneración antigua después de haber sido destruido el bosque bajo original.

Una cepa de *S. subtessellata* crece vegetativamente casi sedentaria durante un período indeterminado, aunque genéticamente fijo es quizás de 15 años (según lo observado en otros bambúes pequeños de altura; Janzen 1976) que luego florece, semilla y muere. A menudo, se pueden ver individuos siguiendo este comportamiento durante la mayoría del tiempo aunque, la mayor parte de la población se comporta de este modo a intervalos irregulares. Aquellos individuos que están desfasados con la mayoría de la población casi nunca producen semillas (quizás debido a la escasez de polen de otras plantas— la polinización es eólica), y si las produjeran, la mayoría sería consumida por depredadores, junto a las plántulas. Ya que cada clon de *S. subtessellata* que semilla es muy pequeño, no tiene oportunidad de saciar a los consumidores, y su descendencia podría librarse únicamente si pasara inadvertida.

Si el hábitat se quema cada 15-100 años (v.g., Janzen 1973), como tendría que ser para la supervivencia de la población de *S. subtessellata*, los clones producen tallos nuevos de 5 a 15 cm de alto en 1 a 2 meses (una de las tasas más rápidas de regeneración de la vegetación). Estos tallos llegan a una altura de 50 a 100 cm, después de 2 a 3 años. La macolla se aumenta lentamente, tanto en volumen como en altura. Aun a pleno sol, un clon necesita por lo menos 8 años para volver al tamaño de adulto que tenía antes de la quema. Si la parte superior de una macolla se corta a una altura de 40 cm del suelo, 3 años después habrá llegado a tener el 70% de su altura original y los tallos cortados permanecerán en pie, o sea que *S. subtessellata* crece en un clima en donde las tasas de crecimiento y de descomposición son muy lentas (parecido al del noroeste de Escocia; Janzen 1967).

Aunque el ganado y los caballos ramonean muy poco sobre *S. subtessellata*, ambos, junto con los conejos (*Sylvilagus*), comen los brotes tiernos que aparecen después de una quema. Los adultos de un escarabajo negro, pequeño, crisomélido hispino, muy abundante en los muestreos de la vegetación rica en *S. subtessellata*, se alimentan de las hojas nuevas de las plantas maduras. Si un sitio no se quema (ni se limpia) a intervalos largos *S. subtessellata* eventualmente muere por el exceso de sombra producido por dicotiledóneas leñosas de crecimiento lento (Ericaceae, Rosaceae, Hypericaceae, Compositae,

Lauraceae). Sospecho que originalmente fue una planta de los peñascos y picos más altos en donde la erosión y la exposición produjeron un pequeño hábitat, en donde podría vivir en su forma no rastrera.

Bajando desde la cima del Cerro de la Muerte, cerca de 2.900 a 2.800 m, hay una especie de bambú ligeramente más escandente, *Chusquea tonduzii*, que en general tiene las misma biología reproductiva sexual que aquella propuesta y descrita anteriormente para *S. subtessellata*, aunque vegetativamente ocupa un área mayor. Un clon produce tallos aéreos de 3-8 m de largo que al principio crecen en forma vertical y que luego se separan y se apartan de la macolla para caer sobre otras plantas leñosas vecinas (protovine). Una planta puede ocupar hasta 100 m² del dosel en esta forma. Sin embargo, *C. tonduzii* también envía rizomas horizontales a través del mantillo que pueden llevar partes de los clones hasta 30 m de distancia del sitio de la plántula original. De modo que cuando un clon florece y muere, un parche grande, amarillo, irregular en una ladera también muere; este parche puede tener hasta 80 m de diámetro, aunque generalmente está entretejido con otros clones vivos de *C. tonduzii* y de otras plantas grandes leñosas. No se ha observado una floración masiva de esta especie en el Cerro de la Muerte, aunque en marzo de 1980 murieron varios cientos de clones (en plena floración) entre la Pensión La Georgina y el Cerro Asunción, en un parche bastante tupido de quizá hay 10 ha; que bien pudo haber representado un solo grado jerárquico (cohorte).

C. tonduzii retoña de nuevo después de una quema o después que ha sido cortado, y los carriles abiertos debajo de los cables de conducción eléctrica en 1970, pronto fueron invadidos por rodales puros de esta planta (vegetativamente) después que los árboles grandes fueron cortados. La planta podría ser una plaga de importancia económica, si en esta región hubiera una población agrícola. Vive en clones separados en el sotobosque de robleales (aun debajo de los doseles de hasta 30 m de alto), pero sin duda crece mejor en los claros de bosque, en las orillas de los deslizamientos de tierra y en otras áreas naturales abiertas.

Al llegar *C. tonduzii* al límite superior de su distribución altitudinal, se convierte en un clon enano de ramas cortas, y en su límite altitudinal más bajo, las ramas de *Swallenochloa subtessellata* se hacen más largas y sus clones comienzan a extenderse sobre las demás plantas. El área de interfase es de 2.800 a 3.000 m y varía de acuerdo con la inclinación del terreno y con la exposición. No me sorprendería descubrir que en realidad son la misma especie y que las diferencias vegetativas que vemos son expresiones ecofenotípicas de los cambios climáticos en la misma gradiente.

Chusquea es el género más grande de los bambúes neotropicales (con más de noventa especies, desde México hasta Chile y en las Islas caribeñas), encontrándose la mayoría de las especies en las tierras altas (Calderón y Soderstrom 1980). *Swallenochloa* aparentemente deriva de *Chusquea* y es tan similar que hay dudas de si se debiera convertir en un género separado (de elevaciones altas y

más frías (Pohl 1978; Soderstrom y Calderón 1978a): Hay ocho géneros de bambú en Costa Rica (Pohl 1976; Soderstrom y Calderón 1978b) y somos casi ignorantes, sobre la periodicidad supra-anual de floración (período "intermasat), de depredación y supervivencia de las semillas, capacidad de reponerse vegetativamente después de sufrir daños, su capacidad competitiva, y sus relaciones con los herbívoros.

- Calderón, C. E., and Soderstrom, T. R. 1980. The genera of Bambusoideae (Poaceae) of the American continent: Keys and comments. *Smithsonian Contrib. Bot.* 44:1-27.
- Janzen, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *Am. Nat.* 101:233-49.
- . 1973. Rate of regeneration after a tropical high elevation fire. *Biotropica* 5:117-22.
- . 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7:347-91.
- Pohl, R. W. 1976. The genera of native bamboos of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 24:243-49.
- Soderstrom, T. R., and Calderón, C. E. 1978a. *Chusquea* and *Swallenochloa* (Poaceae: Bambusoideae): Generic relationships and new species. *Brittonia* 30:297-312.
- . 1978b. The species of *Chusquea* (Poaceae: Bambusoideae) with verticillate buds. *Brittonia* 30:154-64.

Swietenia macrophylla y *S. humilis* (Caoba, Mahogany)

J. L. Whitmore

Swietenia (fig. 7.112) es de la familia Meliaceae, una familia famosa por sus maderas de alta calidad para la ebanistería y por sus problemas taxonómicos persistentes (Pennington y Stiles 1975). Dos de las tres especies de *Swietenia* son nativas de Costa Rica. La especie de Honduras o de hoja grande (*S. macrophylla*) se encuentra desde la Costa del Golfo de México (22° N) hasta la Amazonia Boliviana (17° S). El caoba de la Costa del Pacífico (*S. humilis*) es menos conocido comercialmente y se le encuentra a lo largo de la costa de México y de Centro América en una franja angosta desde 24° N a 9° N, con una población dispersa pequeña cerca del Lago Izabal en Guatemala Oriental. Los ámbitos nativos de ambas especies se juntan en el noroeste de Costa Rica (Guanacaste y partes adyacentes de Puntarenas); en donde en apariencia hay hibridación (Lamb 1966; Whitmore e Hinojosa 1977). No se encuentra caoba en ninguna otra parte de Costa Rica. Los individuos de tamaño comercial inferior son relativamente frecuentes en los mejores suelos al noroeste de Costa Rica y generalmente se les deja en pie cuando se cortan los bosques para hacer potreros o para usos agrícolas.

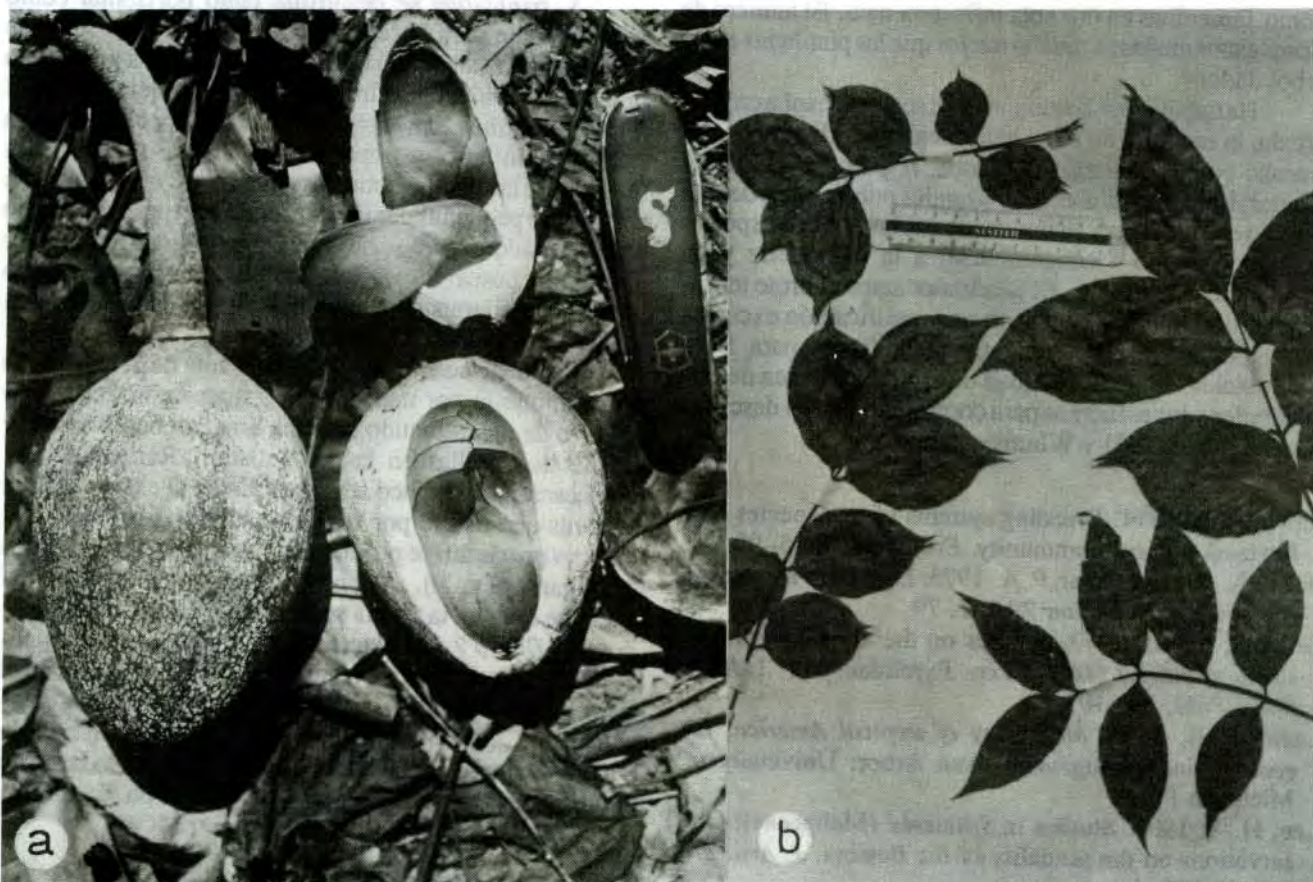


Fig. 7.112 *Swietenia humilis* X *macrophylla*: a) Fruto maduro (izquierda) de tamaño máximo y fruto con una valva abierta para mostrar las semillas aladas compactas (la longitud del cortaplumas es de 9 cm). Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen). b) Arbol con hojas de tamaño y forma muy variable en un potrero cerca de Puntarenas, Costa Rica. La escala es en cm. (foto J. L. Whitmore).

El hábitat general de *Swietenia* es el bosque tropical o subtropical de bajura, ya sea seco, húmedo o muy húmedo (aproximadamente entre 1.000 a 2.500 mm de precipitación anual), aunque se le puede encontrar también en áreas más extremas, más húmedas o más secas. El árbol de caoba puede llegar a ser muy grande, hasta 45 m de alto y 2 m de diámetro (v.g., Bosque Nacional Alexander von Humboldt, Perú Oriental). Un bosque intacto puede llegar a tener unos pocos árboles de caoba por kilómetro cuadrado (Perú Oriental). En el Bosque Húmedo Subtropical, en la base de Los Andes bolivianos en promedio es de 1-1,5/ha. En el Petén de Guatemala, la agricultura de roza y quema de los Mayas produjo condiciones favorables para la regeneración de caoba, y una densidad de un árbol maduro por hectárea es lo común. Bawa (1974), Bawa y Opler (1975), Styles (1972), y Styles y Khoslas (1976) comentaron sobre la biología reproductiva de los árboles tropicales en donde individuos maduros de una especie están muy separados de sus potencialmente reproductivos semejantes.

En el noroeste de Costa Rica, los frutos maduran en enero-marzo, y generalmente contienen cerca de cuarenta semillas que son dispersadas por el viento; estos frutos son cápsulas leñosas de 5 valvas (raramente cuatro o seis), y son algo variables en tamaño (usualmente 10-15 cm de largo y de 6-10 mm de diámetro). Cuando maduras sobre-

salen de la copa, facilitando la identificación. En Costa Rica, el número promedio de semillas por kg (sin alas) es ligeramente superior a 2.300. Generalmente es fácil recoger semillas viables y sin dañar. La razón por la que escapan de la depredación es fácil de comprobar poniendo una semilla sobre la lengua, aunque esta práctica no es recomendable, ya que el sabor astringente perdura durante varias horas. Sin embargo, en el Parque Nacional de Santa Rosa algunos roedores comen las semillas. Tanto los frutos como las hojas del caoba costarricense tienden a ser más pequeños que lo corriente para *S. macrophylla* y en las plantaciones en sitios secos esta caoba local sobrevive mejor que en otros lugares.

Las hojas son paripinnadas con un promedio de cinco a diez folíolos por hoja. El árbol permanece brevemente sin hojas en sitios más húmedos y por períodos más largos en donde la estación seca es pronunciada. Los folíolos son enteros y glabros.

Las flores son diminutas, poco visibles desde una distancia de 10 m y aparecen con la formación de nuevas hojas justo al final de la época seca. La morfología floral fue descrita recientemente de manera correcta (Lee 1967). La flor es en apariencia perfecta, aunque en verdad el desarrollo tanto de las anteras como del estigma es reducido en cada flor. Se puede encontrar tanto flores masculinas

como femeninas en una sola inflorescencia. El número de flores estaminadas es mucho mayor que las pistiladas en un árbol dado.

Ha habido muchos intentos de sembrar caoba en gran escala, la mayoría de ellos han fracasado. Una razón del fracaso es el taladrador de caoba, *Hypsipyla grandella* (Zeller) Lep., *Pyalidae*. Hay grandes poblaciones de este insecto en donde hay plántulas de caoba (y otras especies de la subfamilia *Swietenioideae*) a la intemperie y en espaciamientos cortos. El taladrador ataca el brote terminal tierno y lo mata, causando una ramificación excesiva que produce un árbol de muy mala forma para fines comerciales. La gran cantidad de estudios a cerca de este taladrador y los esfuerzos para controlarlo fueron descritos por Grijpma (1973) y Whitmore (1976).

- Bawa, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28:85-92.
- Bawa, K. S., and Opler, P. A. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29:167-79.
- Grijpma, P., ed. 1973. Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller) Lep. *Pyalidae*. Vol. 1. *IICA Misc. Publ.* no. 101.
- Lamb, F. B. 1966. *Mahogany of tropical America: Its ecology and management*. Ann Arbor: University of Michigan Press.
- Lee, H.-Y. 1967. Studies in *Swietenia* (Meliaceae): Observations on the sexuality of the flowers. *J. Arn. Arbor.* 48:101-4.
- Pennington, T. D., and Styles, B. T. 1975. A generic monograph of the Meliaceae. *Blumea* 22:419-540.
- Styles, B. T. 1972. The flower biology of the Meliaceae and its bearing on tree breeding. *Silvae Genet.* 21:175-82.
- Styles, B. T., and Khosla, P. K. 1976. Cytology and reproductive biology of Meliaceae. In *Tropical trees: Variation, breeding and conservation*, ed. J. Burley, and B. T. Styles, pp. 61-67. London: Academic Press.
- Whitmore, J. L., ed. 1976. Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller) Lep. *Pyalidae*. Vols. 2 and 3. *IICA Misc. Publ.* no. 101.
- Whitmore, J. L., and Hinojosa, G. 1977. *Mahogany (Swietenia), hybrids*. Forest Service Research Paper ITF-23. Washington, D.C.: U.S. Department of Agriculture.

Syngonium triphyllum (Araceae) (Mano de tigre)

T. Ray

La historia descrita aquí se refiere a los patrones de *Syngonium triphyllum* en particular pero se puede considerar que generalmente se aplican a todos los aroides trepadores, que en el Nuevo Mundo se encuentran en cuatro géneros: *Anthurium*, *Monstera*, *Syngonium*, y *Philodendron*. Anteriormente comenté sobre estos patrones de crecimiento con respecto al género *Monstera*.

S. triphyllum se desarrolla tanto horizontal como verticalmente para la reproducción sexual. Las semillas germinan en el suelo del bosque, pero la planta madura en la parte superior de los troncos de los árboles. Desde el lugar de germinación, la planta se arrastra por el suelo hasta encontrar un árbol y trepa por él antes de florecer. La mayoría de las plantas sobre las que trepa *S. triphyllum* son demasiado pequeñas para poder soportar el peso del bejuco hasta su madurez, pero éste tiene la flexibilidad para volver a la tierra y buscar otro árbol. Los patrones de crecimiento pueden considerarse como una estrategia de búsqueda de luz y de estructuras de apoyo (árboles).

Se puede considerar que una planta de *S. triphyllum* está compuesta por una serie de "segmentos", cada uno consiste de un entrenudo con una hoja, un botón axilar, y un par de raicillas en la parte distal. Raramente hay ramificación. El bejuco se desarrolla en el extremo distal mientras que muere por senilidad y por herbivoría en el extremo proximal (se producen raíces nuevas en los nudos al alargarse el tallo). Así, ninguna parte (a excepción del ápice) se mueve, la planta se desplaza con el tiempo.

La figura 7.113 muestra los componentes importantes de su historia vital. Cuando una semilla germina en el suelo, primero produce una serie de cerca de diez hojas pequeñas. Cada hoja nueva es de mayor tamaño (cerca de 3-15 cm de largo). Y se encuentran apiñadas a lo largo de un tallo de cerca de 2.5 cm de diámetro (tipo T₁, folioso

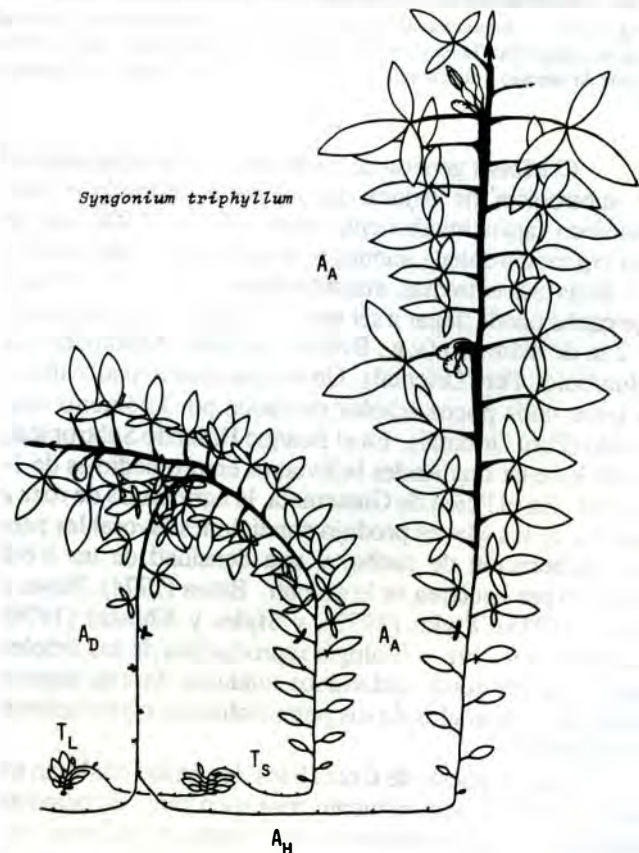


Fig. 7.113 *Syngonium triphyllum* (dibujo de T. Ray).

terrestre, *fig. 7.113*). Luego se producen segmentos adicionales, en forma bastante diferente, que consisten de internudos largos, y delgados, cada uno cerca de 8 cm de largo y de 2 mm de diámetro, con las hojas de sólo 5 mm de largo (tipo T_1 , tallo terrestre, *fig. 7.113*). Estos tallos son escototrópicos (dirigidos hacia la oscuridad) para poder encontrar fácilmente los troncos de los árboles (Strong y Ray 1975). Si el tallo no encuentra un árbol después de producir cerca de treinta de estos tallos delgados, vuelve a su forma foliosa original y permanecerá así durante la producción de más o menos otros diez a quince segmentos, y luego vuelve a la forma sin hojas. El tallo puede continuar alternando indefinidamente entre estas dos formas hasta que la forma sin hojas encuentra un árbol.

Al encontrarse con un árbol, el tallo comienza a trepar; los tallos en los segmentos siguientes comienzan a engrosar y las hojas a hacerse más grandes. Los internudos permanecen del mismo largo, cerca de 7 cm hasta que la lámina alcanza aproximadamente 20 cm, cuando desarrolla lóbulos laterales. El lóbulo central puede alcanzar un largo de 28 cm, y los laterales hasta 20 cm (tipo A_2 , ascendente arbórea, *fig. 7.113*). A menudo, puede haber una segunda fila de lóbulos laterales, produciéndose una hoja palmada de cinco lóbulos, aunque estos lóbulos exteriores raramente alcanzan 10 cm de largo.

Cuando el tallo alcanza un diámetro de aproximadamente 14 mm, puede florecer la planta. Las inflorescencias se producen terminalmente, y el eje del tallo se continúa por una rama axilar. Los segmentos siguientes de nuevo aumentan su diámetro hasta que, después de diez segmentos, el tallo alcanza de nuevo un tamaño que le permite fructificar y se repite el ciclo. Cada vez que florece se producen de uno a cuatro espádices. Cada infructescencia contiene de 10 a 100 frutos. El escarabajo *Cyclocephala* sp. (*Scarabaeidae*), y el tucancillo *Pteroglossus torquatus* dispersan los frutos.

Cuando un tallo trepador alcanza la copa de un árbol, generalmente un árbol pequeño, se desprende y cuelga hacia abajo (esto sucede a menudo antes de florecer el tallo). El diámetro de los entrenudos siguientes entonces disminuye de manera rápida hasta llegar aproximadamente a 3 mm y la longitud aumenta hasta casi 18 cm. Al mismo tiempo el tamaño de las hojas sucesivas disminuye pero retienen su forma madura hasta que virtualmente desaparecen dentro del pecíolo (tipo A_1 , descendente arbórea, *fig. 7.113*). El tallo retiene esta forma después de llegar al suelo en donde se alarga rápidamente hasta que encuentra un árbol (tipo A_2 horizontal arbórea, *fig. 7.113*). En apariencia, los tallos no son escototrópicos sino que crecen horizontalmente en línea recta. Al llegar a un árbol, el tallo comienza el proceso de engrosamiento (crecimiento de establecimiento) descrito con anterioridad para el tipo A_2 . Si una rama de tipo A_2 se desconecta de la parte arbórea del tallo, como sucede cuando ésta se quiebra, la porción terrestre asume una forma igual a la del tipo T.

La ramificación generalmente se presenta en dos ocasiones: Primero, cuando un tallo alcanza la copa de un árbol y comienza a descolgarse, generalmente se desprende una rama axilar desde la parte arbórea del tallo,

cerca de la copa del árbol. Esta rama nueva será de tipo A_1 y permanecerá así hasta que también alcance la copa del árbol y se vea forzada a colgar hacia abajo. Segundo, el tipo terrestre A_2 tiene una tendencia a ramificar, a menudo, después que el tallo ha sido cortado, como sucede comúnmente en la naturaleza. La rama nueva es de tipo A_2 .

Conforme se traslada la planta a través del bosque, los segmentos sucesivos cambian de tamaño en forma consistente, como ya se describió. Todos los cambios de forma son completamente reversibles. Bajo condiciones adecuadas el tallo de cualquiera de las formas puede cambiarse a un tallo de cualquier otra forma por medio de los estados intermedios apropiados. Antes de examinar el significado ecológico de estos cambios de forma, debemos considerar en detalle su geometría precisa: ¿Cuáles aspectos de su forma están cambiando y cuales son las limitaciones de estos cambios?

Ninguno de estos componentes —entrenudo, pecíolo, y hoja— se relaciona fuertemente con su tamaño (medio en peso seco), aunque puede encontrarse una correlación importante y unificadora. El peso seco del segmento total está fuertemente correlacionado con el diámetro del entrenudo. Con esta relación, entre el diámetro y el peso total, hay fuertes limitaciones geométricas sobre la forma como puede variar el segmento. La planta puede producir un entrenudo largo (pesado) con una hoja pequeña, o una hoja (pesada) grande con un entrenudo corto, pero no puede producir un entrenudo largo con una hoja grande. Hay un trueque directo entre el tamaño de la hoja y la longitud del entrenudo. La relación del peso de la hoja con el entrenudo a menudo cambia significativamente de un segmento al otro. Solo juntando el peso de los segmentos, y distribuyendo el peso entre las partes de los segmentos es que *S. triphyllum* puede encauzar su forma de crecimiento para ajustarse a las varias condiciones que encuentra conforme avanza entre los diferentes microhábitats en el bosque.

Este trueque, de producir una hoja entrenudo largo, crea un conflicto morfológico entre satisfacer la necesidad de movilidad que tiene la planta y sus necesidades de fotosíntesis. Este conflicto es particularmente fuerte en el caso de una planta terrestre pequeña del tipo T que debe asegurar sus propias necesidades de fotosíntesis a la par que se traslada hacia un árbol. Aparentemente, por esta razón surge una "división de labores" entre los grupos adyacentes de segmentos. Los segmentos de forma T_1 y A_2 están especializados para la fotosíntesis, mientras que los de las formas T_2 y A_1 están especializados para la movilidad.

El crecimiento de tipo T es probable que esté limitado por la fotosíntesis, ya que la superficie de su hoja es pequeña, además que vive en el piso sombreado del bosque. He demostrado que las dos formas, T_1 y T_2 hacen el uso óptimo de su fotosíntesis, en el mismo sentido, que dentro del ámbito de las morfologías disponibles para *S. triphyllum* del tipo T_1 , es igual a la forma en donde la superficie de la hoja por unidad de peso seco hace uso máximo (cm^2/g) y el tipo T_2 es la forma en donde se hace

el uso máximo de la longitud del segmento por unidad de peso seco (cm/g).

El tipo A_d puede considerarse como transitorio entre las formas A_n y A_b que no tienen morfologías que hacen el uso máximo de la fotosíntesis. Sin embargo, he demostrado que el tipo A_n hace el uso máximo de la tasa de producción de la superficie de la hoja (cm²/día) y el tipo A_b maximiza la tasa de tiempo para la elongación del tallo (cm/día). Así, mientras las formas pequeñas T_0 y T_1 maximizan su longitud y la producción de hojas con respecto a la utilización de la materia seca, las formas grandes, A_n y A_b maximizan estos parámetros con respecto al tiempo.

Una función importante del tipo A_n es la producción de semillas. Una comparación de varias especies indica que aquellas especies que tienen tallos más gruesos al llegar a la madurez fructifican más a menudo y producen más semillas en cada fructificación. Así, el diámetro del tallo es un prerrequisito para la reproducción sexual. Aún no se comprende totalmente el significado ecológico del tipo A_n mientras no se estudien en forma más detallada los mecanismos de engrosamiento de los tallos y de la producción de semillas. El género *Syngonium* es muy uniforme en su hábito de crecimiento. Todas las especies muestran los estados que se indican en la figura 7.113. La especie varía principalmente en el tamaño máximo que llega a tener (según el diámetro del tallo o el tamaño de la hoja), y esto se correlaciona con la frecuencia de fructificación y con el número de frutos producidos. La especie de mayor tamaño al madurar produce de siete a once frutos en cada nudo, y frutos en cada segundo o tercer nudo una vez que se alcanza la madurez, *S. triphyllum* es una especie de tamaño mediano que generalmente produce un fruto en cada nudo (aunque puede producir hasta cuatro), fructifica solo esporádicamente y los frutos en general están se parados por cerca de diez nudos. Las especies más pequeñas quizá nunca fructifican o sólo rara vez. En estas especies los individuos nuevos se establecen por distensión y fragmentación de los individuos existentes.

En la Selva, una de estas especies "asexuales" es *S. stenophyllum*; no hay evidencias de producción de semillas en esta población —o sea no se puede encontrar infructescencias ni semillas. Además se le encuentra únicamente en el bosque primario y nunca en los cacaotales en donde las especies de *Syngonium* que producen semillas alcanzan densidades anormalmente altas. Las plantas trasplantadas prosperan en los cacaotales, lo que sugiere que aquí no se encuentra debido a la falta de dispersión adecuada de sus semillas. En raras ocasiones se puede encontrar inflorescencias vestigiales abortadas de 4 mm de largo. En 1977, sembré varios individuos de *S. stenophyllum* entre unas palmeras en donde la luminosidad era mucho más alta que en el bosque primario. Tres años después uno de estos individuos floreció, aunque no se sabe si hubiera producido frutos viables. Aparentemente bajo condiciones excepcionales las especies pequeñas producen flores totalmente desarrolladas y hasta pueden producir frutos.

En 1955, Birdsey hizo una revisión del género, pero desde entonces han aparecido muchas especies más, quizá hay cerca de diez especies en Costa Rica. Hubo una nueva revisión por Tom Croat (1982).

Birdsey, M. R. 1955. The morphology and taxonomy of the genus *Syngonium* (Araceae). Ph.D. diss., University of California at Berkeley.

Croat, T. B. 1982. A revision of *Syngonium* (Araceae). *Ann. Missouri Bot. Garden*, in press.

Strong, D. R., and Ray, T. S. 1975. Host tree location behavior of a tropical vine (*Monstera gigantea*) by skototropism. *Science* 190:804–6.

Tabebuia ochracea ssp. *neochrysantha* (*Bignoniaceae*) (Guayacán, Corteza, Cortés, Corteza Amarilla)

A. H. Gentry

Esta es una de las tres especies más íntimamente emparentadas de *Tabebuia* de flores amarillas que se encuentran en Costa Rica. Las tres especies se reemplazan unas a otras en las diferentes zonas de vida —*T. ochracea* es del bosque seco, *T. guayacan* del bosque húmedo y *T. chrysantha* del bosque muy húmedo (en Costa Rica). Las tres florecen explosivamente ("big bang") ya que todos los individuos de la especie florecen al mismo día y las flores duran únicamente cerca de 4 días (fig. 7.114). Florecen en la estación seca mientras están sin hojas (generalmente 4 días después de uno de los pocos frecuentes aguaceros de la estación seca) y durante esos pocos días, constituyen una mole increíble de color. Algunas veces puede haber dos o tres de estas explosiones de florecimiento en una sola estación seca. *T. ochracea* y sus aliados son polinizados por una gran cantidad de abejas, especialmente euglosinas y antofóridas y sus depredadores son colibríes y xylocópidos. Las semillas tienen unas alas membranosas y son dispersadas por el viento.

Tabebuia ochracea se encuentra desde El Salvador hasta Brasil; la subespecie *neochrysantha* desde El Salvador hasta el noroeste de Venezuela. Sus hojas (fig. 7.115), esteliformes, son densamente pubescentes en la parte inferior (de apariencia pardo claro); tienen cálices dorados lanudos y frutos con pelos largos. *T. chrysantha* (de México hasta Perú y Venezuela) tiene pelos esteliformes en las hojas y pelos cortos, rojizos en los cálices y frutos. *T. guayacan* (México a Venezuela) tiene pelos esteliformes únicamente en las axilas de las hojas, tricomas esteliformes, gruesos en el cálice, frutos ásperos y espinosos sin pelos esteliformes, o muy pocos.

T. ochracea es una de las especies más comunes en las regiones altas de los bosques secos de Guanacaste (con frecuencia de 100% en cuadrantes de 100 m² y en densidades de treinta y cuatro individuos superiores a 1 pul-



Fig. 7.114 *Tabebuia ochracea* ssp. *neochrysantha*: Flores recién abiertas en la copa de un árbol sin hojas, aproximadamente siete días después de un aguacero a finales de la estación seca. Mes de mayo de 1980, Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

gada DAP/1.000 m² en La Pacífica) y sus plántulas pueden cubrir literalmente el suelo en la estación seca (v.g., en La Pacífica, en 1972, hubo un promedio de cuarenta y ocho plántulas/m² poco tiempo después de liberadas las semillas).

La madera de estas especies es de las más duras y pesadas de los Neotrópicos; la gravedad específica hasta 1,5 significa que la madera se “hunde como una piedra”. La madera es excepcionalmente duradera —por ejemplo, casi todos los árboles muertos que aún permanecen en pie

en el Lago Gatún, cuando se taló el bosque para la construcción del Canal de Panamá son *Tabebuia guayacana*. La madera de corazón de estas especies, de color pardo oscuro, contrasta fuertemente con la madera blanca exterior y es muy apreciada en la fabricación de muebles y de utensilios caseros. En el área costera de Ecuador, en donde esta preferencia ha causado que la población de *Tabebuia* esté en vías de extinción, ha habido un auge de artículos de falso “guayacán” para la venta a los turistas incautos. Estas imitaciones se logran pintando vetas o manchas oscuras en los artículos que en realidad son hechos de otras maderas.

Terminalia oblonga
(Surá, Quiura, Guayabo de Monte)
G. S. Hartshorn

Terminalia, de la familia Combretaceae, es un género pantrópico maderable de importancia. El género mejor conocido es *T. catappa*, la almendra india, que se siembra en los pueblos de bajura y que está naturalizada a los dunas oceánicas exteriores neotropicales.

T. oblonga es un árbol del dosel de 45 m de alto y 1,3 m DAP, que se encuentra desde Guatemala hasta la cuenca del Amazonas, y se le siembra como árbol de sombra y maderable en los cafetales de El Salvador y Guatemala. En Costa Rica está limitado en las zonas de vida tropical muy húmeda y de premontano aluvional recientes bien drenadas; en las áreas tropicales húmedas se extiende hacia las colinas y en las áreas secas está limitado a los sitios ribeños.



Fig. 7.115 *Tabebuia ochracea* ssp. *neochrysantha*: Hojas dañadas levemente por un escarabajo y por la larva de una palomilla. Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).



Fig. 7.116 a) *Terminalia chiriquensis*: Gambas de un árbol adulto; las gambas de *T. oblonga* son similares aunque generalmente en un número menor. Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. b) Patrón de exfoliación de la corteza del mismo árbol (la longitud de la regla es de 15 cm) (fotos D. H. Janzen).

Es uno de los árboles más atractivos del bosque tropical, con su corteza muy lisa, de color pardo claro y sus delgadas y bien desarrolladas gambas (fig. 7.116). La corteza se exfolia en tiras largas y delgadas que caen en cascadas alrededor de la base del árbol.

Las hojas son simples, alternas, bastante apiñadas en el extremo de los tallos, simpodialmente ramificados,

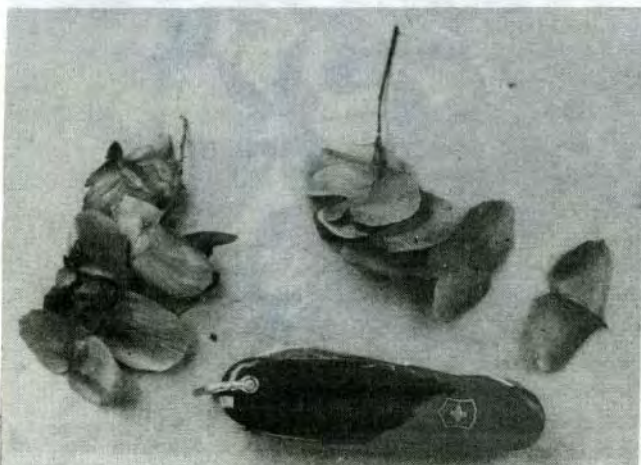


Fig. 7.117 *Terminalia oblonga*: Frutos inmaduros: Finca La Selva, Distrito de Sarapiquí, Costa Rica. (foto G. S. Hartshom).

obovadas y brevemente caducifolias. Las flores pequeñas, amarillo verdosas se producen en diciembre y enero en espículas de 7-10 cm de largo (fig. 7.117); los frutos maduros son dispersados por el viento en febrero y marzo. No he podido hacer que las semillas de *T. oblonga* germinen, a pesar de los muchos ensayos llevados a cabo en La Selva; aparentemente la viabilidad de las semillas es muy baja.

La madera de corazón de *T. oblonga* es pesada, resistente, y de color pardo llamativo; es muy apreciada para pisos y enchapes. El análisis del laboratorio de madera del Colegio de Recursos Forestales de la Universidad de Washington muestra una acumulación de calcio muy grande (13% con base en el peso seco).

Brealey, O. 1972. *Manual de dendrología para las especies arbóreas de la Península de Osa, Costa Rica*. San José: Organization for Tropical Studies.
Whitmore, J. L., and Hartshorn, G. S. 1969. *Literature review of common tropical trees*. Contribution no. 8. Seattle: College of Forest Resources, University of Washington.



Fig. 7.118 *Trema micrantha*: Rama estéril. Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).



Fig. 7.119 *Trema micrantha*: Rama con frutos del tamaño máximo verdes y maduros. Finca Taboga, Cerca de Cañas, Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

Trema micrantha (Jucó)

G. S. Hartshorn

Ulmaceae es predominantemente una familia de climas templados con cerca de quince géneros y doscientas especies. El género pantrópico *Trema* tiene solamente una especie en América Central. *T. micrantha* se encuentra desde México y las Indias Occidentales hasta el sur de Brasil y el nortes de Argentina. En Costa Rica se le encuentra en las zonas de vida tropicales húmedas, muy húmeda, muy húmeda de premontano y de montano bajo. En La Selva puede alcanzar 30 m de altura y 70 cm DAP.

Los individuos grandes tienen gambas modestas y corteza ligeramente agrietada que, a menudo, puede crecer en espirales leves desde la base del árbol. Los árboles en campo abierto tienen una copa amplia en un único estrato (*sensu* Horn). *T. micrantha* es una especie pionera que puede formar rodales mono específicos en las zonas de vida muy húmeda de premontano o pluvial; crece muy rápidamente pero no tanto como *Cecropia*.

Las hojas son simples, alternas, ampliamente lanceoladas, dísticas, de nervadura palmada, y con estípulas (figs. 7.118-19): el margen es serrado y la base generalmente no es equilateral. Las ramitas y hojas tienen pelos rígidos grises.

Las inflorescencias son bisexuales o unisexuales (Burgess 1977), cimas axilares pequeñas. Generalmente se dice que *T. micrantha* florece en forma continua, aunque Frankie, Baker y Opler (1974) registran floraciones en La Selva entre mayo y julio. El fruto (fig. 7.119) es una drupa pequeña, globosa, de 2 cm, anaranjada o roja cuando madura y muy atractiva para las aves frugívoras. Se cree que las semillas tienen un mecanismo de latencia.

Antiguamente se usó la corteza fibrosa interior para cordelería.

Burger, W. 1977. *Ulmaceae*. In *Flora costaricensis*. *Fieldiana, Bot.* 40:90-92.

Frankie, G. W.; Baker, H. G.; and Opler, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881-919.

Whitmore, J. L. and Hartshorn, G. S. 1969. *Literature review of common tropical trees*. Contribution no. 8. Seattle: College of Forest Resources, University of Washington.

Trophis involucrata (Morilla)

K. S. Bawa

Trophis involucrata es un árbol pequeño del sotobosque de hasta 6 m de altura y 8 cm DAP que se conoce únicamente de la localidad tipo, La Selva, en donde es común en vertientes bien drenadas en el Bosque de fase madura en oposición a los claros. El crecimiento es sumamente lento; no se ha registrado cambios grandes en su tamaño (altura o diámetro del tallo) en plantas bajo observación durante muchos años.

La especie es dioica y es polinizada por el viento, lo que es poco común, ya que se cree que no existe la anemofilia en los bosques muy húmedos tropicales de bajura (Janzen 1975; Whitehead 1969). Las flores se producen en enero-febrero; unas pocas plantas (quizá menos de 15%) vuelven a florecer en julio -agosto.

Las flores masculinas, en amentos pendulosos de hasta 30 mm de largo, tienen hasta 5 mm de longitud y 4 mm de ancho (fig. 7.120b). Cada flor tiene cuatro sépalos blancos verduscos que alternan con cuatro estambres. En el botón que está listo para abrirse, los filamentos de las anteras se mantienen bajo tensión. En la antesis los filamentos saltan hacia afuera y liberan el polen en una pequeña nube.

Se producen dos o tres flores femeninas de 2-3 mm de largo y 2 mm de ancho en racimos axilares. Son verdes, carentes de perianto, e inconspicuos; la flor consiste

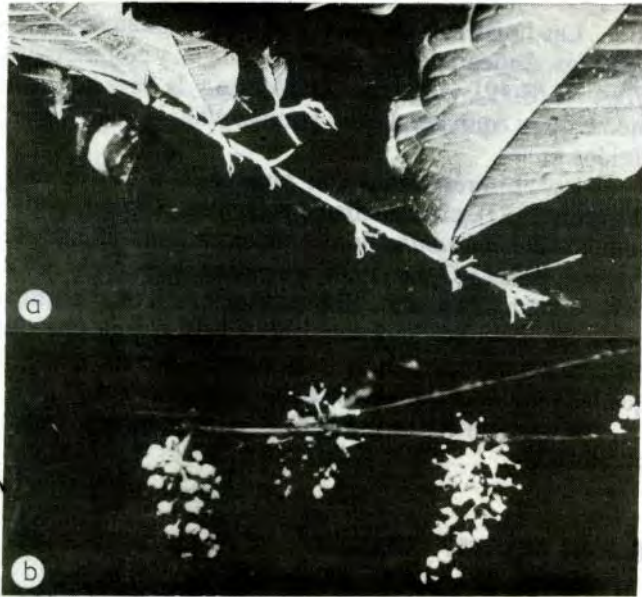


Fig. 7.120 a) *Trophis involucrata*: a, Flores femeninas en el lado inferior de una rama. b) Inflorescencia con flores masculinas. Finca La Selva, Distrito de Sarapiquí, Costa Rica (fotos K. S. Bawa).

únicamente de un ovario con dos estigmas plumosas (fig. 7.120a). La superficie del estigma está considerablemente agrandada por la presencia de numerosas papilas. Las flores no secretan néctar, aunque la superficie exterior del ovario tiene estructuras glandulares terminadas en estomas (fig. 7.121). Estas estructuras, cuya función se desconoce, se agrandan de manera progresiva después de la fertilización.

Además de la dispersión explosiva del polen, otras observaciones indican que también existe la polinización por el viento. Las flores encerradas en bolsas de nailon de tejido fino, para excluir insectos y otros animales, producen frutos (Bawa y Crisp 1980), no así los árboles femeninos sin la presencia de árboles masculinos en sus

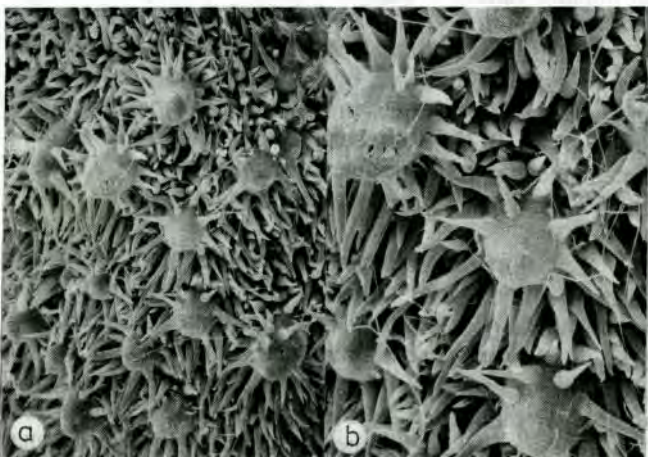


Fig. 7.121 *Trophis involucrata*: a) Fotografía con microscopio electrónico de barrido de un ovario mostrando glándulas superficiales. b) Igual a a) aumentando para mostrar los estomas en el extremo distal de las glándulas (fotos K. S. Bawa).

vecindades. Además, no se encontraron insectos ni otros animales que visitan las flores femeninas observadas durante muchas horas.

Los frutos, drupas negras de una sola semilla, maduran 8 a 10 semanas después de polinizadas (marzo-abril) y permanecen en los árboles durante el período muy corto, ya sea que carguen rápidamente o que se dispersen. Así se explica el porqué los frutos de esta especie no han sido aún descritos en los tratados taxonómicos (Burger 1978). Las semillas, a juzgar por la morfología del fruto, probablemente son dispersadas por aves. No se ha observado la depredación de semillas ni de frutos nuevos (o flores); sin embargo, hay grandes cantidades de frutos abortados antes de la maduración.

La especie se distribuye en parchones y se le encuentra en densidades bastante altas en la estación experimental de La Selva. La distancia promedio entre plantas masculinas y femeninas (troncos) es 6,6-3,3 m (N=64). Las plantas masculinas y femeninas aparentemente se distribuyen al azar, entre sí, aunque a veces se ha encontrado a las femeninas fuertemente apiñadas.

Debe tomarse en cuenta aquí que la polinización por el viento no es exclusiva de *Trophis involucrata* en los bosques perennifolios de bajura. En la Selva, hay evidencias de anemofilia en especies de *Chamaedorea* (Palmae), *Myriocarpa* (Urticaceae), y sospecho que otras especies de *Moraceae* también son polinizadas por el viento. Se supone que la polinización es muy común en *Moraceae* en los bosques tropicales de bajura de Africa (D. Leston, com. pers.). Quizá algunas especies de *Rhizophoraceae* y *Pandanaceae* también son anemófilas (Tomlinson, com. per.).

Recientemente el nombre de esta especie ha estado en disputa. Sin embargo, W. M. Burger, quien describió la especie originalmente de La Selva, cree que debe retenerse el nombre actual mientras no sea resuelto el problema taxonómico. El espécimen tipo de esta especie (Beach N°1423) fue depositado en el Herbario de Field Museum of Natural History.

- Bawa, K. S., and Crisp, J. E. 1980. Wind-pollination in the understorey of a rain forest. *J. Ecol.* 68:871-76.
 Burger, W. 1978. *Moraceae*. *Fieldiana, Bot.* 40:94-215.
 Janzen, D. H. 1975. *The ecology of plants in the tropics*. London: Edward Arnold.
 Whitehead, D. R. 1969. Wind pollination in the angiosperms: Evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23:28-35.

Vantanea barboursi (Caracolillo) G. S. Hartshorn

La familia Humiriaceae es una familia neotropical pequeña, a excepción de una especie de *Sacoglottis* que ocurre a lo largo de la costa Africa Occidental. El género *Vantanea* contiene catorce especies desde Brasil hasta Costa Rica, aunque *V. barboursi* se conoce únicamente de



Fig. 7.122 *Vantanea barbourii*: Gambas de un árbol adulto en el bosque primario. Llorona, Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica, marzo de 1978 (foto G. S. Hartshorn).

la zona de vida tropical muy húmeda del suroeste de Costa Rica. Es uno de los árboles más altos del Parque Nacional Corcovado, pues alcanza hasta una altura de 45 m y 2 m DAP; las gambas pequeñas se funden con el tronco inferior, ligeramente acanalado. La corteza exterior es de color pardo oscuro, que se exfolia en placas rectangulares, dejando expuestos algunos pocos lenticelos grandes (fig. 7.122).

Las hojas son simples, alternas, enteras, coriáceas y elípticas. Las inflorescencias son panículas axilares de flores hermafroditas. Los lóbulos del cáliz son ciliados; los pétalos son blancos y los estambres son muy numerosos. Brealey (1972) dice que *V. barbouri* florece dos veces al año —en junio y desde noviembre a enero. Yo observé a varios árboles en plena floración en marzo de 1978.

El fruto es una drupa lisa, ovoide, hasta de 3 cm de largo; el endocarpo es leñoso y resistente a la descomposición. El permanecer las semillas por mucho tiempo sobre el suelo, hace que este sea un árbol de fácil identificación. He encontrado que prácticamente no hay regeneración de *V. barbouri* en el Parque Nacional Corcovado.

Brealey, O. 1972. *Manual de dendrología para las especies arbóreas de la Península de Osa, Costa Rica*. San José: OTS (pp. 158–60).

Gentry, A. 1975. Humiriaceae. In *Flora of Panama*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62:35–44.

Hongos Micorrízicos Arbusco-vesiculares

D. P. Janos

La exuberante vegetación del bosque tropical pluvial de bajura es sorprendente, especialmente si se toma en cuenta la poca fertilidad de sus suelos. Muy a menudo no se encuentran fosfatos en estos suelos ácidos ya que forman complejos con el hierro y con el aluminio. Además, la materia prima, la única fuente de fósforo sin erosionar, es escasa. La habilidad que tiene la vegetación para extraer suficiente fósforo y otros minerales se relaciona con la profusión de raíces nutritivas por debajo del mantillo y en las capas superiores del suelo. Stark y Jordan (1978) destacaron la importancia de una trama gruesa de raíces superficiales en la retención de minerales en suelos viejos muy lixiviados de Venezuela. Sin embargo, las alfombras tupidas de raíces se encuentran en relativamente pocos lugares y existe un mecanismo adicional para la absorción exitosa de minerales en los suelos de los bosques tropicales.

Con el microscopio compuesto de bajo poder se puede ver que existe una asociación de las hifas de los hongos con las raicillas superiores de cualquier árbol del bosque pluvial, formando micorrizas —o sea literalmente “raíces fungosas”. Estos son hongos mutualísticos que, a cambio de compuestos de carbón energético de un hospedero, aumenta la absorción de agua de este, así como la de los minerales especialmente el fósforo. Aunque casi todas las plantas, incluyendo a los helechos, licopodios y musgos son capaces de formar micorrizas, la dependencia de los árboles del bosque pluvial de bajura sobre el tipo más común de asociación es crítica (Janos 1977, 1980a, fig. 7.123a). Las plantas de muchas especies de árboles quizás no pueden sobrevivir sin las asociaciones micorrízicas.

Los hongos micorrízicos vesículo-arbusculares se pueden diferenciar de todos los demás hongos que habitan en las raíces por sus hifas dimórficas típicas, efímeras, hifas de paredes delgadas, angostas, quizá, aceptadas salen desde proyecciones angulares unilaterales de hifas aceptadas de gran diámetro (10-15 μ m), de paredes gruesas que a menudo son amarillas o pardas (fig. 7.123 b). La presencia de hifas típicas sobre la superficie de las raíces, sin embargo, no necesariamente indica formaciones micorrízicas; entre las cortezas de las raíces puede haber estructuras de infección —vesículas y arbusculares— (fig. 7-123 e-f). A menudo es difícil ver estas estructuras sin descolorarlas y teñirlas (ver Phillips y Hayman 1970), ya que las raíces de los árboles tropicales a menudo son ásperas y muy pigmentadas.

Aunque las micorrizas vesículo-arbusculares (VA) han sido llamadas “endomicorrizas”, esta terminología es

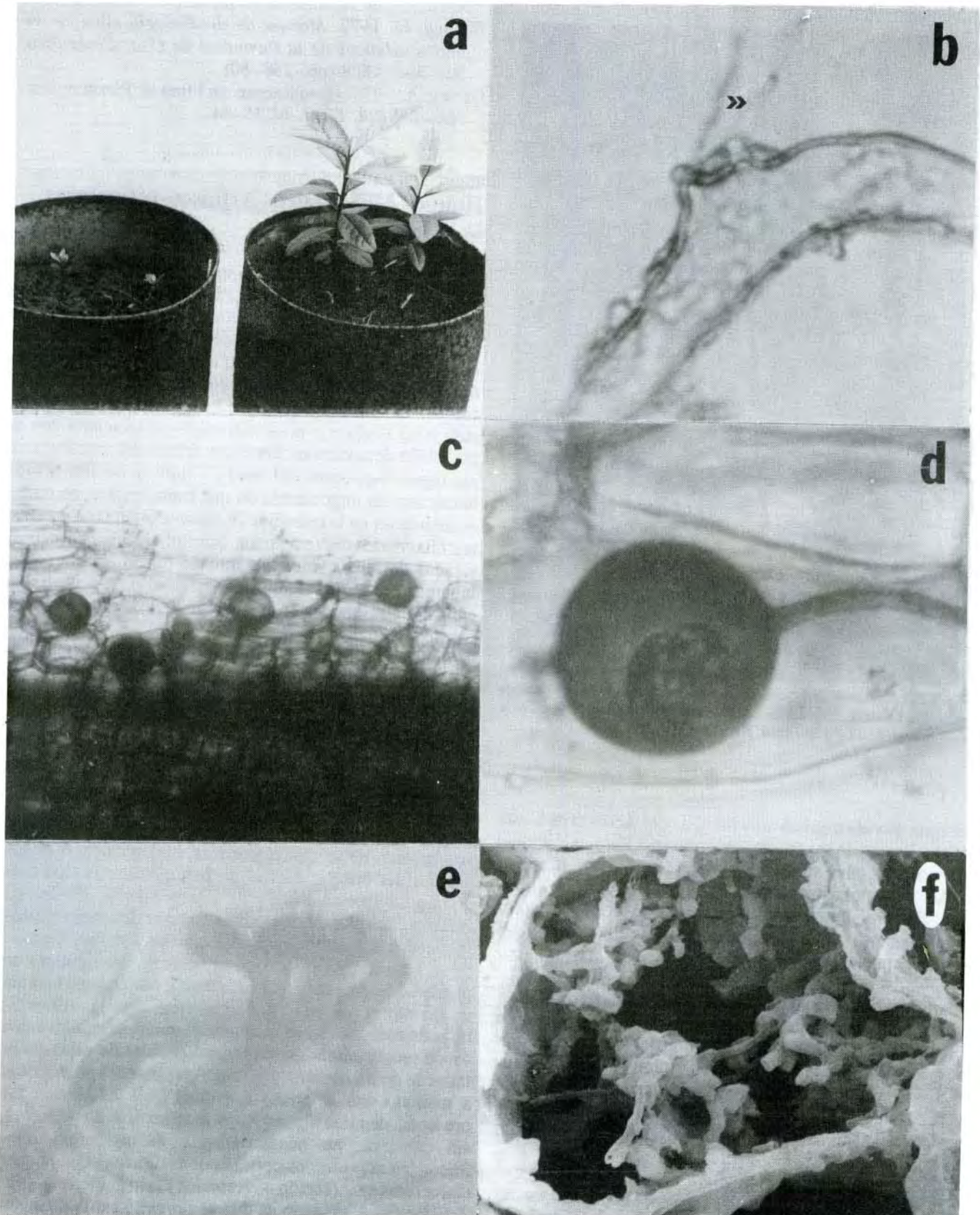


Fig. 7.123 Varios aspectos de hongos micorrízicos arbusco-vesiculares. *a)* Plántulas de cuatro meses de edad de (*Psidium guajava*) sin inocular (izquierda) e inculadas cuatro meses después del tratamiento. *b)* Hifas dimórficas típicas de hongos micorrízicos arbusco-vesiculares con una hifa de pared delgada y de diámetro pequeño (flecha) saliendo de una proyección angular unilateral de una hifa de gran diámetro y de pared gruesa, x 1,000. *c)* Infección vesicular sobre la corteza exterior de una raíz de *Pentaclethra maculosa* después de teñida, x 100. *e)* Espiral hifal dentro de una célula cortical en una raíz de *Bactris gasipaes*, x 500. *f)* Microfotografía con microscopio electrónico de barrido de arbusculos en una célula cortical y raíz de *Zea mays*, x 3,500.

algo engañosa. Existen otras clases de micorrizas (en orquídeas y ericáceas) formadas por hongos de diferentes clases taxonómicas, que también han sido llamadas endomicorrizas, aunque fisiológicamente son diferentes de las vesículo-arbusculares. Además, aunque los aspectos diagnósticos de las micorrizas VA son internas, en término "endo", anula la importancia de las hifas que se extienden desde la raíz hacia el sustrato. Las micorrizas VA deben su eficiencia, con respecto a la absorción de minerales, a una bien distribuida red de hifas absorbentes en el sustrato. Rhodes y Gerdemann (1975) demostraron la transferencia de fósforo radiactivo a través de 10 cm de hifas hasta una raíz. Las hifas están mejor capacitadas que los pelos radicales para absorber iones inmóviles o aquellos de bajas contracciones. Los pelos radicales pueden extenderse únicamente 1-2 cm en el suelo y varios de ellos pueden competir severamente unos con otros porque sus zonas de desgaste de fósforo se traslapan más que aquellas de las hifas. Muchos de los árboles tropicales carecen completamente de pelos radicales o son muy escasos.

Los pelos radicales tienen una ventaja sobre las micorrizas VA cuando se eleva temporalmente la fertilidad, como es el caso de la agricultura de quema y roza, los depósitos volcánicos recientes y posiblemente en porciones de los claros en los bosques (Janos 1980b). A altos niveles de fertilidad algunas plantas pueden rechazar la infección micorrízica y emplear pelos radicales o sistemas radicales sumamente ramificados para la absorción de minerales, evitando así el desgaste de carbono por los hongos. Muchas plantas de cultivo, pastos pioneros y otras hierbas, plantas leñosas como *Carica papaya*, *Trema* spp., *Cecropia*, algunas de las Moraceae, las compuestas leñosas y melastomas pueden actuar de esta manera.

Muchas especies de *Commelinaceae*, *Cyperaceae*, y *Juncaceae* entre las monocotiledóneas, y *Aizoaceae*, *Amaranthaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Fumariaceae*, *Nyctaginaceae*, *Phytolacaceae*, *Polygonaceae*, *Portulacaceae*, y *Urticaceae* entre las dicotiledóneas nunca forman micorrizas. Quizá tengan requisitos de minerales más bajos u otras adaptaciones para la absorción efectiva de minerales en suelos poco fértiles. Al no utilizar a las micorrizas, como especies colonizadoras, adquieren una ventaja competitiva sobre las plantas que necesitan las micorrizas, que pueden experimentar un retraso en su crecimiento mientras esperan la infección. Muchas especies pioneras no son micorrízicas.

Las plantas no micorrízicas pueden afectar la disponibilidad de hongos micorrízicos VA para las especies que sí los necesitan por medio de un antagonismo químico directo contra los hongos o, principalmente al no suplir los componentes de carbono a los hongos (Janos 1975a). Algunas evidencias sugieren que los hongos micorrízicos VA son asociados obligados de las raíces y no pueden crecer saprobióticamente. No se puede cultivar los hongos en condiciones axénicas sin contar con un hospedero. Además, nunca se ha visto que las hifas abandonen las raíces después de la penetración, como podría esperarse si fueran capaces de explotar los recursos externos de car-

bono. La penetración de las células corticales de las raíces no necesariamente indican actividad celulítica, ya que ésta puede lograrse meramente por medios físicos, como lo prueba la formación de apresorios (estructuras físicas de penetración) por los hongos. Al igual que en las especies no micorrízicas, en las especies de plantas que no mantienen la infección a niveles altos de fertilidad, pueden disminuir las poblaciones de hongos.

La sucesión se podría determinar en parte por las interacciones micorrízicas (Janos 1980b). La proporción de plantas en una comunidad que no alberga hongos micorrízicos puede afectar el tamaño de la población y por lo tanto, la disponibilidad de inóculos. La disponibilidad de inóculos micorrízicos y la fertilidad del suelo pueden entonces interactuar para influenciar el resultado de la competencia entre hospederos que dependen en diferentes grados de las micorrizas. La eficiencia inherente de las micorrizas para extraer minerales de suelos antiguos e infértiles probablemente produce especies de árboles fuertemente dependientes de las micorrizas que tienen gran éxito en el bosque maduro.

Ya que la mayoría de las plantas producen micorrizas VA, éstas pueden ser escasas únicamente en áreas alteradas, en sitios inundados permanentemente, o en elevaciones altas. Las alteraciones pueden conducir a poblaciones reducidas de hongos micorrízicos ya sea favoreciendo las plantas no micorrízicas, como en el caso de la dominación de arbustos en potreros pastoreados en exceso (Janos 1975a), o favoreciendo un alto punto de fertilidad que causa que las plantas no mantengan las micorrizas. Los depósitos volcánicos recientes, como los del Volcán Arenal, probablemente carezcan de hongos micorrízicos VA durante algún tiempo, a juzgar por la composición de las especies que colonizan la ceniza. La exposición del subsuelo por los deslizamientos de tierra, por remoción mecánica o por una arada muy profunda también puede reducir el inóculo micorrízico porque las micorrizas VA son obligatoriamente aeróbicas, que las limitan a los horizontes superiores del suelo. También por esta razón los hongos probablemente no se encuentran en sitios inundados, de manera permanente, aunque se ha documentado la infección de algunas plantas acuáticas, plantas de pantanos salobres, y otras especies. No se ha investigado la presencia de infección micorrízica en árboles tropicales de pantano ni en los manglares.

Los hongos que forman micorrizas VA pertenecen a una sola familia, *Endogonaceae*, del mismo orden del moho común del pan negro (*Rhizopus nigricans*). Forman micorrizas VA las especies de cuatro géneros: *Acaulospora* Gerdemann y Trappe, *Gigaspora* Gerdemann y Trappe, *Glomus* Tul. y Tul., y *Sclerocystis* Berk y Broome. En la Selva he encontrado miembros de las cuatro especies, incluyendo dos especies nuevas de *Acaulospora*. Es posible que estos géneros se encuentren en todo el territorio de Costa Rica, aunque no se ha llevado a cabo un censo general. Un quinto género monotípico se puede encontrar en las playas de la Costa Atlántica (ver Boedijn 1930); *Glaziella aurantiaca* (Berk. y Curtis) Cooke pro-

duce esporocarpos huecos de gran tamaño (1,5-5 cm de diámetro), de color anaranjado vivo. No se ha demostrado que forma micorrizas VA, aunque se puede asociar con *Cocos nucifera*, que con toda seguridad necesita las micorrizas (ver Janos 1977). Es posible que *G. aurantiaca* sea dispersada por el agua, y si así fuera, sería de importancia para las plantas que colonizan las playas.

Las esporas y los esporocarpos de los géneros conocidos de micorrizas VA no son tan espectaculares como aquellos de *Glaziella*, sino que son solo estructuras simples por las cuales se puede identificar las especies. Los esporocarpos, racimos de esporas rodeados por hifas, pueden ser producidos por especies de *Glomus* y *Sclerocystis* (fig. 7.124a-c). Los esporocarpos de *Sclerocystis* generalmente se encuentran en aglomeraciones. Generalmente los esporocarpos ni sus agregaciones tienen un diámetro mayor de 2 cm. En sus inicios pueden ser blancos, tornándose pardo claros u oscuros al madurar, y son poco comunes e inconspicuos en el nivel del suelo. He encontrado *Sclerocystis* únicamente dos veces en La Selva, en ambas oportunidades apenas por encima de la superficie, incrustados en un sostén del camino de tablas en la reserva ecológica. Los esporocarpos de *Sclerocystis* pueden contener de treinta a cien esporas y, los de *Glomus* pueden tener miles.

En La Selva, la producción en el suelo de esporas simples desnudas por especies de *Glomus*, *Acaulospora*, y *Gigaspora* es más común que la formación de esporocarpos por especies esporocárpicas (fig. 7.124 d-f). Se puede recoger esporas si se colectan partículas de suelo de buen tamaño y pasándolas en estado húmedo por un pascón y luego separando las esporas con la ayuda de un microscopio de disección. Las esporas de las micorrizas VA son de las más grandes de todos los hongos del suelo; pueden ser de menos de 0,10 mm hasta de 0,5 mm de diámetro. Encontré un promedio de 2,6 esporas de las especies más comunes en muestras de suelo de 400 ml del bosque en La Selva, mientras que encontré 11,5 esporas en muestras similares en un área adyacente de crecimiento secundario.

La esporulación de los hongos micorrízicos VA se correlacionan con el crecimiento discontinuo de las raíces, y es mayor en ambientes estacionales y en suelos cultivados, y menor en el bosque muy húmedo. Aunque encontré la mayoría de las esporas en La Selva, en un área en donde la vegetación había sido cortada, lo que posiblemente causó la muerte masiva de las raíces, el número de esporas fue, sin embargo, de dos magnitudes menos que los que se podría esperar en algunos suelos agrícolas de climas templados. No son bien conocidos los factores que limitan la esporulación y la persistencia de esporas en los trópicos. Quizá las esporas no sobrevivan por mucho tiempo; muchas se encuentran incrustadas con otros hongos y bacterias o en fragmentos. Las esporas probablemente son ricas en lípidos y representan un gran recurso para los organismos del suelo.

Los esporocarpos representan un mayor recurso que las esporas simples y quizás son dispersadas por roedores (Masser, Trappe, y Nussbaum 1978). Durante algunas estaciones en la zona templada del norte, los esporocarpos

constituyen la mayor porción de la dieta de los roedores; digieren las hifas, pero pasan las esporas intactas en las heces. Probablemente en los trópicos las especies de *Sclerocystis* tienen vectores animales debido a que los esporocarpos agregados duros están cubiertos por muchas hifas. En Panamá he visto grillos y cucarachas alimentándose de esporocarpos de *Glomus* aunque la recompensa es muy pobre por la poca cantidad de hifas, ya que estos organismos quizás son depredadores de esporas. La poca producción de esporocarpos en el trópico sugiere que hay consumo oportunístico por los generalistas y no por los depredadores específicos o por los vectores.

Las esporas pueden ser movidas indirectamente por cualquiera de los agentes dispersores de suelos, aunque sean muy grandes y muy pesadas para la dispersión eólica, pero el viento y especialmente el agua pueden afectar su movimiento a distancias largas. Las lombrices y las hormigas pueden trasladar las esporas del suelo a distancias limitadas, las avispas y aves las trasladan a distancias mayores (McIlveen y Cole 1976). Aunque probablemente ambas son vectores insignificantes, debido a la escasez de esporas en los suelos tropicales y al volumen insignificante del suelo removido. No se ha registrado instancias de movimientos de esporas junto con las semillas de un hospedero dependiente de micorrizas. Esto puede ser ventajoso para un hospedero pero, las esporas se producen a una distancia tan grande que una evolución fortuita es poco probable. Los hongos micorrízicos VA no penetran el tejido vascular del hospedero de la manera que lo hacen los hongos patogénicos y no pueden pasar de las raíces nutricias a tallos o ramas. Sin embargo, debería examinarse este fenómeno en las plantas rizóforas.

La dispersión pobre de hongos micorrízicos VA parece ser inconsistente con su inhabilidad para vivir saprofiticamente, pero no necesitan encontrar hospederos específicos. El mismo hongo micorrízico VA puede infectar y estimular el crecimiento de tanto el maíz como el árbol de tulipán. En La Selva, he recobrado únicamente cuatro especies de hongos micorrízicos de plantas inoculadas de veintiocho especies (diecinueve familias) que mostraron una respuesta positiva de crecimiento a las micorrizas. Si una sola especie de hongos hubiera infectado una sola especie hospedera, este resultado ameritaría ámbitos más amplios para hongos y hospederos (Janos 1975b, 1977, 1980a).

Los hongos micorrízicos VA no tienen especificidad para un hospedero determinado, aunque algunas especies están mejor adaptadas para ciertos tipos de suelos. Por ejemplo, algunas especies de *Acaulospora* crecen mejor en suelos ácidos. Estas diferencias de tolerancia a ciertas condiciones de suelos entre los hongos micorrízicos VA pueden producir diferencias en la inefectividad, la cantidad de infección desarrollada por ciertos inóculos, y en la efectividad y la habilidad para estimular el crecimiento en el hospedero. Las diferencias en la efectividad han sido confundidas con la especificidad hacia cierto hospedero. Las especies de hongos micorrízicos VA son capaces de infectar casi cualquier hospedero, aunque no puedan mejorar su crecimiento bajo ciertas condiciones. Lo único

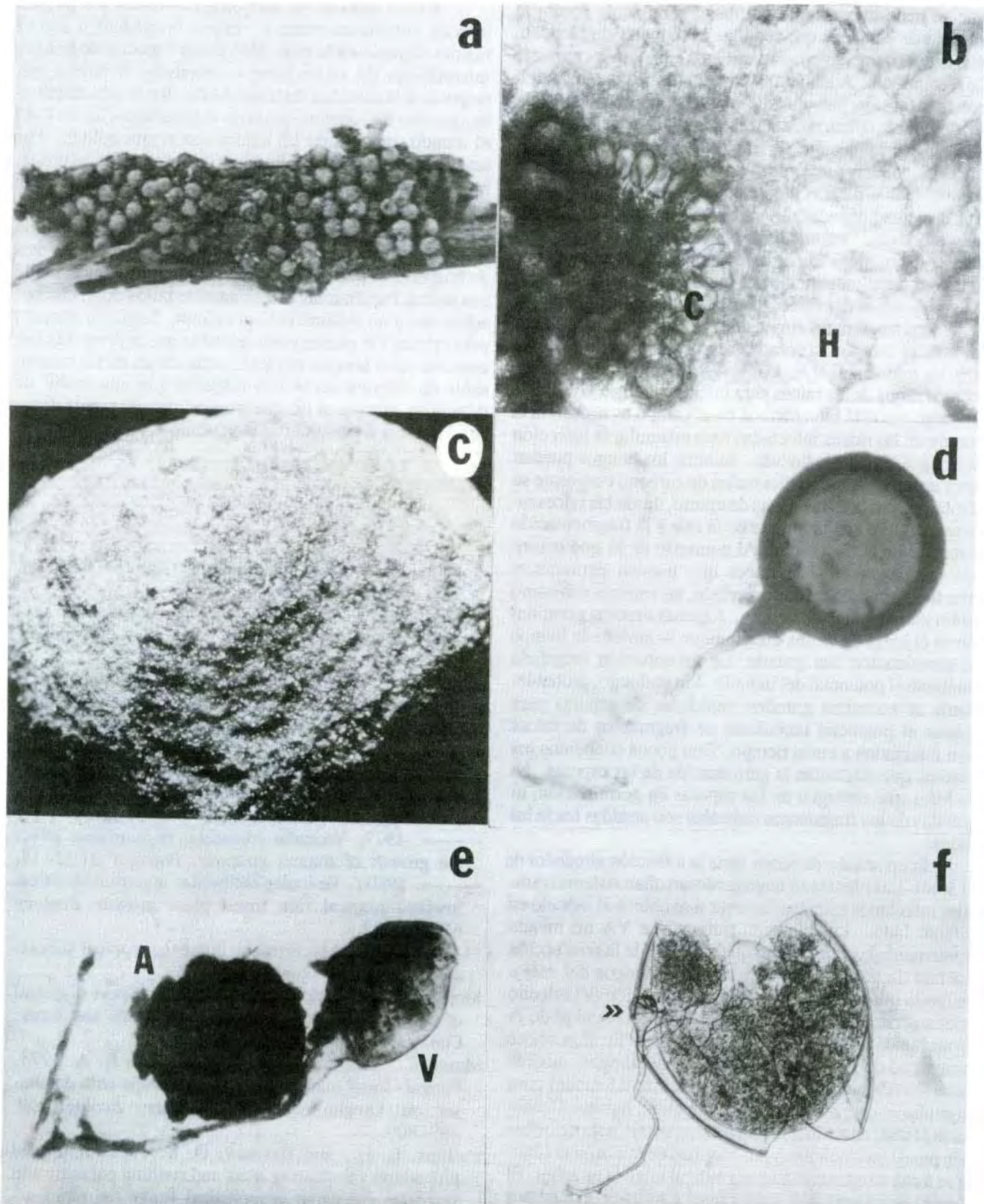


Fig. 7.124 Esporocarpos y esporas de hongos micorrízicos vesículo-arbusculares. *a)* Esporocarpos de *Sclerocystis coremioides* Berk y Broome sobre un fragmento de madera, x 5. *b)* corte transversal de *Sclerocystis dussii* (Pat.) von Hohn. Esporocarpo delimitado por una capa exterior de extremos hifales infladas radialmente (*H*) que encierran las clamidósporas (*C*) en un hemisferio de una capa alrededor del plexo central de la hifa, x 100. *c)* Corte transversal de un esporocarpo de *Glomus pulvinatus*(Hennings) Trappe y Gerdemann. Se disciernen las esporas simples, x 7. *d)* Clamidósporas de *Glomus mosseae* (Nicol. y Gerd) Gerdemann y Trappe recogidas de la tierra con un pascón húmedo, x 300. *e)* Azigospora (*A*) de *Acaulospora* sp., de tierra adherida lateralmente a su hifa subtendida, que termina en una fascículo parcialmente desinflado (*V*), x 250. *f)* Azigospora rota de *Gigaspora* sp. mostrando la pared doble y el suspensor vulvoso (*flecha*) característico del género, x 150.

que se necesita para que un huésped no actúe contra la especie de hongo es que reponga el desgaste de carbono, que necesariamente no se manifiesta como un incremento de crecimiento. Además, los hospederos no pueden anticipar la infección por una sucesión óptima de hongos, de modo que no deben rechazar los mutualistas subóptimos. Así, la composición de las poblaciones de hongos micorrízicos VA pueden influenciar la composición de la comunidad de plantas aumentando la habilidad competitiva de estos hospederos para con las especies de hongos más efectivas. Es menos probable que los hospederos afecten la composición de especies de hongos a menos que lo hicieran indirectamente por medio de modificaciones a las condiciones del suelo, tales como la acidez.

Los fragmentos frescos de raíces absorbentes colectadas en el campo, así como las esporas sirven de inóculos para las micorrizas VA. Los hongos se alejan de los fragmentos secos de las raíces para infectar a raíces vivas. Sin embargo, no está bien claro si en el campo es necesaria la muerte de las raíces infectadas para estimular la infección de hongos en raíces nuevas. Aunque los hongos puedan tener acceso a fuentes adicionales de carbono conforme su disponibilidad, la falta de vías de egreso, desde las raíces intactas, sugiere que la muerte de la raíz y la fragmentación aumentan la ineffectividad. Al contrario de lo que ocurre con los fragmentos de raíces que pueden permanecer infectivas por solo un corto período, las esporas son como diminutas cápsulas de tiempo. Algunas esporas germinarán en el lapso de varios días, aunque su ámbito de tiempo de germinación sea grande. La germinación retardada mantiene el potencial del inóculo. Sin embargo, probablemente se necesitan grandes cantidades de esporas para igualar el potencial inoculante de fragmentos de raíces bien infectados a corto tiempo. Son pocos conocidos los factores que estimulan la germinación de las esporas. Ni las hifas que emergen de las esporas en germinación, ni aquellas de los fragmentos radicales son atraídas hacia las raíces.

Poco se sabe de cómo varía la infección alrededor de un árbol. Las plantas en macetas desarrollan sistemas radicales infectados asimétricamente si se coloca el inóculo en un solo lado. La infección micorrízica VA no invade rápidamente las raíces, sino que depende de la reinfección repetida de propágulos adicionales de hongos del suelo. De modo que así se mantiene la diseminación del micelio en el sustrato, sobre el cual depende la efectividad de la absorción de minerales por las micorrizas. Se desconoce la cantidad de infección necesaria (generalmente medida como porcentaje de la longitud de la raíz infectada) para estimular el crecimiento en el hospedero, aunque Gerdemann (1968) advirtió que aún un porcentaje bajo de infección puede producir una gran cantidad de micorrizas cuando se toma en cuenta el sistema radical total de un árbol. El número de conexiones entre raíces e hifas en el sustrato puede mejor reflejar la capacidad de asistir en la absorción de minerales que el porcentaje de infección. La infección puede disminuir por la sombra de los hospederos. Las especies de los claros pueden requerir la luz completa del sol para aumentar el número de micorrizas que albergan.

Varias especies de hongos micorrízicos VA pueden infectar simultáneamente el mismo hospedero y aún el mismo extremo de la raíz. Hay pocas especies de hongos micorrízicos VA en los bosques tropicales de bajura, con respecto a la cantidad de hospederos. En la actualidad se ha descrito únicamente cerca de sesenta especies en todo el mundo, muchas de las cuales son cosmopolitas. Por tener los hongos una amplia gama de hospederos, es probable que éstos, dentro de un hábitat, exploten las mismas asociaciones de hongos y por lo tanto tengan capacidades similares para obtener minerales. Excepto en el caso de rotura de las hifas, es posible que varias especies diferentes de hospederos puedan tener fuentes micorrízicas uniéndose sus raíces, haciéndolas efectivamente tallos competitivos adheridos a un sistema radical común. Según la relación micorrízica VA parece poco probable que la diversidad de especies en el bosque tropical pueda ser un nicho responsable de diferenciación con respecto a la absorción de minerales, aunque el bosque tropical pluvial pueda deber su existencia a las micorrizas vesículo-arbusculares.

- Boedijn, K. B. 1930. Die Gattung *Glaziella* Berkeley. *Bull. Jard. Bot. Buitenzorg.*, ser. 3., 11:57–66.
- Gerdemann, J. W. 1968. Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. *Ann. Rev. Phytopath.* 6:397–418.
- Janos, D. P. 1975a. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth in a Costa Rican lowland rainforest. Ph.D. diss., University of Michigan.
- . 1975b. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on lowland tropical rainforest trees. In *Endomycorrhizas*, ed. F. E. Sanders, B. Mosse, and P. B. Tinker, pp. 437–46. London: Academic Press.
- . 1977. Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect the growth of *Bactris gasipaes*. *Pincipes* 21:12–18.
- . 1980a. Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology* 61:151–162.
- . 1980b. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12(suppl.):56–64.
- McIlveen, W. D., and Cole, H., Jr. 1976. Spore dispersal of Endogonaceae by worms, ants, wasps and birds. *Can. J. Bot.* 54:1486–89.
- Maser, C.; Trappe, J. M.; and Nussbaum, R. A. 1978. Fungal–small mammal interrelationships with emphasis on Oregon coniferous forests. *Ecology* 59:799–809.
- Phillips, L. H., and Hayman, D. S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Brit. Myc. Soc.* 55:158–61.
- Rhodes, L. H., and Gerdemann, J. W. 1975. Phosphate uptake zones of mycorrhizal and non-mycorrhizal onions. *New Phytol.* 75:555–61.

Stark, N. M., and Jordan, C. F. 1978. Nutrient retention by the root mat of an Amazonian rain forest. *Ecology* 59:434–37.

***Virola sebifera* (Fruta Dorada, Wild Nutmeg)**
G. S. Hartshorn

La familia *Myristicaceae* es pantrópica y pequeña, y es mejor conocida como la fuente de la nuez moscada (*Myristica fragrans*), nativa de las Molucas de la India Oriental. *Virola* (fig. 7.125) es el género más grande de las cinco neotropicales, y la mayoría de las especies son de las Cuencas del Amazonas. El ámbito de *V. sebifera* es de Bolivia y el sur de Brasil hasta Nicaragua; en Costa Rica se le encuentra en las zonas de vida tropicales húmedas, muy húmeda, muy húmeda de premontano y de premontano pluvial. Es un árbol del dosel hasta de 40 m de altura y 80 cm DAP, con un fuste recto, cilíndrico y de gambas pequeñas.

Todas las *Myristicaceae* tienen ramas ligeramente retorcidas alrededor de un tallo fuertemente monopodial. La mayoría, incluyendo *V. sebifera*, tienen savia roja acuosa en la corteza interior. Las hojas de *V. sebifera* son simples, alternas, enteras, sin estípulas, con venas secundarias paralelas, espaciadas uniformemente, de un promedio de una por centímetro a lo largo de la vena central. Las ramitas y hojas tienen una pubescencia abundante de color de herrumbre.

Los individuos de la especie son dioecios, de flores muy pequeñas (fig. 7.125). Frankie, Baker, y Opler (1974) informan de floraciones en La Selva desde diciembre a marzo. Los frutos son cápsulas dehiscentes, bivalvas de aproximadamente 8-10 mm de largo (fig. 7.125). La semilla única está cubierta por un arilo lacinado de color rojo vivo, que es muy atractivo para las aves frugívoras grandes y medianas. Los pájaros sacan la semilla de las valvas parcialmente abiertas, consumen la semilla para remover el arilo en su molleja, y luego regurgitan la semilla; a menudo la semilla pasa a través del intestino. Los frutos maduran de junio a octubre en La Selva.

Las plántulas de *V. sebifera* son tolerantes a la sombra y responden vigorosamente a los claros en el dosel.

Duke, J. A. 1962. *Myristicaceae*. In *Flora of Panama*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 49:221–22.

Frankie, G. W.; Baker, H. G.; and Opler, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881–919.

Whitmore, J. L., and Hartshorn, G. S. 1969. *Literature review of common tropical trees*. Contribution no. 8. Seattle: College of Forest Resources, University of Washington.



Fig. 7.125 *Virola sebifera*: (arriba) Rama con flores (octubre 1973) y frutos (abajo); el fruto fue abierto de la misma manera que se dehisca para mostrar la semilla arilada (derecha) y la semilla desnuda (arriba). Finca La Selva, distrito de Sarapiquí, Costa Rica (foto superior, G. S. Hartshorn; inferior, D.H. Janzen).

***Welfia georgii* (Palmae)**
(Palmito, Palma Conga, Welfia Palm)
J. Vandermeer

El ámbito de *Welfiageorgii* es del Chocó en Colombia Occidental hasta el Río San Juan en el sur de Nicaragua (Wessels Boer 1968). Es un componente relativamente

vamente poco común de los bosques prístinos tropicales, como lo son muchas especies de árboles; en la Península de Osa se le encuentra como tal, aunque a menudo hay una abundancia extrema relativa. La vertiente del Río Sarapiquí es una de estas áreas, siendo la estación experimental de La Selva, un área de alta densidad. Únicamente *Pentaclethra macroloba* es más abundante, y en algunas partes de la estación experimental *Welfia* es aun más abundante. *Welfia* requiere un hábitat de relativa alta precipitación, de modo que en la Provincia de Guanacaste no se le encuentra del todo. En Costa Rica, pues, *W. georgii* es poco común en las bajuras del Pacífico Sur así como en las áreas periféricas de las bajuras del este; no se encuentra del todo en elevaciones mayores ni en bosques secos, y es muy abundante en las bajuras del Atlántico, en áreas de gran precipitación, cerca de las bases de las montañas con exposición hacia el este.

Su hábitat es el bosque prístino muy húmedo, aunque sobrevive en su estado adulto en campo abierto. Junto con *Socratea durissima* e *Iriartea gigantea*, los árboles de *Welfia* con frecuencia se dejan en pie cuando se tala el bosque. Parece ser especialmente abundante en aquellos bosques en donde se forman pequeños claros de luz, o sea en donde la formación de claros es alta.

Aparentemente *Welfia* crece mejor en condiciones de luz moderadas a muy altas. Si se toma en consideración la estructura dinámica del bosque se le puede llamar especie de “claros menores de luz”, ya que crece muy bien en áreas pequeñas de luz difusa, a la sombra de árboles mayores. En los claros mayores crece muy bien, aunque típicamente rebasada por una gran cantidad de especies secundarias de rápido crecimiento. Al establecerse una plántula (fig. 7.126a) en una situación de clímax relativamente oscura, aparentemente se desarrolla muy lentamente, si acaso se desarrolla del todo, hasta que haya un claro de luz al caer otro árbol. El régimen lumínico aumentado localmente, entonces permite que la plántula crezca rápidamente. Este crecimiento continúa hasta que venza la competencia de las especies de crecimiento secundario o hasta que falte la luz al cerrarse el claro. Si la luz escasea antes que se cierre el claro, la plántula (ahora algo más grande) de nuevo crece muy lentamente esperando la caída de otro árbol. Si alguna especie de crecimiento secundario sobrepasa a la plántula—lo que es muy posible en los claros grandes o “mayores”— la plántula muere (Vandermeer, Stout, y Miller 1975).

Así como la especie parece ser afectada por la estructura general del bosque, también contribuye grande-

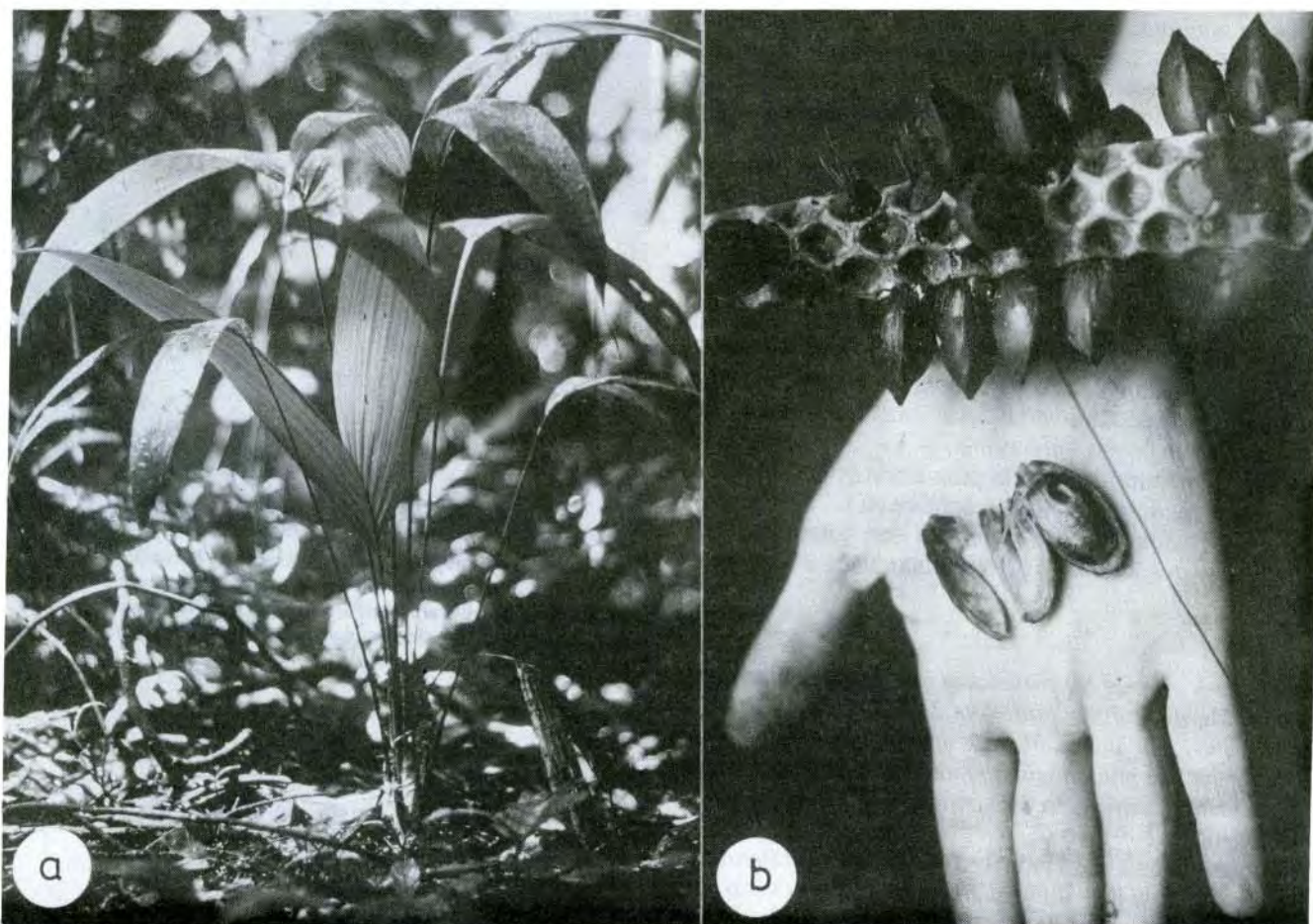


Fig. 7.126 *Welfia georgii*: a) Plántula muy joven en el piso del bosque. Finca La Selva, distrito de Sarapiquí, Costa Rica. b) Sección de una infrutescencia (arriba) y fruto abierto mostrando la cubierta y la nuez. Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

mente a esa estructura. Por ejemplo, al formar un ejemplar adulto un dosel relativamente denso, se producen condiciones relativamente oscuras alrededor de su base. Además las grandes y pesadas frondas causan grandes daños físicos al caer, a menudo matando las plántulas y mamones pequeños tanto de otras especies, como de las propias Hartshorn 1975; Vandermeer 1977).

El hábito de crecimiento de esta especie es similar al de las demás palmeras que sufren la llamada fase de establecimiento. Al germinar, aparece una hoja con dos foliolos; las pocas hojas subsiguientes tienen cada una dos foliolos que van aumentando de tamaño con cada hoja nueva sucesiva. Los foliolos se hacen más grandes con la salida de hojas nuevas, según las condiciones locales de luz (Vandermeer, Stout, y Miller 1975). Después de haber producido cierta cantidad de hojas y de haber alcanzado los folios un ancho determinado, las hojas siguientes muestran un aumento en el número de foliolos. Cada hoja sucesiva, bajo condiciones apropiadas de luz, tiene más foliolos que la anterior hasta cierto estado, cuando el árbol comienza a desarrollarse hacia arriba. Tomlinson (1960) describe un patrón similar para las palmas en general y Kiew (1972) para *Iguanura geonomaeformis* Mart. (Vandermeer, Stout y Miller 1975). El árbol entonces se desarrolla hacia arriba hasta alcanzar una altura de 8 a 20 m, cuando empieza a producir frutos. Con el fin de poder discutir las diferentes etapas de crecimiento, las he dividido en (1) plántulas, para aquellos individuos cuyas hojas no contienen más de dos foliolos, (2) mamones, para aquellos individuos cuyas hojas contienen más de dos foliolos y que carecen de un tronco definido, (3) juveniles, para aquellos individuos que tienen un tronco definido pero que no han alcanzado el tamaño para producir frutos, y (4) adultos, para aquellos individuos con suficiente tamaño para fructificar. Los datos preliminares indican que hay una tasa de sobrevivencia de cerca de 62% para las plántulas, cerca de 94% para los mamones, y superior a 99% para los juveniles y adultos.

La inflorescencia está compuesta por cuatro a seis racimos ramificados. Cada raquis contiene un gran número de facetas, cada una de ellas con cuatro flores, tres de las cuales son masculinas y una femenina. Cuando un individuo comienza a florecer, es común la siguiente secuencia: primero, se abren las flores masculinas en una sección de cada raquis. La flor masculina es blanca, con anteras largas y obvias y dura sólo un día. En cada raquis se abre un manojo de flores nuevas cada día durante cerca de 10-15 días sucesivos. Luego, la inflorescencia entra en un estado de latencia durante 1 ó 2 días — no se producen flores masculinas ni femeninas durante este período. Después, todas las flores femeninas se abren simultáneamente y permanecen en la inflorescencia de 2 a 4 días. Estas flores femeninas son semejantes a las masculinas, tanto por su color, como por la naturaleza alargada de sus pétalos que las hacen semejantes a las anteras. M. Baudoin (com. pers.) sugiere que las flores femeninas imitan a las masculinas. Luego que un grupo de abejas establece su territorio, en el que se incluye un ejemplar de *Welfia* con flores masculinas, al cambiar el árbol a la

floración femenina, se supone que engaña al insecto, haciéndole creer que está visitando las flores masculinas.

Se ha observado una gran cantidad de especies de insectos (especialmente abejas) visitando las flores de *Welfia*, aunque los más comunes son abejas *Trigona* y abejones curculiónidos pequeños. Parece que la mayor parte de la polinización se lleva a cabo por las abejas, pero la dispersión a grandes distancias puede ser por medio de los abejones. En una instancia he visto un abejón transportar polen a más de 300 m de distancia.

Los frutos, en infructescencias grandes (fig. 7.126b), están pegados por debajo de la copa. Cada nuez está cubierta por un mesocarpo pulposo y dulce, que a su vez está cubierto por un ectocarpo relativamente suave que algunos pájaros y mamíferos pueden remover con facilidad. Al madurar los frutos, caen al suelo; a menudo algunos animales los aflojan, acelerando así su caída, pero siempre caen directamente debajo del árbol progenitor. Los depredadores de semillas nunca atacan las nueces, aunque las larvas de un abejón pequeño las atacan antes de caer del árbol los frutos maduros.

Se cree que por lo menos hay nueve especies de mamíferos y pájaros involucrados en la dispersión de las semillas. He visto martillas (*Potos flavus*) y ardillas (*Sciurus* sp) pelando los frutos, comiendo el mesocarpo y dejando caer las nueces. También se ha visto a monos (*Cebus capucinus*) despegar un raquis entero, masticar el ectocarpo de los frutos individuales, comer el mesocarpo y dejar caer el fruto sin dañar junto con los pedazos del raquis. Se ha visto a guatusas (*Dasyprocta punctata*) recoger frutos del suelo, pelarlos, comer el mesocarpo y la nuez o dejarla caer al suelo. Se ha capturado guatusas y tres especies de roedores pequeños (*Heteromys desmarestianus*, *Hoplomys gymnurus*, y *Proechimys semipinosus*) usando frutos de *W. georgii* como cebo. El consumo del mesocarpo y la nuez por guatusas, *H. desmarestianus*, y *H. gymnurus* en cautiverio depende altamente del número de frutos que se les ofrece y la disponibilidad de otras fuentes alimenticias. Con frecuencia se encuentran nueces en las heces de pájaros debajo de los árboles de *Welfia* en fruto. Las loras en cautiverio (*Amazona* sp.) remueven el ectocarpo, raspan el mesocarpo y dejan caer la nuez. Sospecho que las heces que contienen nueces debajo de los árboles de *Welfia* son de tucanes (*Ramphastos sulfuratus*), aunque no se ha comprobado por observaciones directas.

La mayor parte de los frutos caen en julio, agosto y septiembre (Vandermeer, Stout, y Risch 1979), las semillas dentro de los frutos maduros y una fracción significativa cae en forma de nueces, por haber sido abiertas por animales arbóreos. Las tasas diarias sobre la remoción de semillas o frutas colocadas en el suelo puede variar de un año a otro (promedio de 70-80% en un año hasta 7 a 8% en el siguiente). La tasa diaria se relaciona significativamente con el número de semillas que cae en un área dada, lo que significa que el árbol está saciando las necesidades tanto de los depredadores como de los agentes de dispersión.

Un análisis preliminar de una gran cantidad de datos demográficos de esta especie, en la estación experimental

de La Selva, muestra que no existe una distribución estable por edad. Además, aparentemente la población está creciendo a una tasa lenta pero positiva.

- Hartshorn, G. S. 1975. A matrix model of tree population dynamics, In *Tropical ecological systems: Trends in terrestrial and aquatic research*, ed. F. B. Golley and E. Medina. New York: Springer-Verlag.
- Kiew, R. 1972. The natural history of *Iguanura geonomaeformis* Martius: A Malayan undergrowth palmlet. *Principes* 16:3–10.
- Tomlinson, P. B. 1960. Essays on the morphology of palms. II. The early growth of the palm. *Principes* 4:140–43.
- Vandermeer, J. H. 1977. Notes on density dependence in *Welfia georgii*, a lowland rainforest palm from Costa Rica. *Brenesia* 10/11:1–15.
- Vandermeer, J. H.; Stout, J.; and Miller, G. 1975. Growth rates of *Welfia georgii*, *Socratea durissima*, and *Iriartia gigantea* under various conditions in a natural rainforest in Costa Rica. *Principes* 18:148–54.
- Vandermeer, J. H.; Stout, J.; and Risch, S. 1979. Seed dispersal of a common Costa Rican rainforest palm (*Welfia georgii*). *Trop. Ecol.* 20:17–26.
- Wessels Boer, J. G. 1968. The geonomid palms. *Verhand. Koninklijke Nederl. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk. Tweede Reeks*, 58, no. 1:1–202.

Zamia skinneri* y *Z. fairchildiana
(*Cycadaceae*)
(*Zamia*, Palmera Siempre Verde)
P. J. DeVries

El género *Zamia* (*Cycadaceae*) se encuentra desde el sur de Estados Unidos hasta Sur América Tropical. Es de las plantas más antiguas, está representada en los registros fósiles y a menudo se le clasifica como “fósil viviente”. Las especies costarricenses de *Zamia* son plantas del sotobosque en los bosques muy húmedos desde el nivel del mar hasta cerca de 1.000 m de altura. Superficialmente son similares a palmeras pequeñas, de raíces pivotantes largas, perennifolias y dioecias. *Z. skinneri* es de la Vertiente Atlántica, con hojas corrugadas rígidas, de color verde oscuro, y la altura promedio del tallo es menos de un metro en las plantas adultas. *Z. fairchildiana* es de la Vertiente Pacífica, desde cerca de Punta Quepos hacia el sur hasta Panamá. No se le encuentra en aquellas partes del bosque caducifolio que tienen una época seca muy marcada. Sus hojas son más delgadas y lisas y en el Parque Nacional Corcovado pueden llegar a una altura de 2 m.

En ambas especies las inflorescencias, en forma de conos (*fig. 7.127*) salen desde la base de las frondas, más o menos desde febrero hasta mayo. Las plantas masculinas producen de uno a seis conos consecutivamente, liberando polen en forma continua durante 4 ó 6 semanas. En la literatura, se considera que todas las cicadas son polinizadas por el viento. Yo he visto abejas *Trigona* recogiendo

polen en las inflorescencias masculinas en la Península de Osa. Estas observaciones, además de la ausencia relativa de viento en el hábitat del bosque pluvial, en donde se encuentran las especies costarricenses de *Zamia*, y el hecho de que Chamberlain (1965) dice que la gota de polinización tiene un alto contenido de azúcar, me hace sospechar que estas especies dependen por lo menos en parte de los insectos como vectores de polen. En ninguna parte del mundo hay datos publicados sobre la polinización de *Zamia*. Los óvulos se convierten en frutos de tamaño máximo sin necesidad de que sean polinizados, pero sus semillas son huecas y conforme se inflama el cono femenino, las semillas, de testa de color rojo vivo, quedan expuestas a través de porciones peltadas del cono y pueden permanecer intactas durante más de un año en el campo.

En el campo las semillas se dispersan cuando se pudren las partes del cono. Las semillas caen al suelo y con el tiempo forman aglomeraciones de plántulas alrededor de las plantas femeninas. En las pendientes, algunas semillas ruedan cuesta abajo o en las orillas de los ríos son transportadas por el agua. En Talamanca, en la Península de Osa y en otras áreas montañosas de Costa Rica las plantas crecen generalmente en las cimas de las colinas y no se encuentran en los valles o en las áreas intermedias. No he visto semillas de ninguna de las dos especies con



Fig. 7.127 Zamia. Infrutescencia inmadura. San Pedrillo, Parque Nacional Corcovado. Península de Osa, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

daños causados por picoteo de aves, por las garras o dientes de animales ni con señas de daños que indicaran que hay un agente potencial vertebrado de dispersión lo que parece insólito, ya que aparentemente las semillas son muy atractivas para los animales. La única mención de un posible agente de dispersión en cícadas en la de Chamberlain (1965) quien cita a los mandriles como los principales depredadores de semillas de cícadas del Viejo Mundo, *Encephalartos caffer*. No hay relatos publicados con respecto al consumo o dispersión de semillas de *Zamia*.

Todas las *Zamia* y las cícadas, en general, están bien protegidas químicamente por azoxiglicósidos (Dossaji 1974). En el ganado estas toxinas causan parálisis y muerte (Mason y Whiting 1966) y son altamente tóxicas para los humanos. Las larvas de la mariposa *Eumaeus minyas* (Lycaenidae) se alimentan de las hojas, tallos, partes del cono y la testa de la semilla. Se cree que estas larvas adquieren protección química por medio de las toxinas de la planta (Dvries 1976) como ha sido demostrado en el caso de la palomilla *Seirarctia echo* por Teas (1967). Las defoliaciones sucesivas por larvas de *E. minyas* pueden ser fatales para la planta, y también las hojas son minadas por

un díptero no identificado (G. Vogt. com. pers.). Además de estos dos casos, no he visto otros ejemplos de herbivoría en especies de *Zamia* en Costa Rica. Las raíces se usan como un almidón alimenticio después de ser hervidas varias veces, y los indios Cabécar y Bribri de Talamanca usan un extracto para tratar las mordeduras de serpientes.

Chamberlain, C. J. 1965. *The living cycads*. New York: Hafner.

DeVries, P. J. 1976. Notes on the behavior of *Eumaeus minyas* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Costa Rica. *Brenesia* 8:103.

Dossaji, S. F. 1974. The distribution of azoxyglycosides, amino acids, and biflavonoids in the order Cycadales: Their taxonomic, phylogenetic, and toxicological significance. Ph.D. diss., University of Texas.

Mason, M. M., and Whiting, M. G. 1966. Demyelination in the bovine spinal cord caused by *Zamia* neurotoxicity. *Fedn. Proc.* 25:533.

Teas, H. 1967. Cycasin synthesis in *Seirarctia echo* (Lepidoptera) larvae fed methylazoxymethanol. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 26:687-90.

CAPITULO 8

REPTILES Y ANFIBIOS

INTRODUCCION

N.J. Scott y S. Limerick.

Por muchos años, Costa Rica ha sido centro de interés para biólogos de campo. Pocos lugares en el mundo combinan tanta diversidad de hábitats con una fauna y una flora tropicales tan ricas. En pocas horas de viaje sobre buenos caminos se puede encontrar costas marinas, arrecifes coralinos, bosques pluviales y páramos. En esto, la herpetofauna no es una excepción. Varias generaciones de científicos costarricenses y extranjeros han aprovechado la oportunidad para estudiar la abundante fauna, generando una gran cantidad de información sobre los reptiles y anfibios.

Mucha de la voluminosa literatura herpetológica será revisada de una u otra forma en los informes sobre especies individuales; pero, es conveniente, señalar tres publicaciones que resumen el fondo evolutivo y ecológico de la herpetofauna costarricense. Savage (1966) caracterizó los elementos faunísticos históricos y la fuerzas geológicas que se combinaron para crear la herpetofauna moderna; Duellman (1966a) trazó las divisiones ecológicas de Centroamérica y describió los patrones asociados de la herpetofauna. Scott (1976) comparó las faunas costarricenses con aquellas de otras regiones tropicales.

Este informe fue diseñado como introducción a algunos aspectos ecológicos y evolutivos de la herpetofauna costarricense. El escogimiento de temas se basó en varios criterios, entre ellos: nuestro interés, una amplia gama taxonómica, disponibilidad de información, la "importancia" de grupo y la facilidad de estudio. En cada sección la información se colocó dentro de un marco ecológico-evolutivo con el propósito de generar hipótesis para estudios posteriores. La sección sobre la reproducción en los anfibios examina sus variados aspectos y discute las oportunidades y presiones selectivas encontradas por los anfibios en una diversidad de hábitats. Esta área de estudio tiene una literatura rica aunque se desconocen muchos aspectos de la biología de reproducción de los anfibios. La parte que discute la defensa de los anuros sirve para introducir un tema de rápida expansión, casi ignorado hasta hace poco. Creemos que los aspectos ecológicos de cómo los anfibios evitan la depredación van a recibir mucha atención en el futuro. El trabajar con lagartijas diurnas



Boa constrictor adulta matando un coatá adulto (pisote; *Nasua narica*) en el sotobosque, Finca Taboga, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

generalmente es fácil, lo que muchos científicos han aprovechado. Esta es otra área que debería generar mucha información. La sección final sobre tortugas y cocodrilos se incluye porque sus características biológicas tienden a ser similares y además son los reptiles más importantes desde el punto de vista de la conservación y de la economía.

Será necesario definir algunos términos generales. En esta introducción, las tierras bajas comprenden elevaciones menores de 800 m, las intermedias a elevaciones que van de 600 m a 1.700 m y las tierras altas, elevaciones sobre 1.700 m. "Seca" se refiere a áreas con menos de 2.000 mm de precipitación anual (la mayoría de las tierras bajas de la Provincia de Guanacaste, el norte de la Provincia de Puntarenas y el piso del Valle Central) y "Húmeda" incluye el resto del país.

BIOLOGIA DE REPRODUCCION DE LOS ANFIBIOS

Las ranas norteamericanas tienen una historia natural generalizada, conocida por la mayoría de la gente. Los machos cantan cerca de un estanque, las hembras se aproximan, la pareja entra en amplexo y los huevos son fertilizados en el momento de la oviposición. A los pocos días los renacuajos emergen, se alimentan de detritus y algas y crecen. Después de un período variable se transforman en

ranas, generalmente en tierra. Este panorama, con algunas variantes menores, describe la biología de reproducción de la mayoría de las ranas de los Estados Unidos. Sin embargo, en Florida y el suroeste de los Estados Unidos hay un pequeño grupo de ranas que son los únicos representantes estadounidenses de la familia americana tropical *Leptodactylidae*, grupo que muestra un comportamiento de reproducción muy diferente. Las ranas *Syrhophyus*, *Halactophryne* y la rana introducida de invernadero (*Eleutherodactylus*) ponen huevos de gran vitelo en lugares húmedos sobre la tierra. La etapa de renacuajo se desarrolla dentro del huevo y, de ahí, emerge una ranita. Este modo de reproducción se llama *desarrollo directo*. En *Leptodactylus*, el género restante de esta familia en Estados Unidos, el macho bate un nido de espuma formado por semen y secreciones mucosas de la hembra. El nido protege a los huevos y renacuajos hasta que estén lo suficientemente grandes para trasladarse al estanque.

El patrón generalizado descrito anteriormente podría aplicarse también a muchas salamandras estadounidenses. Sin embargo, varias ponen huevos terrestres que producen, ya sea, larvas que completan su desarrollo en el agua, o crías completamente terrestres con la misma forma corporal de los adultos. Otras diferencias, entre las salamandras y la reproducción generalizada de la rana, son los patrones de cortejo (las salamandras, a diferencia de la

TABLE 8.1 Reproductive Modes of Costa Rican Amphibians

Site of Development	Gymnophiona	Caudata	Anura	
	Caeciliidae	Plethodontidae	Rhinophrynidae	Microhylidae
I. Eggs and larvae in water				
A. Unconstrained body of water				
1. Temporary pond			1	2
2. Stream				
3. Permanent pond				
B. Arboreal water				
1. Tree cavities				
2. Bromeliads				
C. Constructed basins				
II. Eggs out of water, larvae develop in water				
A. Eggs on vegetation over water				
1. Temporary pond				
2. Stream				
B. Eggs in foam nest				
C. Eggs on land, larvae carried to water				
III. Neither eggs nor larva in water				
A. Direct development		24		
B. Viviparity	3			
IV. Unknown				
Total	3	24		

Fuentes: Datos para Caeciliidae de Wake (1977); Salamandras de Wake y Lynch (1976); Rhinophrynidae de Stuart (1961); Microhílidos de observaciones personales y Nelson (1972); Leptodactilos de Heyer (1969), Starrett (1973), y Breder (1946); Bufónidos de observaciones personales,

mayoría de los anuros, no tienen canto) y fertilización (todas menos una especie de salamandra de los Estados Unidos tienen fertilización interna). Varias especies y poblaciones de salamandras son acuáticas durante toda su vida.

En contraposición, los anfibios costarricenses presentan una diversidad increíble de comportamiento reproductivo, sólo insinuado en los anfibios estadounidenses. Una de las dos adaptaciones reproductivas de los leptodáctilos anteriormente descrita ocurre en más de cuarenta especies y son comunes otras formas de reproducción. Aquí, examinaremos estos patrones, sugeriremos tendencias adaptativas y especularemos sobre las fuerzas selectivas que producen tanta diversidad de tipos de reproducción.

La tendencia más clara en la biología de la reproducción de los anfibios costarricenses es una progresión de especializaciones que se alejan de la dependencia de un cuerpo de agua permanente y se dirigen hacia un incremento en la territorialidad. Un resumen de los modelos reproductivos definirá esta tendencia. Los cambios de la reproducción completamente acuática a la terrestre están acompañados de varios rasgos adaptativos específicos, incluyendo un aumento en el cuidado paterno, un cambio de la oviparidad a la viviparidad y cambios de un estado larval acuático al desarrollo directo sobre la tierra.

MODELOS DE REPRODUCCION

Crump (1974; modificado por Duellman 1978) tabuló los modelos de reproducción encontrados en una comunidad de anuros ecuatorianos. Su clasificación, con leves modificaciones, puede usarse para la fauna de anfibios costarricenses (*cuadro 8.1*). En algunos casos hemos agregado tipos reproductivos no encontrados en las ranas ecuatorianas registrados por Crump, como es la viviparidad y la reproducción en bromelias; en otros casos hemos subdividido algunos de sus modelos en subdivisiones ecológicamente significativas, como hábitats acuáticos permanentes *versus* los temporales y los de estanques *versus* los de arroyos. De igual forma hemos desechado aquellos modelos encontrados en las ranas ecuatorianas pero, no en las de Costa Rica, como es el transporte de los huevos por los adultos. No pudimos descubrir el modelo reproductivo de cuatro especies (*Bufo fastidiosus*, *Hyla colymba*, *Crepidophryne epioticus* y *Glossostoma aterrimum*), pero sí acertamos, cuando las evidencias disponibles nos permitieron, llegar a una conjetura razonable. Algunas especies se reproducen en dos o más tipos de hábitats acuáticos; en esos casos se les asignó el sitio de desarrollo más común.

Anura						
Leptodactylidae	Bufonidae	Hylidae	Dendrobatidae	Centrolenidae	Ranidae	Totals
	8	13			1	25
	3	2			1	6
	1				2	3
		2				2
		3				3
		1				1
		7				7
		9		13		22
6						6
			6			6
35						59
						3
	2	1				4
41	14	38	6	13	4	147

Starett (1977), Novak y Robinson (1975), y Zug y Zug (1979); hñidos de observaciones personales y Duellman (1970); Dendrobátidos de observaciones personales y Savage (1968); Centrolénidos de observaciones personales y McDiarmid (1975), y ránidos de observaciones personales y Zweifel (1946b).

Modelo IA : Reproducción en cuerpos ilimitados de agua

El modelo de reproducción más generalizado es similar al descrito anteriormente para la mayoría de los anuros norteamericanos. Los huevos y las larvas se encuentran en estanques y arroyos. Los machos forman un coro en el lugar de la reproducción, adonde se les unen las hembras. En este grupo no se ha observado el cortejo extensivo o el cuidado paterno.

En Costa Rica, la mayoría de las especies del modelo 1A depositan los huevos en estanques temporales, eliminando así parte de la depredación por peces e insectos acuáticos, aunque los huevos y larvas pueden desecarse o aglomerarse conforme se seca el estanque (Heyer, McDiarmid y Weigmann 1975). Los microhílicos, rinofrínidos, *Ranapalmipes*, la mayoría de los *Bufo* (*coccifer*, *coniferus*, *haematiticus*, *holdridgei*, *luetkenii*, *melanochloris*, *periglenes* y *valliceps*), algunas *Hyla* (*rufitela*, *loquax*, *microcephala*, *phlebodes*, *angustilineata*, *pseudopuma*, *boulengeri*, *eleaeochroa*, y *staufferi*), *Phrynohyas venulosa* y algunas *Smilisca* (*baudinii*, *phaeota* y *puma*) utilizan estanques temporales. La oviposición ocurre en la época lluviosa y los machos cantan desde el agua o cerca de ella. Se puede encontrar información reproductiva detallada sobre los representantes de este modelo de procreación en los trabajos de Stuart (1935, 1961), Taylor (1942) y Duellman (1960) para *Rhinophrynus dorsalis*; Novak y Robinson (1975) para *Bufo holdridgei*; Savage y Heyer (1969) y Duellman (1970) para hílidos en general y Zweifel (1964a) y Pyburn (1967) para *Phrynohyas venulosa*.

Unas pocas especies, que utilizan este modelo de reproducción, probablemente, ponen sus huevos en arroyos, entre ellas, tres especies de *Atelopus* (Bufonidae), *Ranawarschewitschii* (Ranidae), *Smilisca sila* y *S. sordida* (Hylidae). *Atelopus* se reproduce en la estación lluviosa y los huevos tal vez se encuentran anclados a las partes inferiores de las rocas del arroyo (Starrett 1967). Estas dos especies de *Smilisca* se reproducen en la época seca cuando el volumen de agua y la tasa de flujo son más bajos (Duellman y Trueb 1966). *Atelopus* puede cantar pero no en coro. Son territoriales y se aparean antes de trasladarse al sitio de oviposición (Sexton 1958; McDiarmid 1971), mientras que los machos de *Smilisca* forman coros o cantan en grupos pequeños (Duellman 1970; obs. pers.). Se desconoce en detalle los hábitos reproductivos de *R. warschewitschii*, aunque, a menudo, se reproducen en las tranquilas aguas nacientes de quebradas y otros sitios pantanosos (observ. pers.).

Relativamente, pocas especies de ranas costarricenses se reproducen en estanques permanentes ya que la depredación por peces es intensa (Scott y Starrett, 1974) y los estanques permanentes son escasos en el país. Tres son las especies que se reproducen con más frecuencia en aguas permanentes y no temporal es: *Bufo marinus*, *Rana vibicaria* y *R. pipiens*, de las tierras altas. *Bufo marinus* ha sido estudiada detalladamente en Panamá por Breder (1946) y por Zug y Zug (1979). Se reproducen en muchos

tipos de agua, la mayoría permanente. Los sitios reproductivos más comunes en Costa Rica son las charcas formadas por los ríos cuando se reduce su caudal (obs. pers.). Zweifel (1964 b) estudió la *Rana vibicaria*, de las alturas en Panamá.

Modelo 1B: Agua arbórea

Unas pocas especies de ranas arborícolas costarricenses pasan toda su vida en el dosel de los árboles, reproduciéndose en las oquedades de árboles y en bromelias. Dos especies de *Hyla*, *fimbrimembra* y *miliaria*, son grandes, (<100 mm de largo) muy poco conocidas y su actividad reproductiva no ha sido registrada. Taylor (1952) recogió un ejemplar de una cavidad arbórea llena de agua y suponemos que se reproducen en sitios similares (ver Savage 1980). *Anotheca spinosa* es otro hílido que se ha registrado reproduciéndose en huecos de árboles (Robinson 1961; Duellman 1970) y en bromelias (Taylor 1954). Sus renacuajos son carnívoros alimentándose de huevos de ranas y de larvas de mosquitos (Taylor 1954). *Hyla zeteki* se reproduce en las bromelias y los renacuajos tienen piezas bucales modificadas para comer huevos de rana y probablemente otros renacuajos (Dunn 1937; Starrett 1960). *H. picadoi*, una especie muy cercanamente emparentada, también se reproduce en bromelias (Robinson 1977).

Modelo IC: Estanques artificiales

Los machos de *Hyla rosenbergi* generalmente construyen estanques de barro cerca de los estanques temporales o arroyos donde ovipositan las hembras, aunque en algunas ocasiones los huevos son puestos en el agua poco profunda del territorio de los machos en la orilla de los pantanos (Breder 1946; Duellman 1970; observ. pers.). Breder (1946) brinda una descripción excepcionalmente detallada y fotografías de nidos, desarrollo de los renacuajos y comportamiento de apareo.

Modelo IIA : Huevos sobre la vegetación y larvas en el agua

La tendencia de eliminar parte del ciclo de vida del anfibio de los hábitats acuáticos empieza con especies que ponen los huevos fuera del agua pero cuyos renacuajos aún se desarrollan en el agua. Estas especies depositan sus huevos en la vegetación sobre las charcas temporales o arroyos y al emerger, los renacuajos caen en el agua. Cinco especies de *Agalychnis*, *Phylomedusa lemure* e *Hyla ebraccata* suspenden sus huevos sobre estanques temporales (Duellman 1970). Pyburn (1963, 1964, 1970) y Duellman (1970) han observado detalladamente la reproducción de *Agalychnis callidryas*; Duellman (1963) de *A. annae*, y Boulenger (1913) y Scott y Starrett (1974) sobre *A. spurrelli*.

Hyla lancasteri y probablemente otras ocho especies (*debilis*, *legleri*, *pictipes*, *rivularis*, *rufiocularis*, *tica*,

uranochroa y *xanthosticta*) y todos los centrolenélidos depositan sus huevos en la vegetación sobre arroyos adonde caen los renacuajos al salir del huevo. Los huevos de *H. lancasteri* son depositados en las superficies superiores de la hoja (Trueb, 1968). No se conoce del cuidado paterno y la reproducción generalmente es en la estación lluviosa, según la localidad. Las trece especies de centrolenélidos (*Centrolenella*) costarricenses pegan la masa de sus huevos en la vegetación, suspendida sobre arroyos de gradientes altas. Los renacuajos generalmente modificados caen a la corriente y se entierran en el detrito y grava del fondo del arroyo (obs. pers.). Los machos son territoriales (McDiarmid y Adler, 1974; Duellman y Savitsky, 1976) y muchos cuidan sus masas de huevos (McDiarmid 1975, 1978).

Modelo IIB: Huevos en un nido de espuma y larvas en el agua

Seis especies de leptodáctilos costarricenses construyen nidos de espuma en donde depositan los huevos y las larvas se desarrollan en estanques temporales. Heyer (1969) detectó una clara tendencia hacia el hábito terrestre en el género *Leptodactylus*, como lo sugieren los nidos de espuma. El macho utiliza las patas traseras para batir una mezcla de aire, agua, semen y secreciones mucosas de la hembra (Rivero y Esteves 1969; Heyer y Rand 1977). Las especies más acuáticas hacen flotar sus nidos en el agua (*Physalaemus pustulosus* [Breder 1946, Sexton y Ortleb 1966], *Leptodactylus melanonotus* [Heyer 1976; obs. pers.], y *L. bolivianus* [Sexton 1962; obs. pers.]). El siguiente paso hacia el hábito terrestre se observa en las especies que colocan sus nidos junto a estanques o en madrigueras, o depresiones que probablemente se inundan (*Leptodactylus pentadactylus* [Breder 1946; Vinton 1951; Rivero y Esteves 1969; obs. pers.]). Un paso más allá se observa en aquellos *Leptodactylus* que colocan el nido de espuma en una madriguera excavada por el macho (*L. fragilis* [Dixon y Heyer 1968; Heyer 1970] y *L. poecilochelus* [Dixon y Heyer 1968; Heyer 1969]). El último grupo se reproduce antes de las lluvias fuertes y los renacuajos que están en el nido se encuentran más desarrollados que otros renacuajos de anuros cuando llegan las inundaciones (Heyer 1969).

Modelo IIC: Huevos en la tierra, larvas transportadas por agua

Los miembros de la familia de ranas Dendrobatidae ponen los huevos en la tierra y transportan los renacuajos al agua para su desarrollo. Una especie costarricense, *Colostethus nubicola* deposita sus renacuajos en las quebradas, pero las otras especies generalmente usan huecos en los árboles, los peciolos de hojas de palmera caídas, los recipientes hechos de hojas y las axilas de bromelias y aráceas (Savage 1968; Silverstone 1975, 1976; obs. pers.).

Los dendrobátidos son diurnos y muy comunes y se les ha estudiado con frecuencia, tanto en cautiverio como en la naturaleza. Para resúmenes recientes sobre el comportamiento social y reproductivo, ver Silverstone (1975, 1976), Salthé y Mecham (1974) y Wells (1977 a,b). En la mayoría de las especies de dendrobátidos, los machos defienden territorios de canto, siendo *Dendrobates auratus* una excepción (Wells 1978). El apareo de los dendrobátidos, generalmente sin amplexo, ocurre en la tierra y depositan los huevos en el mantillo o en hojas a nivel de suelo. Los huevos son cuidados por el macho y por la hembra, y los renacuajos son transportados en la espalda de uno de los padres que los carga durante varios días y hasta semanas y luego los deposita en el agua para que continúen su desarrollo. En los estudios de campo, sobre el comportamiento territorial y reproductivo de especies costarricenses, se incluye a *Dendrobates auratus*, *D. granuliferus* y *D. pumilio* (Dunn 1941; Eaton 1941; Breder 1946; Starrett 1960; Duellman 1966b; Kitasako 1967; Savage 1968; Goodman 1971a; Crump 1972; Bunnell 1973; Silverstone 1975; Wells 1978; Young 1979; Limerick 1980). Los otros dos géneros costarricenses, *Colostethus* y *Phylobates*, han recibido menos atención y sin embargo Duellman (1967), Savage (1968) y Silverstone (1976) aportan alguna información.

Ha surgido una duda inquietante sobre el estudio de los dendrobátidos. Existe alguna posibilidad de que las ranas adultas controlen regularmente a los renacuajos en el agua y los transportan de una fuente de agua a otra. Dunn (1941) desechó esta idea, aunque los datos de Eaton (1941) demuestran que cuando se eliminan los renacuajos del hueco de un árbol, aparecen en el transcurso de un día otros renacuajos en etapas avanzadas de desarrollo. Eaton no midió los renacuajos al sacarlos del agua, sino después de que habían estado en el laboratorio por varios días o semanas. Uno de nosotros (Scott) observó como una hembra de *D. pumilio* visitaba casi todos los recipientes de agua en las axilas de las hojas de una bromelia. No llevaba renacuajos pero bajaba en cada recipiente, se quedaba algunos segundos como dando a los renacuajos alguna oportunidad para subirse y luego iba al próximo recipiente. Ninguno de los recipientes tenía renacuajos.

Modelo IIIA : Desarrollo directo sobre la tierra

El desarrollo de huevos de gran vitelo en nidos terrestres se da en varios géneros comunes de anfibios costarricenses. Al parecer las veinticuatro especies de salamandras pleurodóntidas y todo el género de ranas *Eleutherodactylus* (treinta y cinco especies) ponen pequeñas masas de huevos en la tierra. Los embriones pasan por un estadio larval muy modificado en el huevo y emergen como pequeñas salamandras o ranas (Lynn 1942; Vial 1968; Starrett 1973; Houck 1977). El comportamiento reproductivo de las salamandras tropicales fue estudiado en varias especies aunque nuestro conocimiento sobre la reproducción de *Eleutherodactylus* de Costa Rica es bastante incompleto. No se congregan en coros repro-

ductivos como la mayoría de las ranas; su estación de apareo no es concentrada sino extensa, generalmente son tímidos y muchas especies son nocturnas. Se ha descubierto que algunos murciélagos son depredadores de muchas especies de *Eleutherodactylus* del bosque (M. Tuttle, comunic. pers.) lo que puede ser una razón para su timidez.

Modelo IIIB: Viviparidad.

El último modelo reproductivo encontrado en anfibios costarricenses es la viviparidad que ocurre sólo en los cecílicos y las tres especies son vivíparas. Los huevos y las larvas son retenidas en el oviducto. Las larvas desarrollan una dentición especial para raspar e ingerir células y secreciones de la pared del oviducto (Wake 1977).

LA EVOLUCION DE TERRESTRIALIDAD

Una discusión sobre la evolución de la tendencia hacia el hábito terrestre en la reproducción de anfibios costarricenses puede dividirse en dos partes: una, con argumentos fuertes sobre las adaptaciones necesarias para adquirir el modelo reproductivo y la segunda, casi totalmente especulativa, sobre las fuerzas selectivas que operan para producir estas adaptaciones. Una discusión paralela, con énfasis en las ranas suramericanas, se encuentra en Lutz (1948).

Salthe (1969), Salthe y Duellman (1973) y Salthe y Mecham (1974) han resumido las adaptaciones del tamaño de los huevos y de la nidada asociados con diferentes modelos reproductivos. Una crítica general a estos análisis es que el tamaño de la nidada se define en términos prácticos como el número de huevos depositados naturalmente y encontrados en grupos. No se sabe la frecuencia con que se producen estas nidadas en la mayoría de las especies tropicales. Algunas especies dividen un complemento ovárico en varias nidadas (Duellman 1970; Pyburn 1970), algunas no se reproducen todos los años (Vial 1968) y otras depositan unos pocos huevos en intervalos regulares durante una larga estación reproductiva (Wells 1978). Por estas razones los análisis no reflejan grados comparables de esfuerzo reproductivo entre las diferentes especies.

Los autores citados formularon varias hipótesis pertinentes a nuestra discusión (Salthe y Duellman 1973):

1. Para ranas y salamandras de aproximadamente el mismo tamaño, aquellas que depositan nidadas más grandes ponen huevos más pequeños.
2. Los huevos más grandes producen crías más grandes.
3. Los huevos más grandes se desarrollan más lentamente.
4. Los huevos más grandes se asocian a especies cuyas larvas se desarrollan en arroyos y sitios terrestres.
5. Ha habido una selección hacia nidadas más grandes entre las ranas grandes y de huevos de mayor tamaño en ranas pequeñas.

6. Según los puntos 4 y 5 las ranas pequeñas son mejores para reproducirse de maneras novedosas para los anuros.

Recientemente Crump y Kaplan (1979) pusieron a prueba algunas de estas conclusiones con un grupo de ranas hílidas ecuatorianas. Los resultados apoyan la hipótesis de que las ranas con mayores hábitos reproductivos terrestres tienen huevos más grandes y nidadas más pequeñas que las ranas de igual tamaño que utilizan hábitats reproductivos acuáticos.

Los cambios, en las tasas de desarrollo, están asociados a la tendencia de producir huevos mayores en ambientes fuera del estanque. Como se dijo anteriormente, los huevos más grandes se desarrollan más lentamente (hasta tres semanas, obs. pers.), lo cual automáticamente da más énfasis ecológico a la etapa de desarrollo del huevo. El desarrollo más lento del huevo no necesariamente significa un tiempo total mayor entre la oviposición y la metamorfosis; los huevos más grandes producen renacuajos mayores, que supuestamente tienen períodos larvales más cortos. Sin embargo no se han hecho estudios sobre las consecuencias de las desventajas incurridas en las tasas de desarrollo para los diferentes estados de su historia vital.

Los cambios en el énfasis en las tasas de desarrollo y el tamaño y número de los huevos no son los únicos tomados en cuenta en el flujo de energía entre las ranas adultas y sus crías. La inversión paterna se mide no sólo en términos de la producción de huevos y de esperma sino también por los costos de atracción de la pareja, el aumento de exposición a la depredación, la defensa territorial, la construcción del nido y el cuidado paterno. Hay pocos datos sobre los costos relacionados a las primeras cuatro categorías, pero la quinta, el cuidado paterno, ha recibido mucha atención (Salthe y Mecham 1974; McDiarmid 1978).

El cuidado paterno se asocia positivamente a la reproducción terrestre en los anfibios. Salthe y Mecham (1974) descubrieron tres deducciones principales del cuidado paterno: la protección de huevos y larvas contra la depredación; un suministro adecuado de oxígeno mediante la manipulación; y, un mecanismo para suplir un microhábitat más adecuado al proveer humedad a los huevos o movilizar a los renacuajos a los sitios más favorables para su desarrollo. Todos estos factores parecen estar operando en los anfibios costarricenses. En este contexto, el cuidado paterno es un accesorio importante del ciclo de vida terrestre. Todas las especies con cuidado paterno documentado tienen nidadas más pequeñas que los parientes cercanos que carecen del cuidado paterno (McDiarmid, 1978). No está claro si éstas son dos tendencias independientes, relacionadas a través de una tercera (aumento en la terrestrialidad) o si una tendencia es causada por la otra, aunque McDiarmid (1978) cree que la fecundidad reducida es una preadaptación para el cuidado paterno.

La construcción de nidos es otra adaptación obvia que conduce a un hábitat reproductivo más terrestre. Los nidos de espuma de los leptodáctilos y los hoyos de *Hyla*

rosenbergi en el barro protegen los huevos y renacuajos de la desecación (Heyer 1969). *Leptodactylus fragilis* y *L. poecilochelus* construyen madrigueras en donde depositan sus nidos con resultados ventajosos similares.

Las adaptaciones conspicuas de los renacuajos se correlacionan con los hábitats larvales y con los modelos de alimentación. Starrett (1960, 1967, 1973) describió muchos tipos diferentes de renacuajos costarricenses. Parece que hay fuerzas selectivas principales asociadas con el tipo de agua (arroyo, estanque, bromelias), la posición en la columna de agua (intersticial, aguas medias o superficiales), el sustrato (fondo lodoso o pedregoso) y la dieta (filtradores o carnívoros).

Las tendencias hacia la terestrialidad, que hemos examinado, están asociadas a presiones selectivas sobre las cuales sólo podemos especular. La principal fuerza selectiva parece ser un esfuerzo evolutivo por escapar de la presión depredadora sobre los huevos y larvas. Esta presión viene principalmente de los peces (Heyer, McDermid y Weigmann 1975). Las ranas se escapan usando hábitats acuáticos efímeros o sitios de anidación terrestres o arbóreos. En Costa Rica no hay peces nativos en elevaciones superiores a 1.500 m y sobre este nivel se encuentra toda una radiación de hílidos que se reproducen en arroyos (Savage y Heyer 1969). La mayoría de las adaptaciones discutidas conduce a mejorar la supervivencia de los huevos y larvas en aquellos hábitats no ocupados por peces. La introducción de truchas a los arroyos de las tierras altas costarricenses probablemente amenace a las poblaciones asociadas de ranas.

Un régimen selectivo no relacionado con la presión depredadora de los peces son las exigencias especiales impuestas por los hábitats de los arroyos. Sin adaptaciones especiales, los huevos y los renacuajos no están adaptados para vivir en corrientes rápidas, de modo que la mayoría de las ranas, que se reproducen en arroyos, cuelgan sus huevos en árboles y muchas depositan huevos con mucho vitelo que producen renacuajos grandes y fuertes. Los renacuajos tienen incluso adaptaciones especiales para los arroyos (Starrett 1960, 1967).

En resumen, la "tendencia hacia la terestrialidad" que hemos discutido está orientada no tanto por la selección de la terestrialidad *per se*, sino por la necesidad de evitar la depredación de los huevos y renacuajos por los peces. Cualquier fuente de agua no ocupada por peces o hábitats donde puedan esconderse los renacuajos, como los pantanos cubiertos de pasto, generalmente son los que en Costa Rica ocupan las ranas. Algunas tendencias arbóreas parecen ser adaptaciones alternativas a las condiciones limnológicas desfavorables como las corrientes fuertes en los arroyos.

Adaptaciones de defensa de los anuros

Aparentemente las ranas tropicales son, a menudo, los animales más indefensos, pues son relativamente pequeñas en relación con otros vertebrados terrestres; muchas tienen movimientos lentos y por lo general carecen

de dientes y garras adecuadas para su defensa. En lugar de una protección estructural y de comportamiento más obvia, los anfibios han desarrollado un arreglo de defensas pasivas más sutiles contra los depredadores.

TOXINAS

Podría generalizarse que todos los anfibios producen toxinas en la piel. Muchas no son muy potentes y sus efectos no son obvios pero algunos producen toxinas naturales muy potentes (Myers, Daly y Malkin 1978).

Los efectos más comunes de las toxinas cutáneas son el mal sabor y otros resultados nocivos que sirven para desalentar o rechazar a los depredadores. Aparentemente, en los anuros, las toxinas específicas se encuentran restringidas a ciertas unidades taxonómicas. Por ejemplo, varias especies de sapos (Bufonidae) tienen algunas toxinas propias: atelopidotoxina, bufogenina, bufotenidina y bufotoxina que pueden causar hipertensión, vasoconstricción, taquicardia y alucinación; o pueden envenenar directamente el músculo cardíaco. En el leptodactílido *Leptodactylus pentadactylus*, la leptodactilina causa un bloqueo neuromuscular y una estimulación al sistema nervioso similar a la producida por la nicotina. Las toxinas dérmicas de *Physalaemus* suramericano causan hipotensión y vasodilación. Las toxinas dérmicas de ránidos son hipotensoras y algunas toxinas de hílidos son hemolíticas e hipotensoras (Daly y Myers 1967; Habermehl 1974).

Algunas especies de dendrobátidos, como lo sugiere su nombre común "dardo venenoso", probablemente son las ranas costarricenses más tóxicas. Los indios suramericanos usaron las secreciones de la piel de las ranas más tóxicas en las puntas de sus flechas (Myers, Daly y Malkin 1978). La batracotoxina, presente en las especies costarricenses *Phyllobates vittatus* y *P. lugubris* bloquea la contracción y la transmisión neuromusculares (Albuquerque, Daly y Witkop 1971). También causa síntomas de envenenamiento muscular y parálisis respiratoria pudiendo producir la muerte. *Dendrobates pumilio* y *D. auratus* secretan pumilotoxina que causa convulsiones y muerte al inyectarse subcutáneamente en ratas (Habermehl 1974). Myers, Daly y Malkin (1978) reportaron que al tocar la lengua humana con un ejemplar de *P. vittatus* causó adormecimiento y tensión en la garganta. La serpiente *Leimadophis* estuvo inerte por varias horas después de morder un ejemplar de esta especie. Estas toxinas parecen ser absorbidas rápidamente por las mucosas de la boca y la garganta o por cualquier superficie porosa y causan dificultades respiratorias. El contacto con una cortada o con una entrada en el sistema circulatorio también es dañino y posiblemente mortal (Myers, Daly y Malkin 1978). Aparentemente en la familia Dendrobatidae, las especies crípticas del género *Colostethus* son relativamente poco tóxicas, mientras que los miembros de *Dendrobates* son bastante tóxicos y los miembros de *Phyllobates* son muy tóxicos.

Algunas otras ranas costarricenses producen fuertes síntomas tóxicos en humanos. La presencia del hílido *Phrynohyas venulosa* en una habitación puede causar estornudos a las gentes susceptibles aún sin tener contacto físico con ellas (obs. pers.). La toxina de esta especie puede producir un dolor agudo y parálisis local al entrar en contacto con las membranas mucosas o aberturas en la piel (Janzen 1962). Los dos anfibios más grandes de Costa Rica, *Bufo marinus* y *Leptodactylus pentadactylus* producen abundantes secreciones irritantes en la piel (Daly y Myers 1967; Habermehl 1974). *Bufo marinus* tiene control muscular sobre la glándula parótida; el sapo puede apretar la glándula y hacer saltar el veneno en un chorro fino a más de 30 cm (obs. pers.). Por esta razón *B. marinus* puede matar a perros y gatos que lo muerdan (Krakauer 1968). El pequeño bufónido *Ateolopus* tiene poderosas toxinas dérmicas pero no son evidentes en una manipulación normal (Fuhrman, Fuhrman y Mosher 1969).

Villa (1967, 1972) describió el comportamiento defensivo de *Leptodactylus pentadactylus* en cautiverio, que mostró comportamientos defensivos incluyendo siseos, inflación del cuerpo y levantado de las patas traseras con el hocico cerca del suelo. Durante este comportamiento se produjo una secreción cutánea tóxica que irritaba las cortadas y las mucosas y causaba estornudos.

Las glándulas cutáneas de los renacuajos de algunas especies de *Bufo* y de algunos hílidos tienen secreciones tóxicas, haciéndolos desagradables al paladar (Wassersug 1973). En experimentos con humanos en Costa Rica, se encontró que la piel de los renacuajos de *Bufo marinus* era de sabor desagradable, mientras que los de *Smilisca phaeota*, *Hyla rufitela* y *Colostethus nubicola* tenían cuerpos desagradables al paladar debido en parte al contenido de las vísceras (Wassersug 1971). Myers, Daly y Malkin (1978) no encontraron batracotoxina en los renacuajos de un ejemplar de *Phyllobates* de Colombia y sólo trazas en las ranas juveniles. Esto sugiere que en esta especie las toxinas se forman en cantidades significativas sólo después de la metamorfosis.

Los huevos de las ranas también pueden ser tóxicos. Licht (1967) registró la muerte de dos indios que accidentalmente comieron huevos de *Bufo marinus*. Estudios posteriores con depredadores naturales confirmaron la hipótesis de que los huevos de *B. marinus* eran desagradables al paladar comparados con los huevos de varios otros anuros (Licht 1968, 1969).

COLORACION

La mayoría de los anfibios son de colores crípticos, varios tonos y mezclas de café, verde, gris y negro y, por lo tanto, se confunden con el ambiente. Muchas de las especies crípticas no poseen toxinas cutáneas fuertes sino que dependen de su coloración para hacerse menos visibles a los depredadores. Sin embargo, algunas especies crípticas también tienen defensas tóxicas. *Phrynohyas venulosa*, por ejemplo, secreta una sustancia que puede quemar la piel y las membranas mucosas (Janzen 1962). La

mayoría de estas especies se sientan a esperar a sus presas; al quedarse en quietud mucho tiempo, reducen aún más su visibilidad. Muchas especies crípticas sin toxinas son crepusculares o nocturnas, mientras que las especies tóxicas aposemáticas (conspicuas) son generalmente diurnas.

Las especies que tienen colores conspicuos (aposemáticas) generalmente poseen toxinas fuertes. Los colores de alerta y los patrones contrastantes sirven para desanimar a los depredadores pero, también pueden transmitir mensajes agresivos o de cortejo a individuos de la misma especie. Se cree que las aves, que tienen visión del color, son el blanco principal de las señales aposemáticas de color. Las aves silvestres reaccionan a los colores de advertencia de los anfibios, evitando las especies tóxicas (Brodie y Brodie 1980) y las aves domésticas pueden aprender a rechazar a los dendrobátidos (Cott 1940; Daly y Myers 1967; Kitasako 1967; Silverstone 1975).

Muchas ranas muestran colores "relámpago" que, probablemente, cumplen una función defensiva. Estos colores son brillantes, generalmente rojo, amarillo, anaranjado o azul, a veces con barras o manchas oscuras en la superficie de las patas traseras y la ingle, ocultas cuando la rana descansa. La rana en descanso es críptica, pero al moverse expone momentáneamente un relámpago de color brillante hasta que pliega de nuevo las patas. Se supone que este cambio repentino desde la procripsis al relámpago de color y de nuevo a la procripsis, confunde o asusta al depredador (Cott 1940). Al igual que la coloración aposemática, los colores relámpago probablemente operan en contra de las aves depredadoras. Estos colores se encuentran en una gran variedad de ranas costarricenses, incluyendo a cuatro especies de *Eleutherodactylus*, *Leptodactylus pentadactylus*, las cinco especies de *Agalychnis*, tres especies de *Hyla* y una especie de *Rana*.

HABILIDAD PARA SALTAR

Muchos autores han sugerido que la singular locomoción saltatoria de las ranas evolucionó como un mecanismo de escape (revisión en Inger 1962). El salto tiene varias ventajas sobre la locomoción primitiva de las salamandras. En pastizales densos o en hábitats de arbustos bajos es casi imposible moverse rápidamente en el nivel del suelo o cerca de él. El salto es un modo más rápido y eficiente de locomoción. Lo mismo se puede aplicar a muchos hábitats ribereños. Para este colector, las ranas más evasivas son aquellas que saltan a una maraña de pasto, enredaderas o las que brincan de la orilla al agua profunda.

Otra ventaja posible de la locomoción saltatoria es que deja un rastro de olor discontinuo, que probablemente confunde a muchas serpientes que por su agudo olfato son expertas rastreadoras.

El salto también es una clave adaptativa de las ranas en la explotación de los hábitats arbóreos. Volar, deslizarse o saltar son los métodos de moverse rápidamente en el dosel del bosque. La habilidad saltatoria de las ranas les permite usar el sustrato discontinuo de pequeñas ramas y

hojas con más eficiencia que cualquier otro vertebrado, a excepción de las aves. Incluso algunas ranas son capaces de deslizarse (revisión en Scott y Starrett 1974). Un componente importante en la supervivencia arbórea es el escape rápido de los depredadores, sobre todo de las serpientes.

VOZ

Algunas ranas emiten un grito o chillido fuerte al ser atrapadas por un depredador, en especial por serpientes. Dos especies costarricenses que hacen esto son: *Leptodactylus pentadactylus* y *Rana pipens* (Villa 1967; obs. pers.). Dos oportunidades de escape pueden surgir de este comportamiento. Un depredador mamífero puede ser asustado al punto de soltar a la rana. Otra posibilidad es quizá al observar que los caimanes son atraídos por los chillidos de *L. pentadactylus* (obs. pers.). Si el caimán ataca al captor de la rana, esta podría escapar.

COMO ANULAR LAS DEFENSAS DE LOS ANUROS

Aún los mecanismos de defensa más efectivos de los anuros pueden ser soslayados por algunos depredadores. Se sabe que *Bufo marinus* envenena mortalmente a perros y gatos inexpertos (Krakauer 1968), es presa fácil para las zarigüeyas (*Didelphis* spp.), que abren el estómago del sapo, donde las glándulas de veneno son escasas o ausentes, y comen los órganos internos, al igual que hacen los mapaches (*Procyon* spp.) (obs. pers.).

Algunas serpientes que se alimentan de sapos son relativamente inmunes a las toxinas específicas de las ranas, en comparación con otras especies que normalmente no comen sapos. Pequeñas dosis del veneno de *Bufo marinus* mataron a serpientes de los géneros *Salvadora* y *Coluber*, pero la serpiente *Thamnopsis sirtalis* no murió sino hasta que la dosis se triplicó (Licht y Low 1968). Myers, Daly y Malkin (1978) encontraron que una serpiente tropical común consumidora de ranas, *Leimadophis epinephalus*, era capaz de digerir un *Phyllobates terribilis*, cuyos adultos son las ranas más tóxicas conocidas, pero una dosis de toxina quizás mayor inmovilizó a otra serpiente de la misma especie por varias horas. Se desconoce el mecanismo por el cual las serpientes toleran las toxinas de las ranas, aunque en algunas especies se cree que se debe a una glándula suprarrenal agrandada (Smith y White 1955).

Ya que las toxinas de los anfibios están generalmente concentradas en las secreciones epidérmicas, los depredadores que evitan la piel pueden alimentarse impunemente de ranas y renacuajos tóxicos. Muchos invertebrados depredadores se alimentan perforando a su presa y succionando los fluidos del cuerpo (Wassersug 1973), y las arañas e insectos acuáticos aparentemente son depredadores regulares de las ranas y renacuajos costarricenses (obs. pers.).

Algunos renacuajos, incluyendo aquellos de *Bufo marinus* y de *Leptodactylus melanonotus*, son de color negro azabache y se congregan en grupos densos con cientos de individuos. Se desconoce el significado adaptativo de estas agrupaciones que son muy conspicuas, y los renacuajos serían muy vulnerables de no ser porque, al menos para *B. marinus*, tienen mal sabor (Wassersug 1971, 1973).

La habilidad saltatoria de las ranas queda anulada por una gran radiación de serpientes diurnas que utilizan la vista para cazar y que se alimentan especialmente de ranas. En Costa Rica, la mayoría de estas serpientes (cerca de 35 especies) son individuos que habitan el piso del bosque y varias (nueve especies) son arbóreas.

ALIMENTO Y HABITOS ALIMENTICIOS DE LAS LAGARTIJAS

Hábitos Alimenticios

En la evolución de los reptiles, las lagartijas, como grupo, constituyen una línea muy exitosa. Comparten, junto con las ranas, las aves y los murciélagos, la característica de haber poblado gran cantidad de hábitats con muchas y numerosas especies insectívoras. En muchos casos, las lagartijas son, quizá, los vertebrados más comunes en un área. Probablemente parte de su éxito se deba a que en muchos hábitats son los depredadores terrestres y arbóreos más eficientes de los artrópodos, fuente alimenticia muy abundante.

Aunque la mayoría de las lagartijas se alimentan principalmente de artrópodos, muchas especies e incluso familias, han divergido hacia otros alimentos. Un gran número de ellas son herbívoras, por lo menos cuando adultas. Las familias emparentadas Helodermatidae y Varanidae (con excepción de una especie) están adaptadas a la carnivoría en general; las especies pequeñas se alimentan principalmente de insectos y las especies mayores comen anfibios, otras lagartijas, mamíferos, aves y peces. Otras especies de lagartijas se especializan en ciertas dietas; por ejemplo, una especie teiida suramericana se alimenta de caracoles acuáticos.

La gran mayoría de lagartijas costarricenses come artrópodos, sin especializarse por ningún taxón; no hay especies carnívoras como *Tupinambis* de América del Sur o las lagartijas varánidas (*Varanus*) del Viejo Mundo. Sus dietas difieren según la localidad y el clima ya que los tipos de artrópodos disponibles varían con el hábitat y la estación (Janzen y Schoener 1968; Hillman 1969; Sexton, Bauman y Ortleb 1972; Fleming y Hooker 1975). Aparentemente, la mayoría de las lagartijas se alimentan oportunísticamente, tratando de atrapar la mayor cantidad de las presas que se encuentran. Generalmente el tamaño de la presa se correlaciona positivamente con los tamaños (la longitud hocico-ano, [LHA], o la biomasa) de las lagartijas. Individualmente están limitados por el tamaño máximo que puedan capturar y tragar pero, los individuos mayores también pueden comer presas más pequeñas.

En Costa Rica las familias que comen artrópodos exclusivamente son *Teiidae*, *Gekkonidae*, *Anguinae* y probablemente *Scincidae* y *Xantusiidae* (Hillman 1969; Plough 1973; Duellman 1978). Aunque la mayoría de las especies se alimenta de insectos, arañas y ácaros oportunísticamente, se cree que una ánguila *Diploglossus monotropis* se especializa en cangrejos terrestres (D. C. Robinson, com. pers.). Los miembros de la familia Iguanidae generalmente son insectívoros pero las especies mayores *Ctenosaurasimilis*, *Iguanaiquanay* y tres especies de *Basiliscus* también comen materias vegetales (Taylor 1956; Montanucci 1968; Plough 1973; VanDevender 1978). Los juveniles de *Ctenosaura* y *Basiliscus* son insectívoros, y como adultos son más herbívoros, mientras que los juveniles de *Iguana* son generalmente herbívoros (obs. pers.). Las partes de las plantas que consumen son los frutos, los retoños, las semillas y las hojas (Taylor 1956; Montanucci 1968). Un *Basiliscus* adulto puede comer de 25% a 50% de materia vegetal y los individuos grandes también comen vertebrados y crustáceos (Montanucci 1968; VanDevender 1978).

Plough (1973) señaló que las lagartijas Iguanidae y Scincidae que pesan más de 100 g son principalmente herbívoras y las que pesan menos de 100 g son principalmente insectívoras. Las lagartijas grandes requieren de mayor energía para su mantenimiento corporal, pero las más pequeñas tienen una mayor necesidad energética por unidad de peso corporal. Los artrópodos como alimento son más abundantes en pequeñas proporciones (insectos) y hay más energía por unidad en animales de presa que en plantas. También, las plantas toman más tiempo para ser digeridas y el porcentaje de asimilación es más bajo (Bennett y Dawson 1976). Las lagartijas pequeñas son más expertas en cazar presas pequeñas y rápidas. Comparadas con las lagartijas grandes, tienen una masa corporal más liviana que mover durante la caza, y por lo tanto, gastan menos energía. La mayoría de las lagartijas no está fisiológicamente adaptada a largos períodos de persecución ya que la respiración cambia rápidamente a la vía anaeróbica (Bennett y Licht 1972). La caza de presas pequeñas de movimientos rápidos por lagartijas grandes es doblemente ineficiente ya que es más efectivo comer plantas, que no requieren de un expendio de energía para la caza, y que generalmente, se encuentran en grandes cantidades. También, las lagartijas grandes son menos vulnerables a la depredación y pueden pasar más tiempo asoleándose. De este modo, pueden elevar la temperatura corporal y acelerar el índice de digestión de la materia vegetal, generalmente lento.

COMPORTAMIENTO DE FORRAJE

Para aquellas lagartijas con hábitos alimenticios insectívoros y carnívoros hay dos tipos de estrategias de forrajeo: esperar al acecho y la búsqueda activa (Pianka 1966). Entre los depredadores del primer tipo hay dos patrones en Costa Rica, el observado en *Corytophanes cristatus* y el usado por especies de *Anolis* y *Norops* (*Iguanidae*).

Corytophanes es una especie críptica y aletargada que come presas grandes de movimientos lentos, principalmente larvas de lepidópteros, ortópteros y larvas de abejas y rechaza toda vegetación (Ream 1965; Andrews 1979). Se alimentan con poca frecuencia, comiendo piezas relativamente grandes pero de pocas especies. Estas presas grandes son poco abundantes en el hábitat, lo que se pudo desarrollar para protegerse de sus depredadores. Una especie críptica que pasa poco tiempo en el forrajeo reduce el riesgo de ser visto por un depredador al moverse (Andrews 1979).

Muchos *Anolis* y *Norops* se posan cabeza abajo en los troncos de los árboles y visualmente buscan a su presa, generalmente en el mantillo. Cuando observan sus movimientos, corren e intentan atraparla. Además la mayor parte del tiempo de caza se pasa en la búsqueda y poco en la persecución (Andrews 1971; Goodman 1971b; Scott *et al.* 1976). Goodman (1971b) encontró que los anólididos del bosque (v.g., *N. polylepis*) cuentan con los movimientos de la presa para localizarla, mientras que *N. aquaticus* que habita en los arroyos, no necesita de estas señales. Goodman cree que, quizás el vivir esta especie en un hábitat con mucho movimiento de agua, tenga que usar una estrategia diferente para localizar su presa.

Los anólididos son comedores generalizados y oportunistas de artrópodos (Rand 1967; Schoener 1968; Fleming y Hooker 1975), aunque Scott *et al.* (1976) encontraron que los machos comían más insectos pequeños y hormigas porque permanecían más tiempo en sus perchas que las hembras. Los juveniles y las hembras con huevos en el oviducto contienen volúmenes mayores de presa que los machos del mismo tamaño (Rand 1967; Schoener 1968; Scott *et al.* 1976; Stamps 1977). Taylor (1956) informó de un ejemplar de *Norops capito* de 88 mm con un *Norops lemurus* de 50 mm a medio tragar.

Fleming y Hooker (1975) encontraron que el alimento de *N. cupreus*, en Guanacaste, varía estacionalmente y según el sexo de la lagartija. En la estación seca, el tamaño promedio de la presa para los machos era mayor que para las hembras, al igual que el ámbito en el tamaño de las presas. El número de presas consumidas por ambos sexos fue similar. El tamaño promedio de las presas para las hembras era mayor en la estación lluviosa que en la seca. Durante la estación seca, tanto machos como hembras comían mayor cantidad de presas que en la estación lluviosa.

Andrews y Asato (1977) estudiaron la fisiología y el presupuesto energético de *Norops limifrons*, una especie panameña que acecha a su presa. Encontraron que en el campo, el gasto energético de los machos era más bajo (63 g/cal/día), mientras que los juveniles y las hembras adultas que consumían mucho más alimento era de 90 y 124 g/cal/día, respectivamente. Ellos atribuyen estas diferencias al aumento de la demanda de energía para el crecimiento en los juveniles y para la producción de huevo (uno cada siete días) en las hembras. Un estudio similar se hizo en Europa con una especie de lagartija forrajeadora activa, aunque no se midió la energía dedicada a la reproducción.

La estrategia de búsqueda activa se encuentra en lagartijas de las especies de *Ameiva* y *Cnemidophorus* (Teiidae), que son consumidoras oportunistas de artrópodos, los que buscan revolcando en el mantillo con sus hocicos (Hillman 1969; obs. pers.). Hillman (1969) encontró en la Península de Osa a *A. festiva* y *A. quadrilaneata* comiendo algunos anfibios además de artrópodos. En el área de estudio estas dos especies eran ampliamente simpátricas, con un gran traslape en los taxa de sus presas, aunque había algunas diferencias debido a que se alimentaban en microhábitats diferentes.

La especie más pequeña, *Ameiva quadrilaneata*, tomaba presas significativamente más pequeñas que *A. festiva* y que una tercera especie simpátrica, *A. leptophrys*.

Las estrategias de alimentación también limitan otros aspectos de la biología de las lagartijas. Por ejemplo, las lagartijas que emplean la estrategia de acechar a su presa no pueden termorregularse tan fácilmente como las lagartijas que constantemente están en movimiento. Además dependen menos energía y lógicamente requieren menos alimento y ya que no toleran una exposición continua al sol, generalmente se posan en la sombra. Como resultado, las especies que acechan a sus presas tienden a ser conformadoras térmicas, mientras que las buscadoras activas, generalmente, se termorregulan a temperaturas bastante elevadas. *Norops limifrons* de Panamá, una especie que sigue la estrategia de acechar a la presa, mantiene una temperatura normalmente activa entre los 24 y 31°C, que es 1 ó 2°C sobre la temperatura ambiental (Ballinger, Marion y Sexton 1970), mientras que los individuos forrajeros de las tres especies de *Ameiva* (buscadores activos) estudiadas por Hillman (1969) tenían temperaturas corporales relativamente constantes entre 37 y 38°C, de 4 a 10°C sobre la temperatura ambiental.

TORTUGAS Y COCODRILOS

Las tortugas de Costa Rica incluyen formas marinas y de agua dulce. Hay seis especies marinas en dos familias, Cheloniidae y Dermochelyidae. Hay una gran cantidad de información sobre la población costarricense de la tortuga verde (*Chelonia mydas*), pero se conoce poco sobre la carey (*Eretmochelys imbricata*), la cabezona o caguama (*Caretta caretta*), la lora (*Lepidochelys olivacea*), la baula (*Dermochelys coriacea*) o la tortuga verde del Pacífico (*Chelonia agassizii*).

Las tortugas terrestres y de agua dulce de Costa Rica pertenecen a tres familias: la tortuga mordedora, *Chelydra serpentina* (Chelydridae), las *Emydidae* acuáticas y terrestres y las tortugas de barro semiacuáticas, *Kinosternidae*. Poco se conoce sobre la tortuga mordedora acuática tropical y por lo tanto no se discutirá más, pero los otros grupos serán analizados.

La biología de las dos especies de cocodrilos de Costa Rica es poco conocida. El caimán (*Caiman crocodilus*) es una especie pequeña (hasta 2,5 m) que habita muchos pantanos de la zona baja y ríos de poco caudal. El cocodrilo (*Crocodylus acutus*) es una especie costera que

en el pasado fue común en los pantanos de los manglares y en los ríos costeros. Es un animal grande con registros mexicanos confiables de más de 4 m (Alvarez del Toro 1974).

TORTUGAS MARINAS

La tortuga marina verde que anida en el Caribe (especialmente en Tortuguero, Provincia de Limón, Costa Rica), llega ahí sólo para el período de anidación, entre junio y octubre. El resto del año los adultos se encuentran en sus comederos, que incluyen otras partes de Costa Rica, el golfo de México y partes occidentales del Caribe. La población se caracteriza por las largas migraciones de 200 a 2.000 km entre los sitios de alimentación y las playas de anidación (Carr y Giovannoli 1957; Carr y Ogren 1960; Carr y Hirth 1962; Carr, Ross y Carr 1974; Carr, Carr y Meglan 1978).

El apareo se lleva a cabo en el área de reproducción en la primera mitad de la temporada reproductiva. Los huevos fertilizados en una temporada son puestos de 2 a 3 años más tarde. En los estudios de tortugas marcadas, se ha encontrado que las hembras regresan a un sitio de desove cercano a las áreas de anidación anteriores y posiblemente cerca del sitio donde emergieron del huevo. Parece que pueden reconocer un área específica de playa, aunque no se comprende muy bien su método de discriminación; puede ser visual por medio de características terrestres especiales reconocidas por la tortuga desde lejos de la costa o desde más cerca.

Ponen los huevos cada 2 a 4 años en más de una nidada por temporada y probablemente hasta cinco (Carr y Giovannoli 1957; Carr y Ogren 1960; Carr y Hirth 1962). Las nidadas sucesivas son depositadas con dos semanas de diferencia. Si una hembra que está desovando en Tortuguero es molestada por una luz, una persona o un ruido, regresará al océano e intentará desovar más tarde. Entre una y otra nidada, las hembras permanecen en el área general, descansando y durmiendo en grietas o cuevas en la base de acantilados o debajo de salientes de las rocas (Carr, Ross y Carr 1974). Se cree que entre las nidadas comen poco o nada ya que hay poca vegetación marina cerca del sitio del desove. Los adultos son principalmente herbívoros, mientras que los juveniles son carnívoros (Carr y Ogren 1960).

El tamaño de la nidada en Tortuguero es de 18 a 193 huevos (\bar{x} = 100, 406 nidos) y el período de incubación es cerca de 2 meses; la eficiencia de eclosión es de 50 % a 83 %. Cerca del 50% de las tortugas que emergen de los nidos en Tortuguero llegan al mar. En 1977, cerca de 50% de los nidos fueron destruidos por depredadores, especialmente por perros y quizá también por pizotes. La mayoría de las tortuguitas emergen de noche cuando las temperaturas son más favorables y aquellas que emergen durante el día son destruidas por zopilotes. La depredación es mayor en los nidos más alejados del océano y la erosión en la playa destruye algunos de los nidos más cercanos al agua. El hábito de una migración larga y del desove en áreas

remotas pudo evolucionar para disminuir la depredación de los huevos. La depredación por perros es un desarrollo reciente pero, potencialmente puede ser muy seria si se permite que continúe (Carr y Giovannoli 1957; Carr y Ogren 1960; Carr y Hirth 1962; Carr, Ross y Carr 1974; Fowler 1979).

La tortuga cabézona es muy similar en sus hábitos reproductivos a la tortuga verde. Los huevos son puestos cada dos a tres años y hay hasta cuatro nidadas cada 12 a 19 días en una misma temporada. Las hembras regresan a desovar a la misma playa durante la temporada de desove y entre éstas, ponen de 48 a 159 huevos por nidada ($x = 100$). Si una hembra es interrumpida durante el desove, volverá en la misma noche o después a continuar con su tarea (Caldwell 1962; Kaufman 1971; Davis y Whiting 1977).

La tortuga marina de carey es una especie circuntropical asociada a los arrecifes coralinos y a las costas rocosas. Carr Hirth y Ogren (1966) describieron el desove en Costa Rica. Parece que las tortugas de carey desovan más temprano en el año que las tortugas verdes. Además, contrario al caso de las tortugas verdes que desovan en colonias concentradas, las tortugas de carey junto con las tortugas marinas cabezonas y las baulas, son generalmente desovadoras solitarias. Casi cualquier playa tropical de arenas profundas, libre de actividad humana, será visitada por la tortuga de carey para desovar (Carr, Hirth y Ogren 1966). Anteriormente se cazaba a las carey en grandes cantidades por sus caparazones pero, en la actualidad las amenazas más grandes son los cazadores de carne y cuero y los recolectores de huevos.

Las tortugas lora pueden desovar solas, en pequeñas colonias o en desoves masivos diurnos conocidos como *arribadas*, que constan de más de cien mil hembras (Pritchard 1979). Este comportamiento está limitado a unas pocas playas a lo largo del trópico, una de ellas en el Parque Nacional Santa Rosa en la provincia de Guanacaste, Costa Rica (Hughes y Richard 1974).

La tortuga baula fue estudiada en Tortuguero por Carr y Ogren (1959) quienes encontraron que las hembras se agrupan durante el desove en una pequeña porción de la playa. Al igual que la tortuga de carey, desovan en la misma playa que la tortuga verde que la ocupa después. El patrón general del desove es similar al de la tortuga verde. Cuatro nidos tenían entre cuarenta y cinco y ochenta huevos con yema.

TORTUGAS DE AGUA DULCE Y TERRESTRES

La tortuga deslizador acuática tropical o tortuga pintada, *Chrysemys ornata*, tiene una amplia distribución en una gran extensión de hábitats en el trópico americano. En Centroamérica ocupa las aguas de las tierras bajas, generalmente en los grandes ríos de corriente lenta o los afluentes con mucha vegetación sumergida. Otras características importantes del hábitat de esta especie son los sitios de asoleo y las áreas abiertas esparcidas en el bosque donde ponen sus huevos. Moll y Legler (1971) han

llevado a cabo, con esta especie, la investigación más completa hasta ahora sobre las tortugas tropicales de agua dulce. Estos estudios panameños pueden ser aplicables directamente a Costa Rica y los siguientes párrafos resumen sus investigaciones.

C. ornata adulta permanece en secciones del río con gran cantidad de vegetación flotante como *Elodea*. Los juveniles y los recién nacidas se encuentran en las aguas río arriba y en las áreas tranquilas. Las tortugas duermen durante el día en un lugar de costumbre en las orillas de la vegetación flotante. El alimento principal de los adultos es de plantas acuáticas y semiacuáticas y algún material animal (cerca 17% del volumen). Los juveniles consumen cerca de 19% de materia animal por volumen. La alimentación se realiza bajo el agua y parece llevarse a cabo de forma oportunista.

Los huevos son puestos de enero a mayo en la estación seca cuando el nivel de los ríos está más bajo y con menos posibilidad de inundar sus nidos. Las hembras pueden depositar hasta cinco nidadas por temporada, siendo el número de grupos proporcional al tamaño de la hembra. El desove ocurre de noche en áreas abiertas expuestas a la luz del sol durante parte del día. El territorio guarida de las hembras es diferente a los sitios de desove. La migración a estos sitios ocurre temprano en la estación seca. No se sabe cómo las hembras escogen un área dónde desovar, ya que sus nidos se encuentran hasta 400 m del agua. El tamaño del nido es de nueve a veinticinco huevos ($x = 17.4$ de 19 nidos y 19 disecciones). Los huevos eclosionan en mayo y junio en el comienzo de la temporada lluviosa, un patrón similar al de otros reptiles tropicales. Cuando las tortuguitas están listas para emerger del nido, la lluvia suaviza el tapón del nido y les facilita su salida. Además en esta época hay más disponibilidad de alimentos y de protección.

La depredación en esta especie se da principalmente en los huevos. Una gran proporción de nidos es destruida principalmente por armadillos y por la lagartija téjida panameña *Ameiva ameiva*, así como por ratas negras, zarigüeyas, pizotes, perros, aves, cerdos y humanos. Las hormigas de fuego atacan algunas tortuguitas y el hombre es el mayor depredador de los adultos. La tortuga hembra orina sobre el nido concluido y el olor puede ser una forma en que los depredadores lo localizan hasta 2 ó 3 días después de la oviposición.

El otro género emídido *Rhinoclemys*, tiene tres especies en Costa Rica. *Rhinoclemys funerea* es una tortuga grande y aplanada (hasta 320 mm de longitud del caparacho) del tipo deslizador y se encuentra en los ríos de la zona baja y húmeda del Atlántico. Iverson (1975) describió el cortejo acuático de los individuos en cautiverio en Costa Rica y Moll y Legler (1971) y Medem (1962) suministraron detalles de su historia natural. *R. funerea* sale del agua para asolearse durante el día y alimentarse por la noche. Por esta razón, puede vivir en los ríos sin vegetación, a diferencia de *C. ornata*. Los huevos son relativamente grandes con cáscara dura y quebradiza, puestos individualmente bajo la hojarasca. No excavan un nido y pueden reproducirse en cualquier época del año

(Medem 1962; Moll y Legler 1971; obs. personal).

Las otras dos especies de *Rhinoclemys* son más terrestres. Una forma colorida de rayas rojas (*R. pulcherrima*) se encuentra en las tierras bajas y secas de la provincia de Guanacaste, Costa Rica. Durante la época lluviosa pueden encontrarse individuos en los pantanos temporales, en los campos y en los bosques pero desaparecen durante la estación seca (obs. pers.). Se conoce muy poco de su historia natural. La tercera especie costarricense, *R. annulata*, es una especie terrestre, en forma de caja, de las tierras bajas del Atlántico. Mittermeir (1971) brevemente estudió a esta especie en Panamá. Estas tortugas comen una gran variedad de alimento vegetal y al parecer tienen población terrestre.

La familia de tortugas de fango, Kinosternidae, está representada en Costa Rica por tres especies en el género *Kinosternon*. Hay alguna información disponible sobre *K. leucostomum* y suponemos que las otras dos especies son similares. Según Moll y Legler (1971) y Medem (1962) esta especie generalmente se encuentra en los pantanos, arroyos tranquilos y estanques temporales, aunque algunos individuos también pueden moverse por tierra. Estas tortugas son omnívoras y aunque los caracoles acuáticos constituyen gran parte de su dieta, también pueden alimentarse en tierra (obs. pers.). Una nidada puede constar de uno o dos huevos frágiles puestos en cualquier momento, debajo del mantillo de bosque o en nidos de poca profundidad. *Kinosternon angustipons* se distingue porque pone cerca de cuatro huevos por nidada (Legler 1966).

Estas historias naturales muestran dos patrones reproductivos (Moll y Legler 1971). *Chrysemys ornata* ejemplifica un modo generalizado de las zonas templadas del norte. Esta especie, generalmente, tiene una reproducción similar en sitios templados y tropicales con nidadas grandes, un tamaño de huevos relativamente pequeño, la producción de huevos en temporadas, varias nidadas por temporada, construye su nido en un hábitat específico. Este es un modo exitoso en muchos hábitats y similar en la mayoría de las especies de la familia Emydidae. *Rhinoclemys* y *Kinosternon* tienen un modo de reproducción más especializado o tropical. Ponen sus huevos, que son relativamente grandes, individualmente o en pequeñas nidadas y producidos casi en forma continua y no hay una construcción especial del nido. Estas características están adaptadas al clima tropical ya que la reproducción no está limitada a unos pocos meses al año.

Estos dos patrones pueden ser tomados como respuestas diferentes a la presión de selección y probablemente a la depredación. Las nidadas pequeñas y espaciadas de *Rhinoclemys* y *Kinosternon* pueden reducir el número de huevos destruidos por los depredadores. El descubrimiento de un sólo huevo no significaría la destrucción de la mayoría de la descendencia puesta por una hembra. *Chrysemys* puede evitar la pérdida total de la descendencia al saturar un área con muchos nidos con gran cantidad de huevos (Moll y Legler 1971).

Hay algunas diferencias entre las subespecies de las

zonas tropicales y templadas de *C. ornata*. Las deslizadoras panameñas producen huevos más grandes y mayor cantidad de nidadas grandes por temporada que *C. scripta*, de las zonas templadas. Esto es inverso a la tendencia general de los vertebrados tropicales, incluyendo a algunas aves, mamíferos, lagartijas, ranas y otras tortugas. La temporada reproductiva es dos meses más larga en Panamá que en las zonas templadas. Las hembras de esta especie son más grandes en el trópico que en otras zonas y probablemente la fecundidad sea mayor (Moll y Legler 1971).

COCODRILOS

El caimán de anteojos continúa siendo común en las tierras bajas y húmedas de Costa Rica. Su biología no ha sido estudiada en Costa Rica pero Staton y Dixon (1975, 1977) aportan información acerca de los llanos venezolanos y Alvarez del Toro (1974) describe las poblaciones mexicanas. La biología del caimán no difiere mucho del cocodrilo. La hembra raspa la vegetación y la amontona para hacer un nido donde entierra de veinte a treinta huevos. Ella (y a veces un macho) cuida el nido durante el período de incubación de alrededor de 73 días. Uno o ambos padres pueden ayudar a las crías a salir del nido y pueden cuidarlas por un período indefinido. De los treinta y dos nidos observados por Staton y Dixon (1977), un 9% eclosionó; el resto fue destruido por humanos, vacas, inundaciones y por las grandes lagartijas tejú (*Tupinambis teguixin*). Todos estos factores, excepto el último, pueden ser importantes en Costa Rica.

Aparte de su distribución, casi nada se sabe acerca de los cocodrilos costarricenses. Las observaciones mexicanas de Alvarez del Toro (1974) sobre su historia natural, probablemente sean aplicables en Costa Rica. *Crocodylus* construye un nido diferente al de los caimanes. El cocodrilo generalmente cava un hueco en la tierra arenosa donde deposita los huevos, luego cubre el nido con arena que aprisiona en forma similar al nido de las tortugas marinas. La hembra generalmente cuida el nido y ayuda a las crías a salir.

El comportamiento social de los cocodrilos, a menudo, está mediado por señales acústicas, un modo de comunicación ausente en la mayoría de los reptiles. El significado de muchas de estas señales no ha sido establecido. La respuesta más común y con más fuerza es la de los adultos a llamadas de sus crías (Campbell 1973; Alvarez del Toro 1974; Garrick y Lang 1977; Garrick, Lang y Herzog 1978; Staton 1978).

LA CONSERVACION DE LAS TORTUGAS MARINAS Y DE LOS COCODRILOS

Las tortugas marinas y los cocodrilos no son los únicos reptiles explotados por el hombre, pero el impacto humano es mayor en sus poblaciones. Probablemente, se podría afirmar que sus números decrecen continuamente debido a la recolecta de sus huevos y de los adultos para alimento, conchas y cueros. Las principales playas adonde anida la tortuga verde y una de las playas de la tortuga lora

están bien protegidas por el sistema de parques nacionales pero, el robo de los huevos continúa siendo la regla en otras áreas y todas las especies de tortugas marinas, excepto la baula, son perseguidas en el océano. Hasta hace unos 15 años, el cocodrilo era el único objeto de la explotación de cueros, pero el avance en el procesamiento de pieles de caimán y de tortugas marinas ha incluido a estos reptiles en este comercio también. Excepto por la población bien protegida de cocodrilos en el Parque Nacional Corcovado, en la Península de Osa, estos escasean en ambas costas. Los caimanes son más comunes pero, sus poblaciones han disminuido considerablemente en aquellas áreas cercanas a los centros de población humana.

Son muchos los autores que han escrito sobre la difícil situación de la tortuga verde, pero, ninguno ha sido tan elocuente como Archie Carr (1967). Los esfuerzos de él y de sus colegas han estimulado la ayuda internacional por la conservación de las tortugas marinas. En ningún otro lugar, la respuesta ha sido tan positiva como en Costa Rica. Las famosas arribadas en Tortuguero y en Playa Nancite se encuentran protegidas y el sentimiento del público está girando en contra de la explotación de las tortugas en otras partes del país. Desafortunadamente, los cocodrilos no despiertan el mismo sentimiento de cariño que las tortugas verdes (aunque ambos tengan lágrimas verdaderas) y el futuro de *Crocodylus* es mucho menos seguro. Tal vez, nunca volvamos a ver al enorme animal de 4 m de largo que aterrizaba a los campesinos y se comía a sus perros. Sin embargo, puede haber una pequeña luz en el horizonte, representada por los juveniles recién salidos del huevo en las aguas estuarinas del Parque Nacional Corcovado y en el Parque Nacional Santa Rosa (D.H. Janzen, com. pers.).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a nuestros compañeros de campo, en Costa Rica, su valiosa ayuda a través de los años; el esfuerzo de muchos otros hizo posible esta revisión. También agradecemos a Rayann Robino por mecanografiar los múltiples borradores y por mantener un control de calidad durante todo el tiempo.

- Albuquerque, E. X.; Daly, J. W.; and Witkop, B. 1971. Batrachotoxin: Chemistry and pharmacology. *Science* 172:995–1002.
- Alvarez del Toro, M. 1974. *Los crocodylia de México (estudio comparativo)*. México, D. F.: Instituto Mexicano Recursos Naturales Renovables, A.C.
- Andrews, R. M. 1971. Structural habitat and time budget of a tropical *Anolis* lizard. *Ecology* 52:262–70.
- . 1979. The lizard *Corytophanes cristatus*: An extreme "sit-and-wait" predator. *Biotropica* 11:136–39.
- Andrews, R. M., and Asato, T. 1977. Energy utilization of a tropical lizard. *Comp. Biochem. Physiol.* 58A: 57–62.
- Avery, R. A. 1971. Estimates of food consumption by the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *J. Anim. Ecol.* 40: 351–65.
- Ballinger, R. E.; Marion, K. R.; and Sexton, O. J. 1970. Thermal ecology of the lizard, *Anolis limifrons* with comparative notes on three additional Panamanian anoles. *Ecology* 51:246–54.
- Bennett, A. F., and Dawson, W. R. 1976. Metabolism. In *Biology of the Reptilia*, vol. 5, ed. C. Gans. London: Academic Press.
- Bennett, A. F., and Licht, P. 1972. Anaerobic metabolism during activity in lizards. *J. Comp. Physiol.* 81: 277–88.
- Boulenger, G. A. 1913. On a collection of batrachians and reptiles made by Dr. H. G. F. Spurrell, F. Z. S., in the Choco, Colombia. *Proc. Zool. Soc. London* 1913: 1019–38.
- Breder, C. M., Jr. 1946. Amphibians and reptiles of the Río Chucunaque drainage, Darien, Panamá, with notes on their life histories and habits. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 86:375–436.
- Brodie, E. D., Jr. and Brodie E. D., III. 1980. Differential avoidance of mimetic salamanders by free-ranging birds. *Science* 208:181–82.
- Bunnell, P. 1973. Vocalizations of the frog *Dendrobates pumilus*. *Copeia* 1973:277–84.
- Caldwell, D. K. 1962. Comments on the nesting behavior of Atlantic loggerhead sea turtles, based primarily on tagging returns. *Quart. J. Florida Acad. Sci.* 25: 287–302.
- Campbell, H. W. 1973. Observations on the acoustic behavior of crocodylians. *Zoologica* 58:1–11.
- Carr, A. F. 1967. *So excellente a fishe*. New York: Natural History Press.
- Carr, A.; Carr, M. H.; and Meglan, A. B. 1978. The ecology and migration of sea turtles. 7. The west Caribbean green turtle colony. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 162:1–46.
- Carr, A. F., and Giovannoli, L. 1957. The ecology and migrations of sea turtles. 2. Results of field work in Costa Rica. *Am. Mus. Nov.* 1835:1–32.
- Carr, A. F., and Hirth, H. 1962. The ecology and migrations of sea turtles. 5. Comparative features of isolated green turtle colonies. *Am. Mus. Nov.* 2091:1–42.
- Carr, A. F.; Hirth, H.; and Ogren, L. 1966. The ecology and migrations of sea turtles. 6. The hawksbill turtle in the Caribbean Sea. *Am. Mus. Nov.* 2248:1–29.
- Carr, A. F., and Ogren, L. 1959. The ecology and migrations of sea turtles. 3. *Dermochelys* in Costa Rica. *Am. Mus. Nov.* 1958:1–29.
- . 1960. The ecology and migrations of sea turtles. 4. The green turtle in the Caribbean Sea. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 121:1–48.
- Carr, A. F.; Ross, P.; and Carr, S. 1974. Internesting behavior of the green turtle, *Chelonia mydas*, at a mid-ocean island breeding ground. *Copeia* 1974: 703–6.
- Cott, H. B. 1940. *Adaptive coloration in animals*. London: Methuen.
- Crump, M. L. 1972. Territoriality and mating behavior in *Dendrobates granuliferus* (Anura: Dendrobatidae). *Herpetologica* 28:195–98.

- . 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Misc. Pub. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 61:1–68.
- Crump, M. L., and Kaplan, R. H. 1979. Clutch energy partitioning of tropical tree frogs (Hylidae). *Copeia* 1979:626–35.
- Daly, J. W., and Myers, C. W. 1967. Toxicity of Panamanian poison frogs (*Dendrobates*): Some biological and chemical aspects. *Science* 156:970–73.
- Davis, G. E.,
turtle nesting in Everglades National Park, Florida, USA. *Herpetologica* 33:18–28.
- Dixon, J. R., and Heyer, W. R. 1968. Anuran succession in a temporary pond in Colima, México. *Bull. Southern California Acad. Sci.* 67:129–37.
- Duellman, W. E. 1960. A distributional study of the amphibians of the Isthmus of Tehuantepec, México. *Pub. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 13:19–72.
- . 1963. A new species of tree frog, genus *Phyllomedusa*, from Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 11:1–23.
- . 1966a. The Central American herpetofauna: An ecological perspective. *Copeia* 1966:700–719.
- . 1966b. Aggressive behavior in dendrobatid frogs. *Herpetologica* 22:217–21.
- . 1967. Social organization in the mating calls of some Neotropical anurans. *Am. Midl. Nat.* 77:156–63.
- . 1970. The hylid frogs of middle America. *Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 1:1–753.
- . 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Misc. Pub. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 65:1–352.
- Duellman, W. E., and Savitsky, A. H. 1976. Aggressive behavior in a centrolenid frog, with comments on territoriality in anurans. *Herpetologica* 32:401–4.
- Duellman, W. E., and Trueb, L. 1966. Neotropical hylid frogs, genus *Smilisca*. *Pub. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans.* 17:281–375.
- Dunn, E. R. 1937. The amphibian and reptilian fauna of bromeliads in Costa Rica and Panamá. *Copeia* 1937:163–67.
- . 1941. Notes on *Dendrobates auratus*. *Copeia* 1941:88–93.
- Eaton, T. 1941. Notes on the life history of *Dendrobates auratus*. *Copeia* 1941:93–95.
- Fleming, T. H., and Hooker, R. S.
The response of a lizard to tropical seasonality. *Ecology* 56:1243–61.
- Fowler, L. E. 1979. Hatching success and nest predation in the green sea turtle, *Chelonia mydas*, at Tortugero, Costa Rica. *Ecology* 60:946–55.
- Fuhrman, F. A.; Fuhrman, G. J.; and Mosher, H. S. 1969. Toxin from skin of frogs of the genus *Atelopus*: Differentiation from dendrobatid toxins. *Science* 165:1376–77.
- Garrick, L. D., and Lang, J. W. 1977. Social signals and behaviors of adult alligators and crocodiles. *Am. Zool.* 17:225–39.
- Garrick, L. D.; Lang, J. W.; and Herzog, H. A., Jr. 1978. Social signals of adult American alligators. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 160:153–92.
- Goodman, D. E. 1971a. Territorial behavior in a Neotropical frog, *Dendrobates granuliferus*. *Copeia* 1971:365–70.
- . 1971b. Differential selection among immobile prey among terrestrial and riparian lizards. *Am. Midl. Nat.* 86:217–19.
- Habermehl, G. G. 1974. Venoms of amphibia. In *Chemical zoology*, vol. 9, *Amphibia and reptilia*, ed. M. Florkin and B. T. Scheer. New York: Academic Press.
- Heyer, W. R. 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution* 23:421–28.
- . 1970. Studies on the genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). II. Diagnosis and distribution of the *Leptodactylus* of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 16:171–205.
- . 1976. Studies in larval amphibian habitat partitioning. *Smithsonian Contrib. Zool.* 242:1–27.
- Heyer, W. R.; McDiarmid, R. W.; and Weigmann, D. L. 1975. Tadpoles, predation, and pond habitats in the tropics. *Biotropica* 7:100–111.
- Heyer, W. R., and Rand, A. S. 1977. Foam nest construction in the leptodactylid frogs *Leptodactylus pentadactylus* and *Physalaemus pustulosus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *J. Herp.* 11:222–25.
- Hillman, P. E. 1969. Habitat specificity in three sympatric species of *Ameiva* (Reptilia: Teiidae). *Ecology* 50:476–81.
- Houck, L. D. 1977. Life history patterns and reproductive biology of Neotropical salamanders. In *The reproductive biology of amphibians*, ed. D. H. Taylor and S. I. Guttman. New York: Plenum Press.
- Hughes, D. A., and Richard, J. D. 1974. The nesting of the Pacific ridley *Lepidochelys olivacea* on Playa Nancite, Costa Rica. *Marine Biol.* 24:97–107.
- Inger, R. F. 1962. On the terrestrial origin of frogs. *Copeia* 1962:835–36.
- Iverson, J. B. 1975. Notes on courtship in *Rhinoclemys funerea*. *J. Herp.* 9:249–50.
- Janzen, D. H. 1962. Injury caused by toxic secretions of *Phrynohyas spilomma* Cope. *Copeia* 1962:651.
- Janzen, D. H., and Schoener, T. W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49:96–110.
- Kaufman, R. 1971. Studies on the loggerhead sea turtle, *Caretta caretta caretta* (Linné) in Colombia, South America. *Herpetologica* 31:323–26.
- Kitasako, J. T. 1967. Observations on the biology of *Dendrobates pumilio* Schmidt and *Dendrobates auratus* Girard. M.S. thesis, University of Southern California, Los Angeles.
- Krakauer, T. 1968. The ecology of the Neotropical toad, *Bufo marinus*, in south Florida. *Herpetologica* 24:214–21.

- Legler, J. M. 1966. Notes on the natural history of a rare Central American turtle, *Kinosternon angustipons* Legler. *Herpetologica* 22:118–22.
- Licht, L. E. 1967. Death following possible ingestion of toad eggs. *Toxicon* 5:141–42.
- . 1968. Unpalatability and toxicity of toad eggs. *Herpetologica* 24:93–98.
- . 1969. Palatability of *Rana* and *Hyla* eggs. *Am. Midl. Nat.* 82:296–98.
- Licht, L. E., and Low, B. 1968. Cardiac response of snakes after ingestion of toad parotoid venom. *Copeia* 1968:547–51.
- Limerick, S. 1980. Courtship and oviposition in the poison-arrow frog, *Dendrobates pumilio*. *Herpetologica* 35:69–71.
- Lutz, B. 1948. Ontogenetic evolution in frogs. *Evolution* 2:29–39.
- Lynn, W. C. 1942. The embryology of *Eleutherodactylus nubicola*, an anuran which has no tadpole stage. *Pub. Carnegie Inst. Washington* 541:27–62.
- McDiarmid, R. W. 1971. Comparative morphology and evolution of frogs of the Neotropical genera *Atelopus*, *Dendrophryniscus*, *Melanophryniscus*, and *Oreophrynella*. *Sci. Bull. Los Angeles County Mus. Nat. Hist.* 12:1–66.
- . 1975. Glass frog romance along a tropical stream. *Terra, Los Angeles County Mus.* 13:14–18.
- . 1978. Evolution of parental care in frogs. In *The development of behavior: Comparative and evolutionary aspects*, ed. G. M. Burghardt and M. Bekoff. New York: Garland STPM Press.
- McDiarmid, R. W., and Adler, K. 1974. Notes on territorial and vocal behavior of Neotropical frogs of the genus *Centrolenella*. *Herpetologica* 30:75–78.
- Medem, F. 1962. La distribución geográfica y ecología de los Crocodylia y Testudinata en el Departamento del Chocó. *Rev. Acad. Colombia Cienc. Exactas Fis. Nat.* 11:279–303.
- Mittermeir, R. A. 1971. Notes on the behavior and ecology of *Rhinoclemys annulata* Gray. *Herpetologica* 27:485–88.
- Moll, E. O., and Legler, J. M. 1971. The life history of a Neotropical slider turtle, *Pseudemys scripta* (Schoepff), in Panama. *Sci. Bull. Los Angeles County Mus. Nat. Hist.* 11:1–102.
- Montanucci, R. R. 1968. Comparative dentition in four iguanid lizards. *Herpetologica* 24:305–15.
- Myers, C. W.; Daly, J. W.; and Malkin, B. 1978. A dangerously toxic new frog (*Phyllobates*) used by Emberá Indians of western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 161:307–66.
- Nelson, C. E. 1972. Systematic studies of the North American microhylid genus *Gastrophryne*. *J. Herp.* 6:111–37.
- Novak, R. M., and Robinson, D. C. 1975. Observations on the reproduction and ecology of the tropical montane toad, *Bufo holdridgei* Taylor in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 23:213–37.
- Pianka, E. R. 1966. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology* 47:1055–59.
- Pough, F. H. 1973. Lizard energetics and diet. *Ecology* 54:836–44.
- Pritchard, P. C. H. 1979. Taxonomy, evolution and zoogeography. In *Turtles: Perspectives and research*, ed. M. Harless and H. Morlock. New York: Wiley.
- Pyburn, W. F. 1963. Observations on the life history of the treefrog, *Phyllomedusa callidryas* (Cope). *Texas J. Sci.* 15:155–70.
- Trueb, L. 1968. Variation in the tree frog *Hyla lancasteri*. *Copeia* 1968:285–99.
- VanDevender, R. W. 1978. Growth ecology of a tropical lizard, *Basiliscus basiliscus*. *Ecology* 59:1031–38.
- Vial, J. L. 1968. The ecology of the tropical salamander, *Bolitoglossa subpalmata*, in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 15:13–115.
- Villa, J. 1967. Comportamiento defensivo de la “rana tenero,” *Leptodactylus pentadactylus*. *Rev. Biol. Trop.* 15:323–29.
- . 1972. *Anfibios de Nicaragua*. Managua: Instituto Geográfico Nacional, Banco Central de Nicaragua.
- Vinton, K. W. 1951. Observations on the life history of *Leptodactylus pentadactylus*. *Herpetologica* 7:73–75.
- Wake, D. B., and Lynch, J. F. 1976. The distribution, ecology, and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America. *Sci. Bull. Los Angeles County Nat. Hist. Mus.* 25:1–65.
- Wake, M. H. 1977. The reproductive biology of caecilians: An evolutionary perspective. In *The reproductive biology of amphibians*, ed. D. H. Taylor and S. I. Guttman. New York: Plenum Press.
- Wassersug, R. 1971. On the comparative palatability of some dry season tadpoles from Costa Rica. *Am. Midl. Nat.* 86:101–9.
- . 1973. Aspects of social behavior in anuran larvae. In *Evolutionary biology of the anurans: Contemporary research on major problems*, ed. J. L. Vial. Saint Louis: University of Missouri Press.
- Wells, K. D. 1977a. The courtship of frogs. In *The reproductive biology of amphibians*, ed. D. H. Taylor and S. I. Guttman. New York: Plenum Press.
- . 1977b. The social behavior of anuran amphibians. *Anim. Behav.* 25:666–93.
- . 1978. Courtship and parental behavior in a Panamanian poison-arrow frog (*Dendrobates auratus*). *Herpetologica* 34:148–55.
- Young, A. M. 1979. Arboreal movement and tadpole-carrying behavior of *Dendrobates pumilio* Schmidt (Dendrobatidae) in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 11:238–39.
- Zug, G. R., and Zug, P. B. 1979. The marine toad, *Bufo marinus*: A natural history resumé of native populations. *Smithsonian Contrib. Zool.* 284:1–58.
- . 1964. Breeding behavior of the leaf frog, *Phyllomedusa callidryas*, in southern Veracruz. *Year. Am. Phil. Soc.* 1964:291–94.

- . 1967. Breeding and larval development of the hylid frog *Phrynohyas spilomma* in southern Veracruz, México. *Herpetologica* 23:184–94.
- . 1970. Breeding behavior of the leaf-frogs *Phyllomedusa callidryas* and *Phyllomedusa dacnicolor* in México. *Copeia* 1970:209–18.
- Rand, A. S. 1967. Ecology and social organization in the iguanid lizard *Anolis lineatopus*. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 122:1–77.
- Ream, C. 1965. Notes on the behavior and egg laying of *Corythopanes cristatus*. *Herpetologica* 20:239–42.
- Rivero, J. A., and Esteves, A. E., 1969. Observations of the agonistic and breeding behavior of *Leptodactylus pentadactylus* and other amphibian species in Venezuela. *Breviora* 321:1–14.
- Robinson, D. C. 1961. The identity of the tadpole of *Anotheca coronata* (Stejneger). *Copeia* 1961:495.
- . 1977. Herpetofauna bromelicola Costarricense y renacuajos de *Hyla picadoi* Dunn. In *Historia natural de Costa Rica*, ed. L. D. Gomez, San José: Museo Nacional de Costa Rica.
- Salthe, S. N. 1969. Reproductive modes and the numbers and sizes of ova in the urodeles. *Am. Midl. Nat.* 81:467–90.
- Salthe, S. N., and Duellman, W. E. 1973. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. In *Evolutionary biology of the anurans*, ed. J. L. Vial. Saint Louis: University of Missouri Press.
- Salthe, S. N., and Mecham, J. S. 1974. Reproductive and courtship patterns. In *Physiology of the amphibia*, ed. B. Lofts, vol. 2. New York: Academic Press.
- Savage, J. M. 1966. The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia* 1966:719–60.
- . 1968. The dendrobatid frogs of Central America. *Copeia* 1968:745–76.
- . 1980. The tadpole of the Costa Rican fringe-limbed tree-frog, *Hyla fimbriembra*. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 93:1177–83.
- Savage, J. M., and Heyer, W. R. 1969. The tree-frogs (family Hylidae) of Costa Rica: Diagnosis and distribution. *Rev. Biol. Trop.* 16:1–127.
- Schoener, T. W. 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49:704–26.
- Scott, N. J. 1976. The abundance and diversity of the herpetofaunas of tropical forest litter. *Biotropica* 8: 41–58.
- Scott, N. J., Jr., and Starrett, A. 1974. An unusual breeding aggregation of frogs, with notes on the ecology of *Agalychnis spurrelli* (Anura: Hylidae). *Bull. Southern California Acad. Sci.* 73:86–94.
- Scott, N. J., Jr.; Wilson, D. E.; Jones, C.; and Andrews, R. M. 1976. The choice of perch dimensions by lizards of the genus *Anolis* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *J. Herp.* 10:75–84.
- Sexton, O. 1958. Observations on the life history of a Venezuelan frog, *Atelopus cruciger*. *Acta Biol. Venezuela* 2:235–42.
- . 1962. Apparent territorialism in *Leptodactylus insularum* Barbour. *Herpetologica* 18:212–14.
- Sexton, O. J.; Bauman, J.; and Ortleb, E. 1972. Seasonal food habits of *Anolis limifrons*. *Ecology* 53: 182–86.
- Sexton, O. J., and Ortleb, E. P. 1966. Some cues used by the leptodactylid frog, *Engystomops pustulosus*, in selection of the oviposition site. *Copeia* 1966:225–30.
- Silverstone, P. A. 1975. A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Dendrobates* Wagler. *Sci. Bull. Los Angeles County Mus. Nat. Hist.* 21:1–55.
- . 1976. A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Phyllobates* Bibron in Sagra (family Dendrobatidae). *Sci. Bull. Los Angeles County Mus. Nat. Hist.* 27:1–53.
- Smith, H. M., and White, F. N. 1955. Adrenal enlargement and its significance in the hognose snakes (*Heterodon*). *Herpetologica* 11:137–44.
- Stamps, J. A. 1977. The relationship between resource partitioning, risk, and aggression in a tropical territorial lizard. *Ecology* 53:349–58.
- Starrett, P. 1960. Descriptions of tadpoles of middle American frogs. *Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. Michigan* 110:1–37.
- . 1967. Observations on the life history of frogs of the family Atelopodidae. *Herpetologica* 23: 195–204.
- . 1973. Evolutionary patterns in larval morphology. In *Evolutionary biology of the anurans: Contemporary research on major problems*, ed. J. L. Vial. Saint Louis: University of Missouri Press.
- Staton, M. A. 1978. "Distress calls" of crocodylians—whom do they benefit? *Am. Nat.* 112:327–32.
- Staton, M. A., and Dixon, J. R. 1975. Studies on the dry season biology of *Caiman crocodilus* from the Venezuelan llanos. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 35:237–65.
- . 1977. Breeding biology of the spectacled caiman, *Caiman crocodilus crocodilus*, in the Venezuelan llanos. *U.S. Fish Wildl. Serv. Wildl. Res. Rep.* 5:1–21.
- Stuart, L. C. 1935. A contribution to a knowledge of the herpetology of a portion of the savannah region of central Petén, Guatemala. *Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. Michigan* 29:1–56.
- . 1961. Some observations on the natural history of tadpoles of *Rhinophrynus dorsalis* Dumeril and Bibron. *Herpetologica* 17:73–79.
- Taylor, E. H. 1942. Tadpoles of Mexican anura. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 28:37–55.
- . 1952. A review of the frogs and toads of Costa Rica. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 35:577–942.
- . 1954. Frog-egg-eating tadpoles of *Anotheca coronata* (Stejneger) (Satientia, Hylidae). *Univ. Kansas Sci. Bull.* 36:589–95.
- . 1956. A review of the lizards of Costa Rica. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 38:3–322.
- Zweifel, R. G. 1964a. Life history of *Phrynohyas venulosa* (Satientia: Hylidae) in Panamá. *Copeia* 1964: 201–8.
- . 1964b. Distribution and life history of a Central American frog, *Rana vibicaria*. *Copeia* 1964: 300–308.

LISTA DE REPTILES Y ANFIBIOS

N.J. Scott, J.M. Savage y D.C. Robinson

Taxon	La Selva	Osa	Cañas, Taboga	San José	Las Cruces	Cerro
Amphibia						
Gymnophiona						
Caecilidae						
<i>Dermophis mexicanus</i>				X		
<i>D. parviceps</i>		X		X	X	X
<i>Gymnopsis multiplicata</i>	X		X			
Caudata						
Plethodontidae						
<i>Bolitoglossa alvaradoi</i>						
<i>B. arborescendens</i>						X
<i>B. cerroensis</i>						X
<i>B. colonea</i>	X	X		X		
<i>B. epimela</i>						
<i>B. lignicolor</i>		X				
<i>B. robusta</i>						
<i>B. sooyorum</i>						X
<i>B. striatula</i>						
<i>B. subpalmata</i>						X
<i>B. sp. 1</i>						
<i>B. sp. 2</i>						
<i>Chiropterotriton diminuta</i>						
<i>C. picadoi</i>				X		
<i>C. richardi</i>						
<i>Oedipina alfaroi</i>						
<i>O. altura</i>						
<i>O. carablanca</i>						
<i>O. collaris</i>						
<i>O. complex</i>					X	
<i>O. cyclocauda</i>						
<i>O. parvipes</i>		X				
<i>O. paucidentata</i>						
<i>O. poelzi</i>						
<i>O. pseudouniformis</i>	X					
<i>O. uniformis</i>	X	X		X		
Anura						
Rhinophrynidae						
<i>Rhinophrynus dorsalis</i>			X			
Microhylidae						
<i>Gastrophryne pictiventris</i>	X					
<i>Glossostoma aterritum</i>		X				
<i>Hypopachus variolosus</i>			X	X		
Leptodactylidae						
<i>Eleutherodactylus altae</i>	X					
<i>E. biporcatus</i>	X	X			X	
<i>E. bufoniformis</i>						
<i>E. caryophyllaceus</i>	X					
<i>E. cerasinus</i>	X					
<i>E. cruentus</i>	X	X			X	
<i>E. moro</i>						
<i>E. pardalis</i>					X	
<i>E. ridens</i>	X	X			X	
<i>E. diastema</i>	X	X				

Taxon	La Selva	Osa	Cañas, Taboga	San José	Las Cruces	Cerro
<i>E. hylaeformis</i>						
<i>E. vocator</i>		X			X	
<i>E. sp. 1</i>						
<i>E. crassidigitus</i>	X					
<i>E. fitzingeri</i>	X	X	X			
<i>E. longirostris</i>		X			X	
<i>E. sp. 2</i>						
<i>E. andi</i>						
<i>E. talamancae</i>	X					
<i>E. gaigei</i>						
<i>E. bransfordii</i>	X	X	X		X	
<i>E. gollmeri</i>						
<i>E. mimus</i>	X					
<i>E. noblei</i>	X					
<i>E. podiciferus</i>						
<i>E. melanostictus</i>						X
<i>E. rayo</i>						
<i>E. fleischmanni</i>				X		X
<i>E. punctariolus</i>						X
<i>E. rugulosus</i>	X		X		X	
<i>E. taurus</i>		X				
<i>E. angelicus</i>						
<i>E. escoses</i>						
<i>Leptodactylus bolivianus</i>		X	X			
<i>L. fragilis</i>			X			
<i>L. melanonotus</i>	X	X	X		X	
<i>L. pentadactylus</i>	X	X	X		X	
<i>L. poecilochilus</i>		X	X		X	
<i>Physalaemus pustulosus</i>		X	X			
Bufonidae						
<i>Atelopus chiriquiensis</i>						
<i>A. senex</i>						
<i>A. varius</i>				X	X	
<i>Bufo coccifer</i>			X	X		
<i>B. coniferus</i>	X	X			X	
<i>B. fastidiosus</i>						
<i>B. haematiticus</i>	X	X			X	
<i>B. holdridgei</i>						
<i>B. leutkenii</i>			X			
<i>B. marinus</i>	X	X	X	X	X	
<i>B. melanochloris</i>		X				
<i>B. periglenes</i>						
<i>B. valliceps</i>						
<i>Crepidophryne epioticus</i>						
Hylidae						
<i>Agalychnis annae</i>				X	X	
<i>A. calcarifer</i>	X					
<i>A. callidryas</i>	X	X				
<i>A. saltator</i>	X					
<i>A. spurrelli</i>		X				
<i>Anothea spinosa</i>					X	
<i>Hyla rufitela</i>	X	X				
<i>H. colymba</i>						
<i>H. rosenbergi</i>		X				
<i>H. lancasteri</i>					X	
<i>H. ebraccata</i>	X	X			X	

Taxon	La Selva	Osa	Cañas, Taboga	San José	Las Cruces	Cerro
<i>H. loquax</i>	X					
<i>H. microcephala</i>			X		X	
<i>H. phlebodes</i>	X					
<i>H. fimbriembra</i>						
<i>H. miliaria</i>					X	
<i>H. angustilineata</i>						
<i>H. pseudopuma</i>				X	X	
<i>H. boulengeri</i>	X	X	X			
<i>H. elaeochroa</i>	X	X				
<i>H. staufferi</i>			X			
<i>H. debilis</i>						
<i>H. legleri</i>					X	
<i>H. pictipes</i>						X
<i>H. rivularis</i>						
<i>H. rufiocolis</i>					X	
<i>H. tica</i>						
<i>H. uranochroa</i>						
<i>H. xanthosticta</i>						
<i>H. picadoi</i>						
<i>H. zeteki</i>						
<i>Phrynohyas venulosa</i>		X	X			
<i>Phyllomedusa lemur</i>						
<i>Smilisca baudinii</i>	X		X			
<i>S. phaeota</i>	X	X				
<i>S. puma</i>	X					
<i>S. sila</i>		X				
<i>S. sordida</i>		X	X	X	X	
Dendrobatidae						
<i>Colostethus nubicola</i>		X			X	
<i>C. talamancae</i>		X				
<i>Dendrobates auratus</i>		X				
<i>D. granuliferus</i>		X				
<i>D. pumilio</i>	X					
<i>Phyllobates lugubris</i>	X					
<i>P. vittatus</i>		X				
Centrolenidae						
<i>Centrolenella pulverata</i>		X				
<i>C. albomaculata</i>	X	X			X	
<i>C. euknemos</i>						
<i>C. granulosa</i>		X				
<i>C. ilex</i>						
<i>C. prosoblepon</i>	X	X		X	X	
<i>C. spinosa</i>	X	X				
<i>C. chirripoi</i>						
<i>C. columbiphyllum</i>		X				
<i>C. fleischmanni</i>				X	X	
<i>C. talamancae</i>						
<i>C. valerioi</i>	X	X				
<i>C. vireovittata</i>						
Ranidae						
<i>Rana palmipes</i>	X		X			
<i>R. pipiens</i>	X		X	X		X
<i>R. vibicaria</i>						
<i>R. warschewitschii</i>	X			X	X	

Taxon	La Selva	Osa	Cañas, Taboga	San José	Las Cruces	Cerro
Reptilia						
Testudinata						
Chelydriidae						
<i>Chelydra serpentina</i>			X			
Kinosternidae						
<i>Kinosternon angustipons</i>	X					
<i>K. leucostomum</i>	X	X		X		
<i>K. scorpioides</i>			X	X		
Cheloniidae						
<i>Caretta caretta</i>						
<i>Chelonia agassizii</i>						
<i>C. mydas</i>						
<i>Eretmochelys imbricata</i>						
<i>Lepidochelys olivacea</i>						
Dermochelyidae						
<i>Dermochelys coriacea</i>						
Emydidae						
<i>Chrysemys ornata</i>		X				
<i>Rhinoclemmys annulata</i>	X					
<i>R. funerea</i>	X					
<i>R. pulcherrima</i>			X	X		
Squamata–Sauria						
Gekkonidae						
<i>Coleonyx mitratus</i>			X			
<i>Gonatodes albogularis</i>			X			
<i>Lepidoblepharis xanthostigma</i>	X	X				X
<i>Phyllodactylus tuberculatus</i>			X			
<i>Sphaerodactylus millepunctatus</i>						
<i>S. homolepis</i>	X					
<i>S. lineolatus</i>		X				
<i>S. pacificus</i>						
<i>Thecadactylus rapicaudus</i>	X	X				
Iguanidae						
<i>Anolis chocorum</i>						
<i>A. cristatellus</i>						
<i>A. frenatus</i>						
<i>A. insignis</i>		X				X
<i>A. microtus</i>						
<i>Basiliscus basiliscus</i>		X	X			X
<i>B. plumifrons</i>	X					
<i>B. vittatus</i>	X					
<i>Corytophanes cristatus</i>	X	X				
<i>Ctenosaura similis</i>		X	X			
<i>Enyaliosaurus quinquecarinatus</i>				Santa Rosa National Park		
<i>Iguana iguana</i>	X	X	X			
<i>Norops altae</i>						
<i>N. aquaticus</i>		X				X
<i>N. biporcatus</i>	X	X				X
<i>N. capito</i>	X	X				X
<i>N. carpenteri</i>	X					
<i>N. cupreus</i>			X	X		
<i>N. fungosus</i>						
<i>N. godmani</i>						
<i>N. humilis</i>	X					X
<i>N. intermedius</i>				X		
<i>N. lemurinus</i>	X					X

Taxon	La Selva	Osa	Cañas, Taboga	San José	Las Cruces	Cerro
<i>N. limifrons</i>	X	X				
<i>N. lionotus</i>	X					
<i>N. pachypus</i>						X
<i>N. pentaprion</i>	X	X	X			
<i>N. polylepis</i>		X			X	
<i>N. sericeus</i>			X			
<i>N. townsendi</i>						
<i>N. tropidolepis</i>						
<i>N. vociferans</i>						
<i>N. woodi</i>					X	
<i>N. sp. 1</i>						
<i>Polychrus gutturosus</i>	X					
<i>Sceloporus malachiticus</i>				X		X
<i>S. squamosus</i>						
<i>S. variabilis</i>			X			
Teiidae						
<i>Ameiva festiva</i>	X	X			X	
<i>A. leptophrys</i>		X				
<i>A. quadrilineata</i>	X	X				
<i>A. undulata</i>			X			
<i>Anadia ocellata</i>					X	
<i>Bachia blairi</i>		X				
<i>Cnemidophorus deppii</i>			X			
<i>Gymnophthalmus speciosus</i>			X			
<i>Leposoma southi</i>		X				
<i>Neusticurus apodemus</i>		X				
<i>Ptychoglossus plicatus</i>					X	
Xantusiidae						
<i>Lepidophyma flavimaculatum</i>	X	X			X	
Scincidae						
<i>Eumeces managuae</i>			X			
<i>Sphenomorphus cherriei</i>	X	X	X		X	
<i>Mabuya unimarginata</i>	X	X	X		X	
Anguidae						
<i>Celestus cyanochloris</i>						
<i>C. sp. 1</i>	X					
<i>Coloptychon rhombifer</i>						
<i>Diploglossus bilobatus</i>	X					
<i>D. monotropis</i>						
<i>Gerrhonotus monticolus</i>						
Squamata–Serpentes						
Anomalepidae						
<i>Anomalepis mexicanus</i>						
<i>Helminthophis frontalis</i>				X		
<i>Liotyphlops albirostris</i>						
Typhlopidae						
<i>Typhlops costaricensis</i>						
Leptotyphlopidae						
<i>Leptotyphlops goudotii</i>			X			
Boidae						
<i>Boa constrictor</i>	X	X	X			
<i>Corallus annulatus</i>						
<i>C. hortulanus</i>		X				
<i>Epicrates cenchria</i>			X			
Aniliidae						
<i>Loxocemus bicolor</i>			X			

Taxon	La Selva	Osa	Cañas, Taboga	San José	Las Cruces	Cerro
Tropidophiidae						
<i>Ungaliophis panamensis</i>	X					
Colubridae						
<i>Amastridium veliferum</i>	X	X			X	
<i>Chironius carinatus</i>		X				
<i>C. grandisquamis</i>	X	X			X	
<i>C. exoletus</i>					X	
<i>Clelia clelia</i>	X	X	X		X	
<i>C. scytalina</i>						
<i>Coluber mentovarius</i>			X			
<i>Coniophanes fissidens</i>	X	X				
<i>C. piceivittis</i>			X			
<i>Conopsis lineatus</i>			X			
<i>C. nevermanni</i>			X			
<i>Dendrophidion nuchalis</i>					X	
<i>D. paucicarinatum</i>				X		
<i>D. percarinatum</i>	X	X			X	
<i>D. vinitor</i>	X				X	
<i>Dipsas articulata</i>						
<i>D. bicolor</i>						
<i>D. tenuissima</i>						
<i>Drymarchon corais</i>		X	X			
<i>Drymbius margaritiferus</i>	X		X	X		
<i>D. melanotropis</i>	X				X	
<i>D. rhombifer</i>	X					
<i>Elaphe triaspis</i>			X			
<i>Enulius flavitorques</i>			X			
<i>E. sclateri</i>	X					
<i>Erythrolamprus bizonus</i>			X	X		
<i>E. mimus</i>	X	X			X	
<i>Geophis brachycephalus</i>				X		
<i>G. godmani</i>						
<i>G. hoffmanni</i>		X		X	X	
<i>G. ruthveni</i>						
<i>G. zeledoni</i>						
<i>Geophis sp. 1</i>					X	
<i>Hydromorphus concolor</i>				X		
<i>Imantodes cenchoa</i>	X	X	X			
<i>I. inornatus</i>	X	X			X	
<i>Lampropeltis triangulum</i>			X		X	
<i>Leimadophis epinephalus</i>	X			X	X	X
<i>Leptodeira annulata</i>			X	X		
<i>L. nigrofasciata</i>			X			
<i>L. rubicata</i>		X				
<i>L. septentrionalis</i>	X	X			X	
<i>Leptodrymus pulcherrimus</i>			X			
<i>Leptophis ahaetulla</i>	X	X				
<i>L. depressirostris</i>	X					
<i>L. mexicanus</i>	X		X			
<i>L. nebulosus</i>	X					
<i>L. riveti</i>		X			X	
<i>Mastigodryas melanolomus</i>	X	X		X	X	
<i>Ninia atrata</i>						
<i>N. maculata</i>	X	X		X		
<i>N. psephota</i>						X
<i>N. sebae</i>			X			
<i>Nothopsi</i>	X	X				

Taxon	La Selva	Osa	Cañas, Taboga	San José	Las Cruces	Cerro
<i>Oxybelis aeneus</i>		X	X			
<i>O. brevirostris</i>	X					
<i>O. fulgidus</i>			X			
<i>Oxyrhopus petola</i>	X	X				
<i>Pliocercus euryzonus</i>	X					
<i>Pseustes poecilonotus</i>	X	X				
<i>Rhadinaea calligaster</i>						X
<i>R. decipiens</i>	X					
<i>R. decorata</i>	X	X				
<i>R. fulviceps</i>		X				
<i>R. godmani</i>						X
<i>R. guentheri</i>	X	X				X
<i>R. pachyura</i>						
<i>R. pulveriventris</i>						
<i>R. serperaster</i>						
<i>Rhinobothryum bovallii</i>						
<i>Scaphiodontophis venustissimus</i>	X	X				
<i>Scolecophis atrocinctus</i>			X	X		
<i>Sibon annulata</i>	X					
<i>S. anthracops</i>			X			
<i>S. argus</i>						
<i>S. dimidiata</i>		X				
<i>S. longifrenis</i>						
<i>S. nebulata</i>	X	X				
<i>Spilotes pullatus</i>	X	X	X			
<i>Stenorrhina degenhardtii</i>		X				
<i>S. freminvillii</i>			X			
<i>Tantilla alticola</i>					X	
<i>T. annulata</i>		X				
<i>T. armillata</i>			X			
<i>T. reticulata</i>						
<i>T. nuficeps</i>	X	X			X	
<i>T. schistosa</i>		X				
<i>T. vermiformis</i>			X			
<i>Thamnophis marcianus</i>			X			
<i>T. proximus</i>			X			
<i>Tretanorphinus nigroluteus</i>	X					
<i>Trimetopon gracile</i>						
<i>T. pliolepis</i>	X			X	X	
<i>T. simile</i>						
<i>T. slevini</i>						
<i>T. viquezi</i>						
<i>Trimorphodon biscutatus</i>			X			
<i>Tripanurgos compressus</i>		X				
<i>Xenodon rabdocephalus</i>	X	X			X	
Micruridae						
<i>Micrurus alleni</i>	X	X				
<i>M. clarki</i>						
<i>M. mipartitus</i>	X					
<i>M. nigrocinctus</i>	X	X	X			
Hydrophiidae						
<i>Pelamis platurus</i>						
Crotalidae						
<i>Agkistrodon bilineatus</i>			Santa Rosa National Park			
<i>Bothrops asper</i>	X	X				
<i>B. godmani</i>						

Taxon	La Selva	Osa	Cañas, Taboga	San José	Las Cruces	Cerro
<i>B. lateralis</i>						
<i>B. nasutus</i>	X	X				
<i>B. nigroviridis</i>						X
<i>B. nummifer</i>					X	
<i>B. ophryomegas</i>			X			
<i>B. picadoi</i>						
<i>B. schlegelii</i>	X	X			X	
<i>Crotalus durissus</i>			X			
<i>Lachesis muta</i>	X	X				
Crocodylia						
Crocodylidae						
<i>Caiman crocodilus</i>	X	X	X			
<i>Crocodylus acutus</i>		X	X			

DESCRIPCION DE ESPECIES

Agalychnis callidryas (Rana Calzonuda, Gaudy Leaf Frog).

N. J. Scott.

Agalychnis callidryas (Hylidae) es la rana más vistosa de América Central (ver fig. 8.1 para una especie similar). Es una rana arborícola relativamente grande (hasta 70 mm), de patas grandes y palmilobuladas, con las puntas de los dedos dilatadas. En su forma más coloreada (como las de La Selva), el dorso es verde con manchas redondas blancas, el cuello y la panza son blanco crema, las patas son anaranjadas, las superficies anterior y posterior del muslo son azul oscuro, los lados del cuerpo son de azul oscuro a morado con bordes horizontales y barras verticales color marfil y el iris del ojo es rojo sangre (Duellman 1970). La mayoría de los nuevos libros ilustrados sobre ranas tiene cuando menos una fotografía de esta espectacular especie.

La distribución de *A. callidryas* es en las zonas bajas de América Central desde el sur de México hasta Panamá cerca de la frontera con Colombia. Está ausente en las zonas bajas secas (Duellman 1970).

Los hábitos reproductivos han sido estudiados intensivamente por Pyburn (1963, 1970) y el patrón general es característico para la mayoría de las hílidas filomedusinas (*Agalychnis* y *Phyllomedusa* en Costa Rica). Un macho emite un cloqueo de una sola nota desde los árboles o vegetación sobre los estanques temporales. Una hembra se aproxima a un macho aparentemente escogido con anterioridad y tienen un amplexo donde la hembra lleva al macho a la espalda. Luego ella baja hasta el estanque y evidentemente llena su vejiga por absorción a través de la piel. La pareja regresa a la vegetación y la hembra selecciona una hoja, en donde deposita los huevos y el macho los fertiliza. Las nidadas varían de tamaño; en dos estudios promediaron en veintinueve y cuarenta y dos huevos (Duellman 1963; Pyburn 1970). La hembra con el macho todavía a cuestas, regresa al estanque, vuelve a llenar su vejiga y repite el proceso.

Una hembra puede poner de tres a cinco veces por noche. La gelatina que envuelve a los huevos absorbe el agua de la vejiga de la hembra. Si la hembra no puede llenar su vejiga, la masa de huevos se seca y muere al poco tiempo (Pyburn 1970). La serpiente colúbrida *Leptodeira septentrionalis* es un depredador común de los huevos de *A. callidryas* (Duellman 1958; Pyburn 1963).

La eclosión ocurre más o menos cinco días después. Los renacuajos caen al estanque donde se convierten en alimentadores plantónicos de las aguas medias. En un renacuajo en cautiverio, la metamorfosis ocurrió a los 79 días después de la eclosión (Pyburn, 1963). Los adultos de *Agalychnis* viven en el dosel de los árboles cuando no se están reproduciendo y pasan las horas del día en las bromelias o pegadas a una hoja verde.

Duellman, W. E. 1958. A monographic study of the colubrid snake genus *Leptodeira*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 114:1-152.

———. 1963. Amphibians and reptiles of the rainforests of southern El Petén, Guatemala. *Pub. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 15:205-49.

———. 1970. The hylid frogs of Middle America. *Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 1:1-753.

Pyburn, W. F. 1963. Observations on the life history of the treefrog, *Phyllomedusa callidryas* (Cope). *Texas J. Sci.* 15:155-70.

———. 1970. Breeding behavior of the leaf-frogs *Phyllomedusa callidryas* and *Phyllomedusa dacnicolor* in Mexico. *Copeia* 1970:209-18.

Ameiva y *Cnemidophorus* (Chisbalas, Macroteiid Lizards)

A.C. Echternacht

Los cuarenta géneros y las aproximadamente doscientas especies de la familia de lagartijas *Teiidae* se distribuyen en las regiones templadas, subtropicales y tropicales desde los Estados Unidos, a través de América

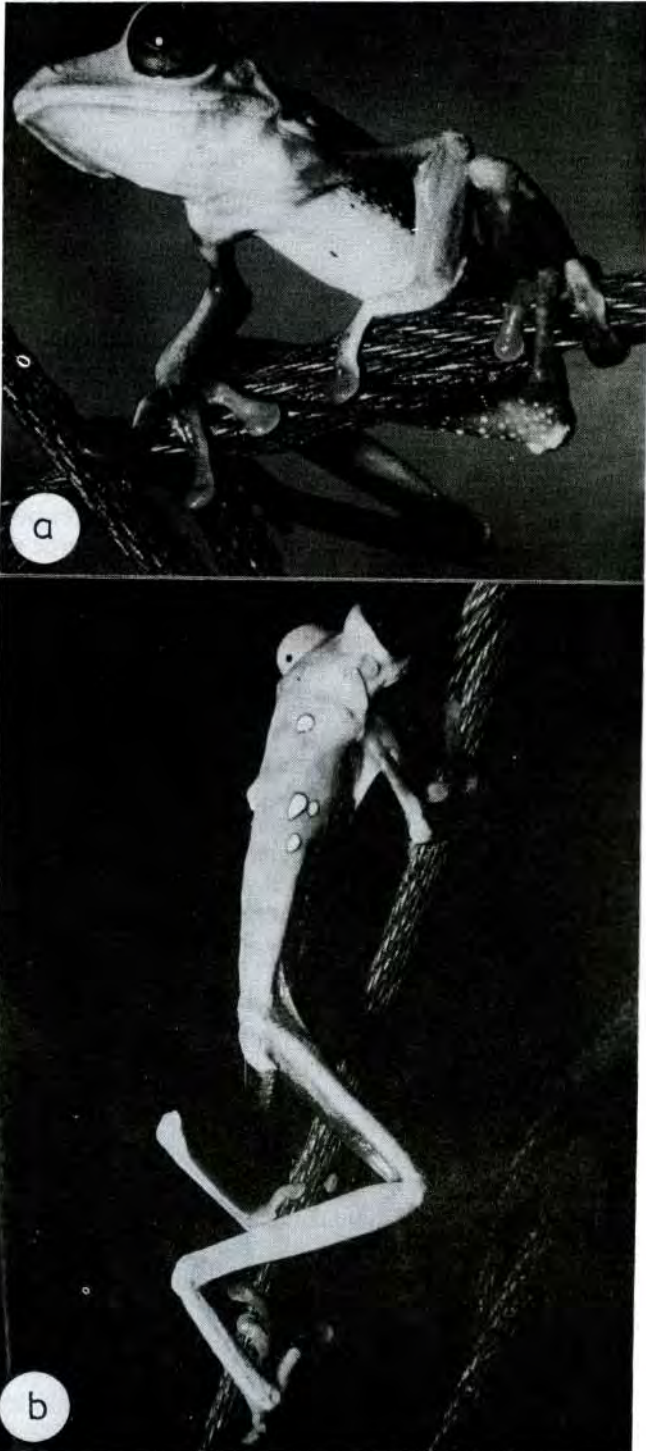


Fig. 8.1 *Agalychnis saltator*: Adulto en posición nocturna usual (a) y en posición trepadora (b). Finca la Selva, distrito de Sarapiquí, Costa Rica (foto D. H. Janzen). Esta rana es similar a *Agalychnis callidryas*.

Central y las Indias Occidentales hasta cerca de los 40° de latitud sur en Sur América. La mayoría de los géneros son estrictamente tropicales pero *Cnemidophorus* se encuentra ampliamente distribuido en los Estados Unidos y algunos géneros se extienden hasta la zona templada de América del Sur. En Costa Rica, se encuentran once especies pertenecientes a ocho géneros. De éstos, hay seis géneros

representados por lagartijas pequeñas e inconspicuas conocidas como macrotéjidos. Los dos géneros restantes, *Ameiva* Meyer y *Cnemidophorus* Wagler son macrotéjidos y son de los vertebrados terrestres más conspicuos de las tierras bajas neotropicales (hasta los 1.500 m). Estas lagartijas, de tamaño pequeño hasta moderadamente grande, son diurnas y extremadamente activas. Son importantes depredadores de los artrópodos terrestres y también como presa para los depredadores mayores. Algunas especies abundan en las áreas abiertas o de crecimiento secundario, a lo largo de los senderos y caminos, en las partes posteriores de las playas y en los terrenos desmontados, ya sea por el hombre o por la naturaleza. Por su amplia distribución geográfica, su abundancia local y por los numerosos casos de simpatria, los macrotéjidos se prestan muy bien para una gran variedad de investigaciones ecológicas. Es de importancia práctica la observación de que cuando ocurren cerca del hombre, los macrotéjidos son reservorios importantes de *Salmonella* (Kournay, Myers y Schneider 1970) y de otros organismos actual o potencialmente patógenos para los humanos o para los animales domésticos.

Ameiva (fig. 8.2) y *Cnemidophorus* no se pueden distinguir por la forma del cuerpo pero, no es difícil identificar las especies porque se encuentran en áreas determinadas. La siguiente descripción de las cuatro especies de *Ameiva* y la especie de *Cnemidophorus* que se encuentran en Costa Rica destaca las características de color y patrón útiles para la identificación en el campo e indica el tamaño máximo alcanzado. La geografía puede ser otra ayuda importante en la identificación de las especies costarricenses. Los tamaños se designan por la longitud hocico-ano (LHA). Las longitudes totales no se dan porque la cola se desprende con facilidad y regenera en una



Fig. 8.2 *Ameiva festiva festiva*: Macho asoleándose sobre una hoja de *Bauhinia* caída sobre el piso en el bosque pluvial. Finca La Selva, Distrito de Sarapiquí, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

longitud más corta que la original. La incidencia de la ruptura de la cola se ha utilizado como indicador de la presión del depredador sobre la población de las lagartijas.

Cnemidophorus deppei. Esta lagartija se identifica fácilmente por siete rayas angostas de color crema sobre el dorso color tierra negra. Este es un macrotéjido pequeño con un LHA máximo de alrededor de 80 mm. La especie se distribuye desde México a Costa Rica, en donde se encuentra en la costa del Pacífico, en las provincias de Guanacaste y Puntarenas, hasta algún sitio entre Puntarenas y Quepos. *C. deppei* abunda en las áreas arenosas de escasa vegetación y, es común en las dunas frente al mar y los límites superiores de la playa (Fitch 1973 a). Estas lagartijas, esencialmente heliotermas, son activas principalmente en los días asoleados y se retiran a las madrigueras cuando hay temperaturas bajas o cuando el sol está tapado por nubes. Son más activos durante la mañana. Después de calentarse, son forrajeadoras activas que termorregulan moviéndose entre las áreas asoleadas y sombreadas. Son menos activas conforme sube la temperatura y en una tarde caliente sólo son evidentes los individuos jóvenes. *C. deppei* mantiene una temperatura corporal muy alta cuando se encuentra activa. Fitch (1973 a) registró la temperatura corporal de 189 lagartijas activas y encontró que la mayoría variaba entre 29 y 42°C, de 9 a 12 sobre la temperatura ambiental. El umbral para la actividad es alrededor de los 26°C. No obstante, se reproduce durante todo el año; es evidente que en Costa Rica hay una variación geográfica en cuanto a la intensidad. Fitch (1973 a, b) encontró una marcada estacionalidad en una población en Playas del Coco; hay un período como de cinco meses durante la estación seca (diciembre-abril) cuando se ven relativamente pocas hembras grávidas. La puesta de los huevos se incrementa en mayo y permanece a un alto nivel hasta octubre cuando disminuye gradualmente. La llegada de la estación seca a la Boca de Barranca causó sólo una pequeña disminución en la producción de huevos. Las hembras producen un promedio de tres huevos por nidada y comienzan a poner pequeñas nidadas a los 5 ó 6 meses. Se desconoce el intervalo entre las nidadas y el tiempo de incubación, pero Fitch (1973 a) calcula que una hembra productiva a través de la temporada de reproducción podría producir 17 ó más huevos por temporada si las nidadas se producen a intervalos de un mes.

Ameiva quadrilineata. Esta es la *Ameiva* más pequeña de Costa Rica y alcanza un LHA de alrededor de 80 mm. Se caracteriza por tener en el dorso cuatro rayas angostas blancas o crema; un par de éstas a cada lado limitan un espacio negro dorsolateral que en los grandes individuos puede tener vermiculaciones más claras. *Ameiva quadrilineata* se encuentra en las áreas costeras del Caribe, desde el sur de Costa Rica hasta Panamá y en la vertiente del Pacífico desde Quepos, Costa Rica hasta la península de Azuero en Panamá. En Costa Rica, además de las localidades costeras su distribución se extiende al valle del Río General y el Río Grande de Térraba, hasta San Isidro de El General. *A. quadrilineata* es la especie del género mejor conocida ecológicamente. Al igual que

Cnemidophorus deppei es una lagartija de playa pero, también se la encuentra tierra adentro en claros del bosque húmedo y es especialmente abundante en las plantaciones de coco. Los territorios de *A. quadrilineata* y *C. deppei* pueden traslaparse en la costa al noroeste de Quepos, no obstante estas especies son en gran medida alopátricas y ecológicamente muy similares. Favoreciendo las áreas abiertas, *A. quadrilineata* puede encontrarse ocasionalmente en claros dentro del bosque causados por la caída de árboles e incluso puede invadir áreas boscosas al colonizar árboles caídos cada vez más adentro en el bosque. Al igual que *C. deppei*, *A. quadrilineata* sólo es activa en días asoleados y su actividad disminuye después de mediodía, conforme sube la temperatura, o cuando el cielo está nublado o cuando baja la temperatura. Hirth (1963) al estudiar *A. quadrilineata* en Tortuguero en la Provincia de Limón obtuvo registros de temperatura para 698 lagartijas y sugirió que la temperatura ecológica óptima era 37,6°C con la variación normal en la actividad de 34,6 a 40°C. El encontró que la mayor actividad se daba a temperaturas ambientales de 29 a 30°C con una temperatura óptima del sustrato de 32,5°C. La termorregulación se da a través del constante intercambio de sitios. Hirth (1963), Smith (1968 a, b) y Fitch (1973 a, b) estudiaron la biología reproductiva de *Ameiva quadrilineata* y encontraron una reproducción, generalmente acíclica, pero con picos definidos asociados a la estación lluviosa. Smith que trabajó en Pandora en la provincia de Limón, encontró que las nidadas tenían un promedio un poco mayor de dos huevos y que ocurrían de 17 a 22 días después de la ovulación.

Ameiva undulata. Este téjido moderadamente grande (con LHA de hasta 100 mm) tiene la extensión más amplia que cualesquiera de las especies centroamericanas, en segundo lugar después de *Ameiva ameiva* de Panamá y América del Sur. Se le encuentra en la vertiente atlántica desde Nayarit en México hasta el noreste de Nicaragua con algunas poblaciones aisladas en las Islas del Maíz en la costa este de Nicaragua. En Costa Rica, se encuentra en la provincia de Guanacaste y hasta cerca de Quepos en la provincia de Puntarenas. También ocurre en el Valle Central. En todo su ámbito, *A. undulata* se encuentra en el bosque o en sitios a la orilla del bosque o en regiones más secas y en los matorrales y charrales (Echternacht 1968, 1971). En la ausencia de especies más heliotróficas como las de *Cnemidophorus*, *A. undulata* puede ocupar hábitats más abiertos (ver abajo). En Costa Rica, Fitch (1973 a) las encontró en "la hojarasca en los bosques de tipo abierto o a la orilla del bosque o en áreas cerca del bosque" y "en los breñales y matorrales xéricos, en los bosques pantanosos de la zona baja, en las orillas pedregosas de los riachuelos, en cafetales, en plantaciones de banano o de piña, en los terrenos abiertos, potreros, a lo largo de la vía ferroviaria y de los caminos, en los patios suburbanos y los lotes vacíos." Estas lagartijas tienen un ancho espacio medio-dorsal de color pardo o verde que puede estar limitado por rayas angostas, cremas o blancas. Las hembras, por lo general, tienen espacios dorsolaterales pronunciadamente

oscuros limitados por rayas angostas y claras en la parte inferior pero los machos desarrollan un patrón lateral de barras blancas o azuladas que se extienden hacia abajo, a partir de las rayas angostas que bordean el espacio mediodorsal. Aunque *A. undulata* es más tolerable a sombra que *C. deppei* o que *A. quadrilineata*, esta especie todavía es heliotherma y permanece inactiva en los días frescos o nublados. Fitch (1973 a) encontró que la mayor actividad se daba entre 0900 horas y el mediodía en los días asoleados. La temperatura corporal de las lagartijas activas variaba entre 29,6 a 40,5°C, aunque un individuo tuvo una temperatura inferior a 33°C. La mayoría de las capturas se efectuó a temperaturas ambientales de 28 a 31°C. La reproducción es acíclica (Fitch 1973 a), pero se ve afectada por la variación estacional de la precipitación. Esto es más marcado en las áreas de las tierras bajas (v. g., La Irma, provincia de Guanacaste) que en el Valle Central (v. g., Las Pavas, San José). Los adultos escasean durante la parte más seca del año, no obstante los juveniles se mantienen activos.

Ameiva leptophrys. Esta es la *Ameiva* costarricense más grande y su distribución está restringida al suroeste de Costa Rica, y a la vertiente del Pacífico de Panamá, al oeste del canal y hacia el este, tanto en el Pacífico como en el Caribe. No ha sido colectada en Colombia, sin embargo, probablemente esté ahí. En Costa Rica abunda en el área de Palmar Norte, la Península de Osa y Golfito (Provincia de Puntarenas) y ha sido colectada en San Isidro de El General (provincia de San José) y cerca de la Julieta (provincia de Puntarenas). Esta especie es muy similar a *Ameiva undulata*, a menos que se examinen las escamas dorsales de la cabeza que se encuentran muy subdivididas en comparación con el patrón normal de los macrotéjidos que se observa en *A. undulata* (Echternacht 1971). Afortunadamente, las dos especies son alopatricas en gran medida, siendo *Ameiva leptophrys* una especie del bosque (Hillman 1969; Echternacht 1971). Se puede encontrar a *A. leptophrys* asoleándose debajo de la vegetación baja y densa. En la Península de Osa, Hillman (1969) encontró adultos forrajeando más frecuentemente en claros pequeños, a lo largo de los senderos en el bosque o asoleándose a la orilla del bosque y Hillman también observó que el pico en el período de actividad para los adultos era a media mañana, precedido por un período de asoleo; el forrajeo declinó hacia el mediodía. Las crías forrajeaban más activamente al mediodía, y también encontró que dieciséis *A. leptophrys* forrajeando tenían una temperatura corporal promedio de 37,2° C. No se conoce nada sobre la biología reproductiva de *A. leptophrys*.

Ameiva festiva. Esta lagartija de colores brillantes (fig. 8.2) se encuentra desde Tabasco, México hasta Colombia en la vertiente del Atlántico y de Costa Rica a Colombia en el lado del Pacífico; hay dos subespecies en Costa Rica. *Ameiva f. festiva* principalmente en las tierras bajas del Caribe excepto en la división continental cerca de la Laguna de Arenal y Tilarán (Provincia de Guanacaste); *Ameiva f. occidentalis* se encuentra al sureste de Costa Rica, desde San Isidro de El General hasta Palmar Norte y en las zonas bajas de la Península de Osa y Golfito. Ambas

subespecies se caracterizan por una raya vertebral blanca o azul blancuzco bien desarrollada (que puede encontrarse bastante descolorida en los machos adultos grandes). La subespecie del Caribe (*festiva*) tiene regiones dorsolaterales oscuras delimitadas dorsal y ventralmente por una serie de finas rayas blancas. La subespecie del Pacífico (*occidentalis*) carece de las regiones dorsolaterales oscuras, pero retiene la parte superior de las rayas blancas que delimitan a la región mediodorsal donde se encuentra la franja vertebral. Además, en *A. f. festiva*, la franja vertebral tiene un borde recto o ligeramente ondulado y la longitud del lomo tiene un ancho uniforme, mientras que en la otra subespecie la franja vertebral es más ancha y se ensancha hacia atrás, conforme aumenta la sinuosidad. Ambas especies son moderadamente grandes y alcanzan un LHA máximo de 120 mm. *Ameiva festiva* ocupa hábitats con un grado de insolación intermedio a los de *A. leptophrys* y *A. quadrilineata*, con las cuales es simpátrica. Hillman (1969) encontró a *A. festiva* forrajeando con mayor frecuencia a la orilla del bosque en un suelo parcialmente cubierto por hojarasca. La mayor actividad de forrajeo ocurrió a media mañana. Se encontró que veintidós *A. festiva* forrajeando tenían una temperatura corporal promedio de 37,7°C. Smith (1968 a, b) encontró que en esta especie la reproducción es acíclica y que durante un año, las hembras en Pandora tenían de tres a cuatro puestas con un promedio de 2.5 huevos cada una. Fitch (1973) al muestrear varias áreas, apoyó los descubrimientos de Smith.

Los juveniles costarricenses de *Ameiva*, a excepción de *A. festiva* con su franja vertebral conspicua, son, a menudo, difíciles de distinguir. Todas tienen un campo mediodorsal ancho y un campo dorsolateral delimitado arriba y abajo por rayas angostas color blanco o crema. Las características de las escamas (Echternacht 1971) permiten la identificación completa, pero simplemente, sabiendo cuáles especies se encuentran en un área dada y las observaciones ecológicas enunciadas arriba reducirían las alternativas considerablemente. Las hembras retienen el patrón juvenil toda la vida, pero en todas las especies de *Ameiva* de Costa Rica, excepto en *A. quadrilineata*, el patrón del macho se altera ontogenéticamente. Esto significa una pérdida o desvanecimiento de las franjas, un aumento de manchas en las regiones dorsales medias, dorsolaterales y laterales y en *A. undulata*, la aparición de barras laterales. Durante la época de reproducción o cuando los machos están reproductivamente maduros, la superficie ventral, normalmente, color blanco o crema, puede tornarse azul y en *A. undulata* y *A. leptophrys* de color salmón o cobrizo. Excepto por *A. quadrilineata*, las hembras de todas las especies pueden también desarrollar esta coloración ventral. Las regiones de la barbilla y el cuello del macho reproductivo de *Ameiva* pueden tornarse amarillas, anaranjadas o rojas. Los machos *Cnemidophorus deppei* reproductivos se caracterizan por un vientre azul y al igual que *Ameiva festiva*, *A. undulata* y *A. quadrilineata* tienen colas azul brillante cuando recién salidos del huevo y cuando juveniles pequeños.

Todos los macrotéjidos de Costa Rica son insectívoros terrestres, pero, tal vez, suban a la vegetación baja para alimentarse ocasionalmente. Todos son diurnos; el único registro de actividad nocturna fue después de fuertes lluvias que pudieron haber sacado a la lagartija de su madriguera (Echternacht 1971). Las lagartijas no son territoriales y los adultos de ambos sexos pueden encontrarse forrajeando con los juveniles; como regla, sin embargo, hay diferencias de microhábitat entre juveniles y adultos. Los macrotéjidos tienen un órgano de Jacobson bien desarrollado y una lengua larga bifurcada. No sólo se alimentan de la pieza que se mueve activamente, sino también, de pupas de insectos y de larvas excavadas de las capas superficiales del suelo o de la hojarasca. La mayoría forrajea moviéndose despacio en un área, excavando y hurgando en la hojarasca y debajo de los troncos, tratando de localizar la mayoría de sus presas por medio del olfato. Las extensiones del hábitat (cuando se conocen) son sorprendentemente pequeñas dadas las habilidades locomotoras de estas lagartijas (Hirth 1963; Fitch 1973 a). Como se ha indicado, las lagartijas juveniles tienden a segregarse de las adultas por el microhábitat. Echternacht (1968) encontró adultos de *A. undulata* en las plantaciones de coco en la parte posterior de las playas al norte de Honduras y a los juveniles en un pastizal denso a la orilla de la plantación en la playa. Hillman (1969) registró *A. leptophrys* recién eclosionados forrajando en el suelo en una cubierta baja a lo largo de un camino y en el ecotono entre las áreas abiertas y del bosque, mientras que los adultos forrajeaban en los pequeños claros dentro del bosque.

En Costa Rica, puede haber hasta tres especies de lagartijas macrotéjidas juntas. En las partes bajas de la vertiente del Caribe, *A. festiva* y *A. quadrilineata* se encuentran, a menudo, juntas, así como en las Islas de Bocas del Toro en el noroeste de Panamá. En el sureste de Costa Rica, *A. festiva* es simpátrica con *A. leptophrys* y *A. quadrilineata*. *Ameiva undulata* es simpátrica con *Cnemidophorus deppei* en Guanacaste y a lo largo de la costa noroeste de la provincia de Puntarenas. En Quepos, *A. undulata* y *A. quadrilineata* son simpátricas y aunque hace falta más colectas, *A. undulata*, *A. leptophrys*, *C. deppei* y *A. quadrilineata* pueden ser simpátricas en algún lugar entre la Boca de Barranca y Quepos. Donde son simpátricas, estas macrotéjidas se segregan ecológicamente, ya que *C. deppei* y *A. quadrilineata* parecen ser equivalentes ecológicos, la documentación y la descripción de simpatría es muy deseable. En general, donde *Ameiva* y *Cnemidophorus* son simpátricas, la primera ocupa las áreas más sombreadas y la última las áreas más abiertas. Fitch (1973 a) observó esto en Guanacaste con *A. undulata* y *C. deppei* y Echternacht (1968) con las mismas dos especies y con *A. undulata* y *Cnemidophorus lemniscatus* en el norte de Honduras. Donde *Ameiva* ocurre sola, como en Panajachel en el Lago Atitlán, Guatemala, ésta (*undulata*) ocupa todas las partes del hábitat que utilizan conjuntamente los dos géneros cuando son simpátricos (Echternacht 1971). La

documentación más completa sobre la repartición del hábitat por parte de las lagartijas macrotéjidas es la suministrada por Hillman (1969), donde informa de un estudio en la Península de Osa en Costa Rica. El demostró claramente las diferencias ecológicas en las descripciones de *A. festiva*, *A. leptophrys* y *A. quadrilineata* antes mencionadas y sugirió que la alopatría microgeográfica se relacionaba con el comportamiento de la alimentación: ¿"Qué comen, dónde comen y cuándo comen"? *Ameiva leptophrys* y *A. quadrilineata* se traslapan muy poco en estos aspectos. *Ameiva festiva* se traslapa con estas dos especies pero, tiende a forrajear más tarde en la mañana que *A. leptophrys* y a comer piezas más grandes que *A. quadrilineata*. Dentro del género *Cnemidophorus*, Duellman (1965) y otros han señalado la disparidad, a veces evidente, de tamaños en los pares simpátricos de especies. Esta clase de separación de especies simpátricas a lo largo de una gradiente de tamaños es evidente en las lagartijas téjidas en Costa Rica y se asocia con la división de microhábitat y probablemente con las diferencias en el tamaño de las presas, aunque Hillman (1969) no encontró diferencias significativas entre los tamaños de las presas consumidas por *A. leptophrys* y *A. festiva*. Sin embargo, Hillman pudo demostrar que *A. quadrilineata* comía presas significativamente más pequeñas que las otras dos especies.

- Duellman, W. E. 1965. A biogeographic account of the herpetofauna of Michoacán, México. *Pub. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 15:627-709.
- Echternacht, A. C. 1968. Distributional and ecological notes on some reptiles from northern Honduras. *Herpetologica* 24:151-58.
- . 1971. Middle American lizards of the genus *Ameiva* (Teiidae) with emphasis on geographic variation. *Misc. Pub. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 55:1-86.
- Fitch, H. S. 1973a. A field study of Costa Rican lizards. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 50:39-126.
- . 1973b. Population structure and survivorship in some Costa Rican lizards. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 18:1-41
- Hillman, P. E. 1969. Habitat specificity in three sympatric species of *Ameiva* (Reptilia: Teiidae). *Ecology* 50:476-81.
- Hirth, H. F. 1963. The ecology of two lizards on a tropical beach. *Ecol. Monogr.* 33:83-112.
- Kourany, M.; Myers, C. W.; and Schneider, C. R. 1970. Panamanian amphibians and reptiles as carriers of *Salmonella*. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 19:632-38.
- Smith, R. E. 1968a. Experimental evidence for a gonadal-fat body relationship in two teiid lizards (*Ameiva festiva*, *Ameiva quadrilineata*). *Biol. Bull.* 134:325-31.
- . 1968b. Studies on reproduction in Costa Rican *Ameiva festiva* and *Ameiva quadrilineata* (Sauria: Teiidae). *Copeia* 1968:236-39.

Basiliscus basiliscus (Chisbala, Garrobo, Basilisk, Jesus Christ Lizard)

R. W. Van Devender

Estas lagartijas relativamente grandes son quizás entre los animales más interesantes de Centro América. La semejanza con los dinosaurios en miniatura y la habilidad para correr sobre el agua convierten a los basiliscos en seres extraordinarios. En Costa Rica son comunes a lo largo de muchos riachuelos y cuerpos de agua de la vertiente del Pacífico. A veces alcanzan densidades asombrosas de doscientas a cuatrocientas lagartijas por hectárea. El garrobo es una especie de las tierras bajas y en ocasiones muy raras se encuentra sobre los 1000 m. Son muy comunes en el Parque Nacional Santa Rosa, el Parque Nacional de Corcovado y en Palo Verde. Ocasionalmente tienen mucho éxito para coexistir con el hombre.

Los machos adultos tienen grandes crestas en la cabeza, espalda y cola (fig. 8.3), que los hace parecer como dinosaurios con una aleta en forma de vela. Unas proyecciones óseas del cráneo y de las vértebras de hasta 6 cm de largo sostienen estas crestas. Estas lagartijas pesan de 200 a 600 g y casi alcanzan un metro de longitud; aproximadamente tres cuartas partes de su longitud es la cola. Las hembras son mucho más pequeñas, excediendo pocas veces los 300 g y los 600 mm y tienen solo una pequeña cresta en la parte de atrás de la cabeza. Básicamente, los garrobos son color café con bandas cruzadas más oscuras y una franja más clara a lo largo de los labios y los costados. Las marcas se distinguen más en los juveniles y, a menudo, los adultos se oscurecen, pero algunos machos adultos adquieren un fuerte tinte verdusco después de que mudan.

El nombre (en inglés) de "lagartija Jesucristo" se refiere a la habilidad del animal de correr sobre la superficie de los arroyos o estanques. La imagen es reforzada por hacerlo en una posición bípeda. El "secreto" de caminar sobre el agua está en que las lagartijas se mueven muy rápidamente y tienen patas posteriores muy grandes con membranas entre cada dedo, por lo que básicamente pueden sarrollada en las lagartijas jóvenes y más pobremente en los machos adultos. Los garrobos más jóvenes pueden correr de 10 a 20 m o más sobre el agua sin hundirse, mientras que los adultos parecen barcos de motor si tienen que caminar más de unos cuantos metros. Los garrobos son lagartijas



Fig. 8.3 *Basiliscus basiliscus*: Macho adulto grande (muerto). Cerca de Bagaces, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

vivaces, activas y utilizan su caminar sobre el agua tanto para escapar de los depredadores como para forrajear.

Estas lagartijas son diurnas; comen casi cualquier cosa que se mueva y otras cosas que no se mueven. Los adultos comen una gran variedad de insectos, otros invertebrados (incluyendo camarones y escorpiones), pequeños vertebrados (incluyendo lagartijas, serpientes, peces, mamíferos y aves) y algunas flores y frutas (incluyendo *Ardisia*, *Muntingia*, *Cordia*, *Spondias*, *Manilkara*, *Psidium*, *Ficus* y *Sloanea*) y generalmente excluyen de sus dietas ramitas y hojas. Los juveniles, aunque principalmente insectívoros, a veces atrapan y comen peces pequeños. Cuando los huevos de *Iguana* y *Ctenosaura* eclosionan en mayo, los individuos recién eclosionados son el alimento favorito de todos los garrobos que pueden vencer a las lagartijas más pequeñas. Los únicos depredadores que podrían constituir una amenaza diurna seria a los garrobos son los rapaces. Durante la noche las zarigüeyas (*Philander* y *Chironectes*) y algunas serpientes atrapan a las lagartijas que duermen. Los garrobos reducen esta amenaza durmiendo en la vegetación sobre el agua. Cuando sienten algún peligro, saltan al agua; sus garras largas y afiladas las hacen buenas trepadoras.

La historia natural de esta especie ha sido estudiada en la Finca La Pacífica, en Cañas, Guanacaste (ver Van Devender 1975, 1979 para más información). Las hembras maduran como a los 18 meses de edad y continúan creciendo toda la vida. Tienen nidadas de dos a dieciocho huevos de cinco a ocho veces durante los 10 meses de la temporada de reproducción, que comienza a fines de la estación seca. Las hembras más pequeñas y más jóvenes ponen nidadas más pequeñas. Después de 3 meses, de los huevos emergen lagartijas de 2 g, capaces de defenderse. Los huevos están expuestos a pérdidas por inundaciones y la mayoría de las poblaciones muestra algún tipo de dominación de acuerdo con la edad de la clase. La sobrevivencia de los recién eclosionados es sólo de un 15% y los adultos tienen como un 40% de oportunidad de sobrevivir al año. El garrobo más viejo de que se tiene conocimiento era un macho de cuando menos 7 años. Muchos machos viven 4, 5 ó 6 años. Las hembras probablemente, no sobrevivan tanto tiempo. Los machos adultos tienen una jerarquía de dominación determinada por el tamaño. Un macho joven puede tener 3 ó 4 años antes de poder entrar en la población reproductora principal. En situaciones locales con menos machos grandes, el tiempo de la espera puede ser mucho menor. Ya que cuando el macho tiene como un año los testículos empiezan a agrandarse y rápidamente alcanzan un tamaño maduro, los jóvenes pueden tener la oportunidad de aparearse subrepticamente antes de alcanzar una posición dominante. A menudo, estos machos jóvenes son atacados por otros más grandes.

El género *Basiliscus* contiene cuatro especies distribuidas desde Tamaulipas, México hasta el oeste de Venezuela, Ecuador y Colombia (Peters y Donoso-Barros 1970; Maturana 1962). Estas cuatro especies han sido registradas en Costa Rica. *Basiliscus basiliscus* tiene dos subespecies: *B. b. basiliscus* de la vertiente del Pacífico desde Nicaragua hasta el oeste de Colombia y Ecuador y

B. b. barboursi Ruthven del oeste de Venezuela y Santa Marta en Colombia. *Basiliscus vittatus* Wiegmann, el garrobo rayado, se encuentra desde México hasta Colombia. Fue estudiado en Tortuguero, Costa Rica, por Hirth en 1963 y en Veracruz, México, por Glidewell en 1974. Es más pequeña que las otras especies y parece más adaptada a las situaciones abiertas como las playas. El macho tiene una gran cresta en la cabeza pero no en el cuerpo. El garrobo de doble cresta, *B. plumifrons* Cope, es el análogo caribeño de *B. basiliscus* y se le parece en la forma y en el tamaño. Se distingue por ser verde brillante, con el iris rojo y por tener dos crestas en la cabeza. También parece estar más predispuesto a dejar las cercanías del agua. Esta especie es bastante común en La Selva y se extiende desde Nicaragua hasta Panamá en las tierras bajas del Caribe. La última especie, *B. galeritus* Dumeril, es una forma problemática en la vertiente del Pacífico, desde Costa Rica hasta Colombia y Ecuador. Difiere del simpátrico *B. basiliscus* por carecer de una membrana entre los rayos dorsales que forman la cresta dorsal. Puede ser un juvenil de *B. basiliscus*.

Glidewell, J. R. 1974. The reproductive ecology of the striped basilisk, *Basiliscus vittatus* Wiegmann (Iguanidae) in southern Mexico. M.A. thesis, University of Texas at Arlington.

Hirth, H. F. 1963. The ecology of two lizards on a tropical beach. *Ecol. Monogr.* 33:83-112.

Maturana, H. R. 1962. A study of the species of the genus *Basiliscus*. *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Univ.* 128:1-34.

Peters, J. A., and Donoso-Barros, R. 1970. *Catalogue of the Neotropical Squamata. Part II. Lizards and amphisbaenians*. U.S. National Museum Bulletin 297. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

Van Devender, R. W. 1975. The comparative demography of two local populations of the tropical lizard, *Basiliscus basiliscus*. Ph.D. diss., University of Michigan.

———. 1979. Growth ecology of a tropical lizard, *Basiliscus basiliscus*. *Ecology* 59:1031-38.

———. 1982. Comparative demography of *Basiliscus basiliscus* (Sauria: Iguanidae). *Herpetologica*, in press.

Boa constrictor **(Boa, Béquer, Boa Constrictor)**

H. W. Greene.

La boa (fig. 8.4) es un miembro neotropical grande y no venenoso de la familia Boidae tropicopolitana. Se extiende desde Sonora y Tamaulipas hacia el sur, a lo largo de ambas costas de México y desde allí, a través de gran parte de Centro y Sur América hasta Argentina y Paraguay. No se ha estudiado muy bien la variación geográfica de esta especie pero, actualmente, se reconocen ocho subespecies (Lazell 1964; Peters y Orejas-Miranda 1969).

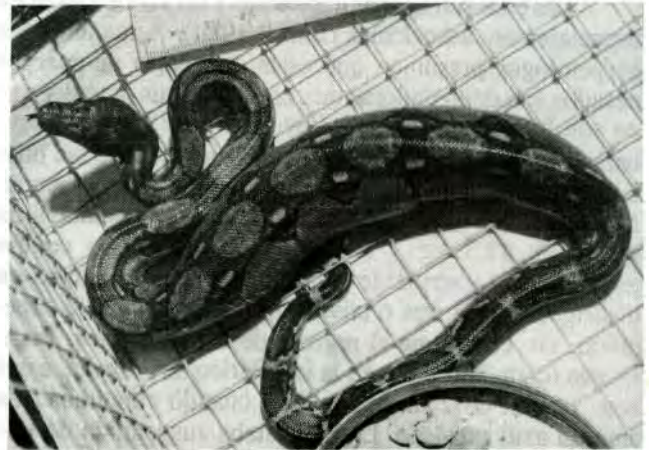


Fig. 8.4 *Boa constrictor*: Ejemplar de 2 a 3 meses de edad que acaba de tragarse un ratón *Liomys salvini* de 39 g; la serpiente pesó 50 g antes de comerse el ratón. Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D.H. Janzen).

Las boas se distinguen fácilmente de otras serpientes neotropicales por la siguiente combinación de características: escamas lisas y llamativas en cincuenta y cinco o más filas a la mitad del cuerpo; no tiene escamas grandes en forma de plato en los costados o en la parte superior de la cabeza y una marcada raya postorbital a cada lado de la cabeza. El patrón de color consiste en manchas dorsales, cuadradas y oscuras en un fondo pardo claro o gris; estas manchas son más marcadas en la parte anterior y tienden a formar bandas anchas e irregulares en la parte posterior del cuerpo y la cola. Generalmente las boas jóvenes están marcadas de forma más brillante que las adultas y en algunos individuos grandes el patrón es muy oscuro. Sin duda el patrón de color es críptico y Janzen (com. pers.) ha sugerido que las marcas rojas, amarillas y negras de la cola podrían imitar a una serpiente coral venenosa. Como en la mayoría de serpientes primitivas, las boas tienen una pelvis y vestigios de miembros posteriores, que son visibles externamente como espónes anales en forma de garras a cada lado del vientre que quizás funcionan durante el cortejo ya que se ha visto a los machos acariciando a las hembras con ellas (Mole y Ulrich 1894).

Las boas se encuentran en una asombrosa extensión de ambientes, desde la orilla del mar hasta 1.000 m, incluyendo los bosques húmedo y seco, la sabana, la vegetación muy seca, achaparrada y espinosa y los campos cultivados (Martin 1958; Pope 1961; Scott 1969). En la mayor parte, de esta distribución, son crepusculares o nocturnos y, generalmente, pueden mantener las temperaturas preferenciales sin asolearse. En el oeste mexicano, al extremo norte de su extensión, se asolean a veces y pueden juntarse para disminuir la pérdida de calor (Brattstrom 1965; Myres y Eells 1968; McGinnis y Moore 1969). Lazell (1964) informó de "gremios" de tres a doce boas, en Dominica, pero la función de estas agregaciones no está bien establecida. Las boas que se han alimentado recientemente prefieren temperaturas un poco más altas hasta que ocurre la defecación (Regal 1966).

Las boas son buenas trepadoras y las jóvenes parecen especialmente arborícolas (Lazell 1964). A menudo, los herpetólogos presumen que estas serpientes de cuerpos pesados no son buscadoras activas (v.g., Pianka 1974). Sin embargo, las observaciones recientes sugieren que las boas buscan activamente buenos lugares para echarse y esperar. Montgomery y Rand (1978) siguieron, en Panamá, a un adulto de 11.3 kg y 2.4 m de longitud con equipo telemétrico; la serpiente se desplazó de madriguera en madriguera cada tres o cuatro días, evidentemente esperando en cada una el regreso de los residentes. B. A. Dugan (com. pers.) vio en la isla Perico de Panamá, a una boa como de 2 m de longitud cuando capturaba una tangara azul grisáceo. La boa estaba suspendida de una rama de *Cecropia peltata* a aproximadamente 2 m sobre el suelo y había sido vista en el árbol regularmente durante un mes. Las tangaras se alimentan de inflorescencias de *Cecropia* y esta observación confirma la idea de que las boas escogen un buen sitio para emboscar a sus presas.

Hay referencias generales de que las boas comen una gran variedad de lagartijas, aves y mamíferos así como aves de corral y perros (Alvarez del Toro 1972; Pope 1961). Las presas confirmadas de serpientes específicas incluyen lagartijas téjidas (*Ameiva*, *Cnemidophorus*, *Tupinambis*), lagartijas iguánidas (*Ctenosaura*, *Iguana*), una tangara azul-grisáceo, un ave hormiguera, zarigüeyas (*Didelphis*), murciélagos (*Artibeus jamaicensis*, *Desmodus rotundus*), ratas espinosas, *Rattus rattus*, guatusas (*Dasyprocta*), un puercoespín arbóreo juvenil (*Coendou rothschildi*), tres conejos jóvenes, venados jóvenes, pizotes (*Nasua narica*), un ocelote y una mangosta (Beebe 1946; Bogert y Oliver 1945; Davis y Smith 1953; B.A. Dugan, com. pers.; Janzen 1969; Johnson 1956; Mole 1924; Mole y Urich 1894; Villa y López 1966). En Panamá, una boa adulta aparentemente murió asfixiada por un oso hormiguero arborícola (*Tamandua tetradactyla*) que se había tragado parcialmente (N.Smythe, com. pers.).

Aparentemente, estas serpientes reconocen sus presas por señales visuales, térmicas y químicas (Burghardt 1970; Ulinski 1972; Gamow y Harris 1973), que atrapan con un movimiento rápido de la cabeza hacia adelante. Durante este ataque abren la boca ampliamente y engarzan la presa con los dientes recurvados y filosos (ver Frazetta 1966 para un análisis mecánico detallado del ataque por *Python*). Simultáneamente, la serpiente levanta a la presa del sustrato y le aplica un pliegue sofocante (Greene y Burghardt 1978). En apariencia, la constricción se detiene después de que la presa deja de moverse (Quesnel y Wehling 1969; Greene, inédito) y entonces la serpiente se traga al animal entero de cab

Las boas silvestres varían de temperamento, pero algunas son agresivas. A veces, silban con la boca parcialmente abierta y forman una S con el cuello y la cabeza (Alvarez del Toro 1972, fig. 93); mi experiencia es que esto indica una disposición para morder. Las boas adultas tienen numerosos dientes grandes que pueden causar heri-

das serias, por lo que se les debe acercar y manejar con cautela.

Las boas son vivíparas y se ha registrado camadas de veinte a sesenta y cuatro crías, cada una de aproximadamente 0,5 m de largo y aparentemente no existe el cuidado paterno. Las etapas del ciclo reproductivo varían considerablemente, tal vez geográficamente, aunque esto no ha sido muy bien estudiado. El apareo se ha registrado desde agosto hasta marzo y los nacimientos desde marzo hasta agosto (Fitch 1970; Honegger 1970; Pope 1961). La madurez sexual parece ocurrir cuando el individuo alcanza una longitud de 1,5 a 2 m y la longitud máxima es de 5 a 6 m. Se sabe de una boa que vivió cuando menos 38 años y 10 meses en cautiverio (Bowler 1977).

Las boas están amenazadas en algunas áreas por la destrucción del hábitat y por el comercio de mascotas, y se adaptan bien a la vecindad con los humanos (Lazell 1964). Actualmente, se requiere un permiso para importar a los Estados Unidos a cualquier ejemplar de la familia Boidae. Las boas son de vida larga, se encuentran entre los carnívoros más grandes en términos de peso del adulto y son bastante comunes en muchas partes de los trópicos del Nuevo Mundo. Pueden ser de los depredadores más importantes en algunos ecosistemas y es lamentable que aún sepamos tan poco de su biología.

- Alvarez del Toro, M. 1972. *Los reptiles de Chiapas*. Tuxtla Gutiérrez: Instituto de Historia Natural de Chiapas.
- Beebe, W. 1946. Field notes on the snakes of Kartabo, British Guiana and Caripito, Venezuela. *Zoologica* 31:11-52.
- Bogert, C. M., and Oliver, J. A. 1945. A preliminary analysis of the herpetofauna of Sonora. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 83:297-426.
- Bowler, J. K. 1977. Longevity of reptiles and amphibians in North American collections. *Soc. Study Rept. Amphib., Herp. Circ.* no. 6.
- Brattstrom, B. H. 1965. Body temperatures of reptiles. *Am. Midl. Nat.* 73:376-422.
- Burghardt, G. M. 1970. Chemical perception in reptiles. In *Communication by chemical signals*, ed. J. W. Johnson, Jr., D. G. Moulton, and A. Turk, pp. 241-308. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Davis, W. B., and Smith, H. M. 1953. Snakes of the Mexican state of Morelos. *Herpetologica* 8:133-43.
- Fitch, H. S. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 52:1-247.
- Frazzetta, T. H. 1966. Studies on the morphology and function of the skull of the Boidae (Serpentes). Part II. Morphology and function of the jaw apparatus in *Python sebae* and *Python molurus*. *J. Morph.* 118: 217-96.
- Gamow, R. I., and Harris, J. F. 1973. The infrared receptors of snakes. *Sci. Am.* 228:94-100.
- Greene, H. W., and Burghardt, G. M. 1978. Behavior and phylogeny: Constriction in ancient and modern snakes. *Science* 200:74-77

- Honegger, R. E. 1970. Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie von *Boa constrictor* und *Python reticulatus* (Reptilia, Boidae). *Salamandra* 6:73-79.
- Janzen, D. H. 1969. Altruism by coatis in the face of predation by *Boa constrictor*. *J. Mammal.* 51:387-89.
- Lazell, J. D. 1964. The Lesser Antillean representatives of *Bothrops* and *Constrictor*. *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Univ.* 132:245-73.
- Lewis, T. H., and Johnson, M. L. 1956. Notes on a herpetological collection from Sinaloa, Mexico. *Herpetologica* 12:277-80.
- McGinnis, S. M., and Moore, R. G. 1969. Thermoregulation in the boa constrictor, *Boa constrictor*. *Herpetologica* 25:38-45.
- Martin, P. S. 1958. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region, Tamaulipas, Mexico. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, no. 101.
- Mole, R. R. 1924. The Trinidad snakes. *Proc. Zool. Soc. London* 1924:235-78.
- Mole, R. R., and Urich, F. W. 1894. Biological notes upon some of the Ophidia of Trinidad, B.W.I., with a preliminary list of the species recorded from the island. *Proc. Zool. Soc. London* 1894:499-518.
- Montgomery, G. G., and Rand, A. S. 1978. Movements, body temperature and hunting strategy of a *Boa constrictor*. *Copeia* 1978:532-33.
- Myres, B. C., and Eells, M. M. 1968. Thermal aggregation in *Boa constrictor*. *Herpetologica* 24:61-66.
- Peters, J. A., and Orejas-Miranda, B. 1969. *Catalogue of the Neotropical Squamata*. Part I. Snakes. U.S. National Museum Bulletin 297. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Pianka, E. R. 1974. *Evolutionary ecology*. New York: Harper and Row.
- Pope, C. H. 1961. *The giant snakes*. New York: Alfred A. Knopf.
- Quesnel, V. C., and Wehekind, L. 1969. Observations on the constrictive phase of feeding behaviour in *Boa constrictor*. *J. Trinidad Field Nat. Club* 1969:12-13.
- Regal, P. J. 1966. Thermophilic response following feeding in certain reptiles. *Copeia* 1966:588-90.
- Scott, N. J. 1969. A zoogeographic analysis of the snakes of Costa Rica. Ph.D. diss., University of Southern California.
- Swanson, P. L. 1950. The iguana, *Iguana iguana iguana*. *Herpetologica* 6:187-93.
- Thomas, M. E. 1974. Bats as food source for *Boa constrictor*. *J. Herp.* 8:188.
- Tschambers, B. 1949. Boa constrictor eats porcupine. *Herpetologica* 5:141.
- Ulinski, P. S. 1972. Tongue movements in the common boa (*Constrictor constrictor*). *Anim. Behav.* 20: 373-82.
- Villa, B., and López, W. F. 1966. Cinco casos de predacion de pequeños vertebrados en murciélagos de México. *Ann. Inst. Biol. Univ. Nat. México.* 37:187-93.

Bolitoglossa subpalmata (Escorpiones, Salamandras, Mountain Salamander)

N. J. Scott

Esta salamandra (*Plethodontidae*) (fig. 8.5) está limitada a las grandes elevaciones de las cordilleras Central y de Talamanca en Costa Rica, aunque muy rara vez se encuentran en elevaciones inferiores a 1.500 m, hay poblaciones abundantes sobre los 2.400 m. Es la especie de salamandras tropicales mejor estudiada y la mayor parte de esta descripción se debe a los trabajos de Vial (1966, 1968).

Las únicas salamandras que notoriamente han penetrado el trópico en cualquier parte del mundo son unos pocos géneros americanos pertenecientes a parte de la familia Plethodontidae que se desarrollan directamente en el huevo. Tres géneros, *Bolitoglossa*, *Oedipina* y *Chiropterotriton* llegan a Costa Rica desde el Norte; los dos primeros hasta Colombia y Ecuador aunque *Bolitoglossa* es el único género del noroeste con especies ampliamente distribuidas en América del Sur (Wake y Lynch 1976).

Bolitoglossa subpalmata tiende a ser arbórea, en las partes más bajas de su extensión, donde se le puede encontrar en bromelias, pero también hay individuos presentes en el suelo debajo de musgos y hepáticas. A alturas mayores, estas salamandras son casi totalmente terrestres y se refugian debajo del "detritus" superficial, como rocas

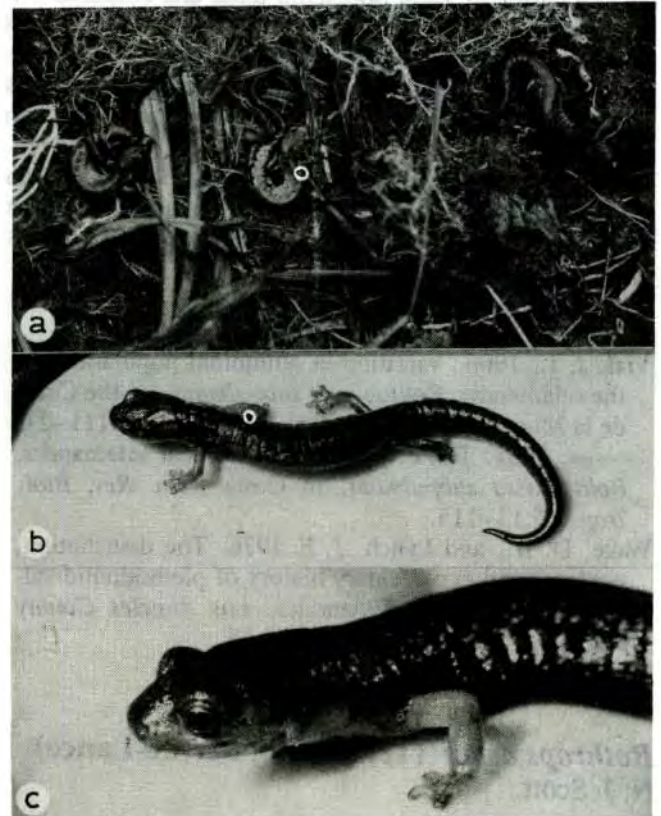


Fig. 8.5 a) tres *Bolitoglossa subpalmata* adultos expuestos al levantar un tronco podrido (ver variación en el color). b) adulto de *B. subpalmata*. c) igual a b. Cerro de la Muerte (2.800 m), Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

y troncos (fig. 8.5). Durante los períodos de sequía penetran en las grietas y los túneles de raíces en el suelo. A alturas más bajas las poblaciones son escasas, pero a los 3.000 m, cerca de la cima del Cerro de la Muerte, la densidad de población puede sobrepasar las 9.000 por hectárea (Vial 1968).

Las poblaciones estudiadas por Vial (1968) en las grandes alturas depositan las masas de huevos en cavidades debajo de rocas y troncos. Treinta y una masas de huevos contenían de trece a treinta y ocho huevos ($x=23$). Generalmente, una hembra adulta estaba arrollada alrededor de cada masa de huevos, pero en cuatro casos, había machos ocupando su lugar. Ocasionalmente, el adulto da vueltas a los huevos con sus miembros delanteros y con la cola. Las masas de huevos descuidadas invariablemente mueren.

El estado larval ocurre dentro del huevo y las pequeñas salamandras emergen después de un período de incubación de 4 a 5 meses. El crecimiento es lento, tanto en juveniles como en adultos, con un promedio de 3 mm por año. La madurez sexual se alcanza como al sexto año en los machos y al duodécimo año en las hembras.

La edad máxima, probablemente, está cerca de los 18 años (Vial 1968).

Una característica muy notoria en las poblaciones de *Bolitoglossa subpalmata* de grandes alturas es el impresionante polimorfismo de colores y patrones (Vial 1966). De seis muestras a intervalos de 150 m de altura, a lo largo de una carretera, cada población tenía una combinación singular en el patrón y en la densidad de cromatóforos. Las diferencias son obvias y generalmente distinguen a especies enteras de este género. Se desconocen las fuerzas evolutivas que estén detrás de esta clase de polimorfismo extremo.

Los adultos se alimentan por la noche de una gran variedad de insectos del suelo y del mantillo, que se encuentran activos aún a temperaturas de 0-4°C en las grandes alturas (D.A. Janzen, com. pers.).

Vial, J. L. 1966. Variation in altitudinal populations of the salamander, *Bolitoglossa subpalmata*, on the Cerro de la Muerte, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 14:111-21.

———. 1968. The ecology of the tropical salamander, *Bolitoglossa subpalmata*, in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 15:13-115.

Wake, D. B., and Lynch, J. F. 1976. The distribution, ecology, and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America. *Los Angeles County Nat. Hist. Mus. Sci. Bull.* 25:1-65.

***Bothrops asper* (Terciopelo, Fer-de-Lance)**

N. J. Scott

Esta serpiente grande y común, de la familia *Crotalidae*, alcanza longitudes de más de 2 m en Costa Rica (fig. 8.6) y es la más temida y peligrosa en Centro América y en

la parte tropical de México. Está más dispuesta a morder que otras víboras grandes que tienden a retraerse cuando se les acerca (Picado T. 1976). Las terciopelo producen muchos centímetros cúbicos de un veneno muy tóxico. En la literatura más vieja la especie se conocía como *Bothrops atrox*.

Los juveniles de *B. asper* tienden a ser arbóreos. A esta edad tienen la punta de la cola amarilla y ésta les puede servir para atraer como presa a lagartijas y ranas (Neill 1960). Conforme crecen se vuelven terrestres y se alimentan de mamíferos, especialmente de zarigüeyas y ocasionalmente de aves (March 1928; Picado T. 1976).

En Costa Rica, las terciopelo abundan en las tierras bajas con más de 2,5 m de lluvia por año, pero también se encuentran a lo largo de los principales ríos en las áreas más secas (Taylor *et al.* 1974). Los terrenos abandonados son hábitats favoritos, pero se las puede encontrar en casi cualquier lugar; los adultos comen pequeños mamíferos.

Las crías nacen de vida libre y las camadas pueden ser grandes, hasta de setenta y cinco crías. En Costa Rica, si requiere información acerca de cómo es una mordedura de terciopelo, escriba o llame a R. Colwell al Departamento de Zoología en la Universidad de California en Berkeley.

March, D. D. H. 1928. Field notes on barba amarilla (*Bothrops atrox*). *Bull. Antivenin Inst. Am.* 1:92-97.

Neill, W. T. 1960. The caudal lure of various juvenile snakes. *Quart. J. Florida Acad. Sci.* 23:173-200.

Picado T., C. 1976. *Serpientes venenosas de Costa Rica*. 2d ed. San José: Editorial Universidad de Costa Rica—Editorial Costa Rica.

Taylor, R. T.; Flores, A.; Flores, G.; and Bolaños, R. 1974. Geographical distribution of Viperidae, Elapidae and Hydrophiidae in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 21:383-97.

***Bothrops schlegelii* (Oropel [Gold Morph], Bocaracá, Eyelash Viper, Palm Viper)**

R. P. Seifert

Esta es la única especie de *Bothrops* estrictamente arbórea de las tierras bajas de Costa Rica. Se caracteriza por una escama supraocular agrandada y en forma de aleta que se extiende sobre el ojo hacia afuera, dándole una apariencia encapuchada. Por esta razón, se le conoce como toboba de pestañas; sus hábitos arbóreos le dan un nombre común alternativo: la víbora de las palmeras. Se desconoce la función de esta escama sobre el ojo, aunque se ha sugerido que podría ayudar a proteger el ojo ya que el animal en su hábitat arbóreo se mueve entre ramas y enredaderas (Cohen y Myres 1970). La bocaracá alcanza una longitud máxima de menos de 1 m (con un promedio de alrededor de 50 cm en el adulto) y tiene un policromatismo muy singular entre las especies de *Bothrops*. Los ejemplares incluyen a individuos con el fondo de color verde, pardo, cobrizo, gris o celeste y patrones en diamante



Fig. 8.6 *Bothrops asper*: a) Adulto de 2 m de longitud arrollado en el piso del bosque, Rincón, Península de Osa, Costa Rica. b) Juvenil de un año de edad con la boca abierta para mostrar los colmillos y dientes menores. Interior del Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

de colores más oscuros. Además, hay una oropel brillante, generalmente con manchas rojas en la punta de unas pocas escamas. Las oropelas rara vez tienen algún patrón en el cuerpo y según el zoológico de San Diego, se les conoce solamente de Costa Rica. Se desconoce la base genética para el polimorfismo y las ventajas selectivas de las diversas formas. Se ha informado que las camadas de una misma hembra incluyen a individuos de diferentes colores (Norman Scott, com. pers.).

La bocaracá es estrictamente arbórea y se le puede capturar cuando descansa o se asolea en las hojas, las ramas o las brácteas florales. Las serpientes en cautiverio comen ratones y ranas y algunos ejemplares jóvenes comen anolis (*Norops*). Se alimentan de la mayoría de las especies de ranas, pero sólo en tamaños pequeños. Evitan a *Hyla ebraccata* Cope (obs. pers.). Es difícil determinar el período de vida de estas serpientes, pero yo estimo que,

después de la mortalidad del primer año, la longevidad promedio está cerca de los 10 años. Sin embargo, se ha mantenido a un ejemplar en cautiverio por más de 16 años (Bowler 1974).

Bothrops schlegelii se distribuye desde el sur de México hasta el Pacífico ecuatoriano y el extremo noroeste de Venezuela (Peters y Orejas-Miranda 1970). Esta serpiente representa el miembro de la línea filética de *Bothrops* arbórea (incluyendo en Costa Rica, *B. schlegelii*, *B. nummifer* [Rupell], *B. lateralis* [Peters] y *B. nigroviridis* [Peters]) de caracteres morfológicos más primitivos. Además es la especie de *Bothrops* más cercanamente emparentada al grupo hermano del sureste asiático, *Trimeresurus* (Brattstrom 1964). *B. schlegelii* tiene cerca de 10 a 20 mg de un veneno que, gota a gota, es más tóxico para los humanos que la mayoría de *Bothrops* en Costa Rica (Minton y Minton 1969). Debido a los hábitos

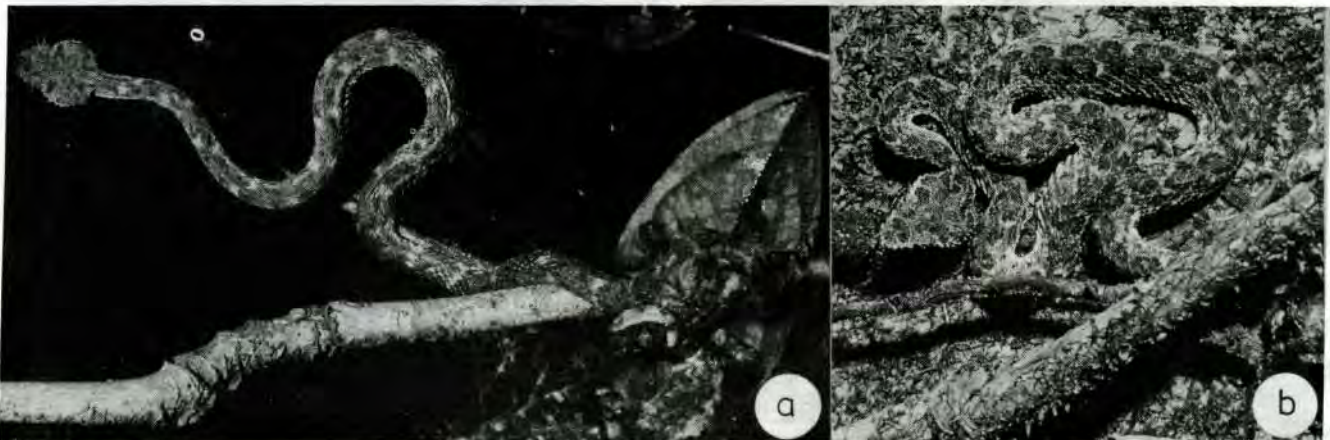


Fig. 8.7 *Bothrops schlegelii*: a.) adulto del morfo moteado estirándose hacia una rama vecina. Finca la Selva, distrito de Sarapiquí, Costa Rica. b) Adulto de morfo moteado en un tronco a 1 m sobre el suelo. Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

arbóreas de esta serpiente, las mordeduras, por lo general, ocurren en la parte superior del cuerpo. En Costa Rica se informa de tres a seis muertes anuales por mordedura de *B. schlegelii* (Róger Bolaños, com. pers.).

Bowler, J. K. 1977. Longevity of reptiles and amphibians in North American collections. *Soc. Study Rept. Amphil., Herp. Cir.* no. 6.

Brattstrom, B. H. 1964. Evolution of the pit vipers. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.* 13:185-268.

Cohen, A. C., and Myres, B. C. 1970. A function of the horns (supraocular scales) in the sidewinder rattlesnake, *Crotalus cerastes*, with comments on other horned snakes. *Copeia* 1970:574-75.

Minton, S. A., Jr., and Minton, M. R. 1969. *Venomous reptiles*. New York: Charles Scribner's Sons.

Peters, J. A., and Orejas-Miranda, B. 1970. *Catalogue of the Neotropical Squamata*. Part 1. *Snakes*. U.S. National Museum Bulletin 297. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

Bufo haematiticus (Sapo, Toad)

N. J. Scott

Este sapo verdadero (Bufonidae) (fig. 8.8) es característico de los bosques muy húmedos de elevaciones bajas y medias entre Nicaragua y Colombia. Contrario a los miembros más conocidos del género, *Bufo haematiticus* carece de "verrugas" obvias y tiene en apariencia la piel lisa. Sin embargo, como otros sapos, tiene glándulas parótidas apareadas en la piel dorsolateral de la región del cuello (Taylor 1952). Estas glándulas son inconspicuas ya que sus bordes armonizan con la piel circundante, y cuando el sapo está en condiciones de "estrés", secretan cantidades apreciables de un veneno viscoso y blanco.

Esta especie se congrega en pozas dejadas por riachuelos o ríos del bosque para poner hileras de huevos de

donde emergen renacuajos con apariencia de sapos. Pasa el resto del año forrajeando artrópodos en el mantillo del bosque. Ha sido encontrado cantando debajo de piedras sueltas en el río Reventazón (D. Robinson, com. pers.).

Taylor, E. H. 1952. The frogs and toads of Costa Rica *Univ. Kansas Sci. Bull.* 35:577-942.

Bufo marinus (Sapo Grande, Sapo, Giant Toad, Marine Toad)

G. Zug

Bufo marinus (fig. 8.9) es el sapo más grande de las tierras bajas de América tropical (desde el sur de Texas hasta el centro de Brasil); es conocido por todos porque se ha convertido en un comensal del hombre y ahora es más común en las viviendas humanas y cerca de ellas que en sus hábitats naturales en las sabanas y bosques abiertos. De hecho, un bosque pluvial de dosel cerrado parece ser una barrera efectiva en su dispersión a larga distancia. En Costa Rica, se le encuentra en la mayoría de los hábitats abiertos y semiabiertos hasta cerca de los 2.000 m.

Los sapos adultos varían en la longitud del cuerpo, desde 90 a 200 mm (80 g a 1,2 kg) la mayoría con menos de 130 mm. Los adultos y los juveniles de crecimiento medio se reconocen fácilmente por la glándula parótida ovalada y grande a cada lado sobre el tímpano (fig. 8.9). Los juveniles y las formas postmetamórficas son más difíciles de identificar pero, generalmente, se pueden diferenciar de otros sapos por las hileras regulares de tubérculos paravertebrales. Los renacuajos son pequeños (10-25 mm de longitud total); el cuerpo y la cola son negros o pardo oscuro con una raya característica color crema a lo largo del borde inferior de la musculatura caudal. Las hembras tienen el patrón juvenil moteado con el dorsocolor pardo oscuro con manchas irregulares color beige y chocolate y,

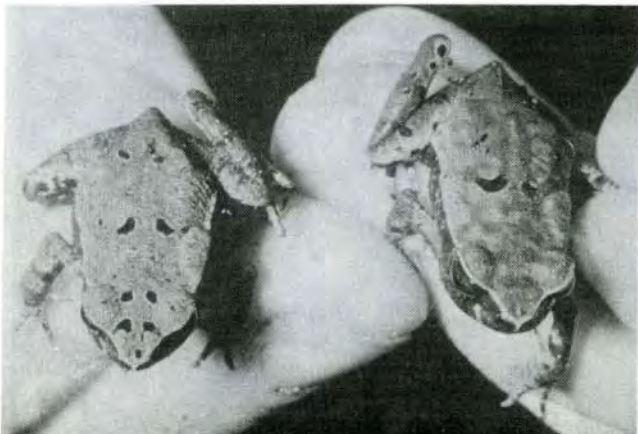


Fig. 8.8 *Bufo haematiticus*: Juveniles del piso del bosque: Rincón, Península de Osa, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).



Fig. 8.9 *Bufo marinus*: Adulto con pata delantera perdida supuestamente en la naturaleza y con secreción defensiva blanca, rica en toxinas goteando de la glándula parótida. Parque Nacional Santa Rosa, julio de 1980 (foto D. H. Janzen).

por lo general, una raya beige a través del dorso. Los machos son de color uniforme canela pardo y son espinosos; cada verruga está tapada por una o más espinas; el dedo pulgar se encuentra algo agrandado y con queratina oscura.

Estas criaturas son comedoras oportunistas indiscriminadas; si la presunta presa tiene el tamaño de un bocado y se mueve, es un bocado seguro, no importa cuán nocivo, tóxico, mordedor o picador sea. Engullen con aparente inmunidad chinches verdaderos, opiliónidos, milpiés, hormigas y avispas, sin embargo, predominan las hormigas y escarabajos. Estos sapos comen vertebrados pequeños, incluso sapos juveniles y han aprendido a comer el alimento para perros y gatos colocado afuera para las mascotas de la familia. Se encontró que una población exótica en Papua, Nueva Guinea (Zug, Lindgren y Pippet 1975) dependía de materia vegetal como fuente alimenticia principal en tiempos de poca abundancia de presas.

Los hábitos comensales del sapo grande lo hacen altamente visible y por lo tanto altamente abundante. Algunas poblaciones exóticas alcanzan densidades extremas (v. g., trescientos sapos/hectárea) alrededor de las viviendas humanas. No se conoce tal densidad en las poblaciones comensales naturales. Se estimó que dos poblaciones seminaturales de Panamá contenían de cincuenta a cien sapos por hectárea. Las poblaciones naturales en la sabana probablemente son de diez a veinticinco sapos por hectárea.

Estos sapos son predominantemente nocturnos, sin embargo, los renacuajos y las formas recientemente transformadas tienen gran actividad diurna. Durante el día, los sapos permanecen protegidos bajo troncos, rocas, raíces y en pequeñas madrigueras. Empiezan a aparecer al oscurecer y en poblaciones seminaturales son activos por 2 ó 3 horas antes del amanecer. En cualquier noche, sólo una fracción de la población (de un cuarto a un tercio) estará activa, aún en las noches más ideales. Como promedio un sapo está activo una de cada tres o cuatro noches y el patrón de actividad es extremadamente variable.

Cada sapo parece tener varias estaciones de alimentación reconocibles pero, en una noche cualquiera, sólo ocupará una de ellas. Sin embargo, durante una sola noche puede cambiar de sitio y en la próxima noche de actividad, probablemente, aparecerá en la nueva estación. El cambio de estaciones de alimentación indica que el sapo está familiarizado con un área de forrajeo relativamente grande y utiliza señales para navegar en esta área.

La actividad se ve influida en gran medida por el clima diario y estacional. El pico de la actividad forrajera ocurre al comienzo de la estación lluviosa. Al comienzo de la estación seca puede haber un pequeño aumento pero la disminución continúa hasta el nivel más bajo al final de la estación seca. Dentro de esta tendencia estacional generalizada, hay una tendencia diaria hacia un aumento de la actividad cuando hay varios días secos, seguidos de varios días lluviosos en medio de la estación lluviosa o su inverso para la estación seca. Estas minitendencias alcanzan un pico a los tres o cuatro días después del cambio en el patrón climático.

Estoy muy impresionado por la sensibilidad del sapo a la disponibilidad del agua y creo que, quizá, su actividad diaria está muy influenciada por sus necesidades de regular su economía hídrica. A pesar de la supuesta impermeabilidad de su piel, ésta es muy susceptible a la desecación (con una humedad relativa de 75 a 80%, un sapo de 20 g alcanza una pérdida de agua letal en 24 horas, un sapo de 100 g en 48 horas y uno de 200 g en 72 horas [ver Zug y Zug 1979, fig. 18]). Por lo tanto, la desecación durante la estación seca, es probablemente un factor importante de mortalidad.

La depredación sobre los juveniles y los adultos durante la etapa tardía es poco probable o muy baja debido a la toxicidad de la secreción de las parótidas. Las aves, serpientes y pequeños mamíferos terrestres probablemente son los depredadores dominantes sobre las formas metamórficas y los juveniles pequeños. Estos estados de vida pueden sufrir la mortalidad más alta debido a la depredación. La capa de gelatina de los huevos es tóxica (Licht 1968) y la piel de los renacuajos tiene un mal sabor (Wassersug 1971) por lo que la depredación por vertebrados probablemente sea baja. Se desconoce la intensidad de la depredación por invertebrados en el estadio larval. La mortalidad abiótica (desecamiento de estanques, etc.) ocasionalmente puede ser extrema para los renacuajos.

Aunque se ha creído que la reproducción de los sapos es acíclica, este comportamiento sólo ha sido demostrado en poblaciones exóticas. Las poblaciones naturales están confinadas en su mayoría a los trópicos estacionales y la reproducción de cualquier población refleja la estacionalidad de la localidad. Los huevos son puestos en las orillas poco profundas de los cuerpos de agua temporales y permanentes, generalmente con poca o ninguna cubierta vegetal. Una hembra puede depositar de cinco mil a veinticinco mil huevos dependiendo de su tamaño y salud. Generalmente, hay un período reproductivo principal cuando se juntan la estación seca y la lluviosa; al final de la estación lluviosa, pueden iniciarse otros picos de menor tamaño, causados por lluvias fuertes luego de una sequía prolongada. El tiempo de la reproducción se regula de manera que la metamorfosis ocurra en períodos de alta humedad y abundancia de presas.

El crecimiento de los renacuajos es relativamente rápido—0,65 mm/día. Con esta proporción, un sapo puede alcanzar el tamaño de la madurez sexual (90-95 mm) más o menos en 100 días. Sin embargo, así como decrece la actividad con el progreso de la estación seca y de la estación lluviosa, también decrece el crecimiento. Un sapo probablemente necesita todo un año para alcanzar el tamaño de la madurez sexual. Sin embargo, puede que no sea un reproductor activo sino hasta su segundo año. Con la madurez sexual el crecimiento del macho se retarda considerablemente. El crecimiento de la hembra también se retarda con la madurez sexual, aunque no tanto como en los machos. Además las hembras continúan su crecimiento activo por 3 ó 4 años después de la madurez pero, al parecer, los machos sólo crecen durante un año, por lo tanto, la hembra adulta tiende a ser más grande que el macho.

- Johnson, C. R. 1972. Thermal relations and daily variation in the thermal tolerance in *Bufo marinus*. *J. Herp.* 6:35-38.
- Krakauer, T. 1968. The ecology of the Neotropical toad, *Bufo marinus*, in southern Florida. *Herpetologica* 24:214-21.
- Licht, L. E. 1968. Unpalatability and toxicity of toad eggs. *Herpetologica* 24:93-98.
- Wassersug, R. 1971. On the comparative palatability of some dry-season tadpoles from Costa Rica. *Am. Midl. Nat.* 86:1011-9.
- Zug, G. R.; Lindgren, E.; and Pippet, J. R. 1975. Distribution and ecology of the marine toad, *Bufo marinus*, in Papua New Guinea. *Pacific Sci.* 29:31-50.
- Zug, G. R., and Zug, P. B. 1979. The marine toad, *Bufo marinus*: A natural history resumé of native populations. *Smithsonian Contrib. Zoo.* 284:1-58.

***Caiman crocodilus* (Caimán, Lagarto, Baba, Babilla, Cuajipalo, Cayman)**

J. R. Dixon y M. A. Staton.

Este cocodrilo (fig. 8.10) es uno de los más pequeños del Hemisferio Occidental y probablemente el más abundante. Los machos adultos tienen un promedio de 100 cm de longitud del hocico al ano y las hembras normalmente alcanzan 80 cm. *Caiman crocodilus* se extiende desde el Pacífico sur de México hacia el sur hasta el Ecuador y del occidente de Honduras hacia el este y al sur hasta la cuenca del Amazonas y el centro del Brasil. En Costa Rica, los caimanes se encuentran en las tierras bajas del Atlántico y del Pacífico en pequeños pantanos, estanques, playas y ocasionalmente en pantanos salobres del manglar y las partes bajas de las playas sometidas a las mareas tormentosas.

El desarrollo del ovario y el cortejo comienzan cerca de tres meses antes de anidar (Staton y Dixon 1977). Durante el cortejo, los machos adultos establecen y vigilan territorios acuáticos temporales. Durante este período, son frecuentes dos despliegues característicos de la cola, una



Fig. 8.10 *Caiman crocodilus*, conocido también como *Caiman sclerops*, uno de los cocodrilos más abundantes y mejor conocidos en América Latina (foto M. A. Staton).

perpendicular y otra paralela a la superficie del agua. La última parece que funciona para la territorialidad y el cortejo porque la cópula sólo se ha observado después de esta exhibición.

Los períodos de anidación varían. Por ejemplo, Chirivi-Gallego (1973) observó la puesta de huevos hacia el final de la época seca; Staton y Dixon (1977) encontraron nidadas al comienzo de la estación lluviosa. Se conoce poco sobre el anidado en las áreas de aguas permanentes.

El nido es un montículo de los materiales disponibles en el área circundante, tales como zacate, hojas, ramitas y tierra. Puede estar en terrenos inundados (los huevos sobre el nivel del agua), a la orilla del agua o a 200 m o más del agua más cercana. En un estudio realizado por Staton y Dixon (1977) los nidos tenían un promedio de 117 cm de largo, 104 cm de ancho y 44 cm de alto. Afuera del nido, la humedad y la temperatura alcanzan niveles que serían letales para el desarrollo de los embriones, pero, dentro de la cámara de los huevos, las condiciones varían poco. Staton y Dixon (1977) informan de valores promedio de 90.5% de humedad relativa y 29.9°C adentro de la cámara.

La puesta de los huevos comienza de 2 a 6 días después del inicio de la construcción del nido. La hembra más pequeña que se registró poniendo huevos medía 108 cm de longitud total (Chirivi-Gallego 1973). Aunque se cree que existe una correlación entre el tamaño de la hembra y el tamaño de la nidada o el tamaño de los huevos, esto no se ha probado. El tamaño de los huevos puestos en un período de anidación de tres meses en los llanos venezolanos durante 1973 varió con la fecha de la puesta (los huevos mayores generalmente producían más temprano). En ese estudio (Staton y Dixon 1977) los huevos tenían un promedio de 63.8 mm de largo, 40.7 mm de ancho y 59.9 g de peso. Suponiendo que los huevos mayores (y, por lo tanto, las crías mayores) representan una ventaja en el primer año de vida de los caimanes jóvenes, parece más acertado un mecanismo para la selección natural de los individuos más aptos.

La incubación dura de 73 a 75 días (Alvarez del Toro 1974; Staton y Dixon 1977). Las crías tienen un promedio de 41 g de peso y 21 cm de longitud total. La vocalización de los juveniles dentro de los huevos atrae a los adultos y los estimula a abrir el nido y liberar a las crías. Mientras que Staton y Dixon (1977) informan sólo de la presencia de la hembra cuando emergen las crías, Alvarez del Toro (1974) vio a padres de ambos sexos participar en la abertura del nido y la transferencia de las crías al agua más cercana.

La protección del nido y de los juveniles parece relacionarse con las oportunidades de supervivencia del caimán adulto. Durante la severa estación seca en los llanos venezolanos, el cuidado pos-natal duró cuatro meses como máximo, después del cual las hembras abandonaron a las crías para buscar aguas más permanentes. Los juveniles pueden mantenerse juntos cerca del área del nido hasta los 18 meses (Gorzula 1978).

Las tasas de crecimiento varían con la disponibilidad de alimento. Por ejemplo, Gorzula (1978) observó que a algunos individuos les tomó 6 años para alcanzar 1 m de longitud en algunas partes de los llanos de Venezuela; en

otras áreas o en cautiverio, esta longitud se puede alcanzar en 3 años (Blohm 1973; obs. pers.). Además, Gorzula, observó un crecimiento más rápido durante los años más húmedos en los llanos (acompañados por una mayor productividad y disponibilidad de alimentos).

Los posibles depredadores de las crías y juveniles de *Caiman crocodilus* son las garzas de cuello blanco, los galanes sin ventura, las cigüeñas del bosque, cigüeñas maguari, garzas comunes, añingas, anacondas, mapaches y posiblemente zorros. Los huevos son depredados por los zorros, las lagartijas tejú y por el hombre. También se ha observado el canibalismo (v. g., Staton y Dixon 1978). Durante la fase de anidación y durante los primeros años de vida la mortalidad es alta.

Los alimentos varían según el tamaño y la oportunidad.

Las crías y los juveniles se alimentan principalmente de insectos acuáticos. Los más viejos subsisten principalmente de una dieta de peces y anfibios, y han comido como carroña a monos congo, capibaras, armadillos y aves grandes (Staton y Dixon 1978).

Con frecuencia, los caimanes se asolean en las riberas de los riachuelos y estanques. La cantidad y temperatura del agua, la distancia del agua, la sombra disponible y la hora del día son importantes cuando se determina la cantidad de tiempo que pasan asoleándose, a la sombra o en el agua. La temperatura corporal tiene un promedio de 30°C (Staton y Dixon 1978). Se sabe que algunos individuos entran en letargo (Medem 1958) durante la época seca en algunas partes de su ámbito geográfico.

Alvarez del Toro, M. 1974. *Los crocodylia de México*. Mexico: Instituto Mexicano Recursos Naturales Renovables, A. C.

Blohm, T. 1973. Conveniencia de criar crocodilidos en Venezuela con fines económicos y para prevenir su extinción. Proc. Simposio Intl. sobre Fauna Silvestre y Pesca Fluvial y Lacustre Amazónica, Manaus, Brasil.

Chirivi-Gallego, H. 1973. Contribución al conocimiento de la babilla o yacare tinga (*Caiman crocodilus*) con notas acerca de su manejo y de otras especies de Crocodylia neotropicales. Proc Simposio Intl. sobre Fauna Silvestre y Pesca Fluvial y Lacustre Amazonica, Manaus, Brasil.

Gorzula, S. 1978. An ecological study of *Caiman crocodilus crocodilus* inhabiting savanna lagoons in the Venezuela llanos. *Oecologia* 35:21-34.

Medem, F. 1958. El conocimiento actual sobre la distribución geográfica y ecológica de los crocodylia en Colombia. *Rev. Univ. Nac. Colombia* 23:37-57.

———. 1960. Datos zoo-geográficos y ecológicos sobre los crocodylia y testudinata de los ríos Amazonas, Putumayo y Caqueta. *Caldasia* 8:341-51.

———. 1962. La distribución geográfica y ecológica de los crocodylia y testudinata en el departamento de Chocó. *Rev. Acad. Colombiana Cienc. Ex., Fis., Naturales* 11:279-303.

Staton, M., and Dixon, J. R. 1977. Breeding biology of the spectacled caiman, *Caiman crocodilus crocodilus*, in the Venezuelan llanos. *U.S.D.I. Fish Wildl. Serv. Wildl. Res. Rep.* 5:1-21.

———. 1978. Studies on the dry season biology of *Caiman crocodilus crocodilus* from the Venezuelan llanos. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 35 (1975):237-65.

Centrolenella fleischmanni (Ranita de Vidrio, Glass Frog)

R. W. McDiarmid

El género de ranas *Centrolenella* consta de cerca de sesenta y cinco especies que se encuentran en los bosques húmedos tropicales del Nuevo Mundo, desde el sur de México hasta Bolivia, Paraguay y el norte de Argentina. Junto con *Centrolene geckoideum*, constituyen la familia Centrolenidae, y son endémicas neotropicales, y al igual que las dendrobátidas, son componentes importantes en la mayoría de las asociaciones del bosque muy húmedo. No se comprenden muy bien las relaciones de la familia pero la mayoría de los herpetólogos las colocarían junto con Hylidae o con Leptodactylidae.

En Costa Rica hay trece especies de *Centrolenella*. Sus relaciones sistemáticas y sus distribuciones fueron estudiadas por Starrett y Savage (1973), quienes elaboraron una clave para las especies costarricenses.

Las ranas centrolénidas generalmente son especies arbóreas verdes y pequeñas que se encuentran en la vegetación en los riachuelos, desde el nivel del mar hasta alturas de casi 3.800 m. En muchas especies se puede ver las vísceras y el corazón a través de la piel, dando origen al nombre de "ranita de vidrio". Todas las especies sobre las que hay datos disponibles depositan sus huevos en las partes superiores e inferiores de las hojas que cuelgan sobre los arroyos (McDiarmid 1975, aunque hay errores en el encabezado de las figuras). Ocasionalmente algunas especies adhieren sus huevos al musgo en las ramas. Los huevos están rodeados por una masa gelatinosa y pueden ser depositados en la superficie superior de la hoja, cerca del ápice o en la superficie inferior. Los que se depositan en la parte superior de la hoja generalmente son oscuros (negros o pardos), constan de una sola capa y tienen poca gelatina protectora. Los depositados cerca del ápice de la hoja pueden ser oscuros o claros y generalmente se hinchan con el agua, aumentando de dos a cuatro veces su volumen total. Como resultado, quedan en suspensión formando un ápice escurrente en la hoja. Los huevos puestos debajo de las hojas son blancos o verde pálido y tienen menos gelatina que el tipo del ápice escurrente. Los huevos sin pigmento, que se exponen directamente a la luz del sol, sufren de una alta mortalidad (McDiarmid, inédito). Esto ayuda a explicar la naturaleza pigmentada de la mayoría de las nidadas colocadas en el haz de las hojas. Además, el gran volumen de gelatina de color claro, asociado al tipo de ápice escurrente, probablemente sirva de capa protectora para prevenir anomalías en el desarrollo.

Los huevos se desarrollan en las hojas colgantes por períodos que varían de 8 a 20 o más días. La longitud del desarrollo del huevo en la hoja no es sino un reflejo de las condiciones climáticas locales y no una variación en el período de desarrollo. A menudo, las masas de huevos se desarrollan hasta cierto punto y luego las crías emergen durante las lluvias fuertes. Esta forma facultativa de emerger sirve para aumentar la probabilidad de que los renacuajos alcancen el agua cuando caen de la hoja. También puede hacer que los pequeños renacuajos sean menos visibles a los peces del arroyo, ya que, a menudo, el agua se encuentra turbia durante una lluvia fuerte. Los renacuajos que caen al agua, sin asociarse al disturbio de las gotas de lluvia sobre la superficie, son consumidos rápidamente por los peces.

Después de un tiempo los renacuajos se tornan de color rojo vivo y se entierran en la hojarasca en descomposición y en el detrito acumulado en las partes más tranquilas del arroyo. Aparentemente, el color brillante es el resultado de una extensiva red de capilares superficiales y probablemente se asocia con la respiración cutánea en este ambiente de poco oxígeno. Rara vez se ve a los renacuajos y, por lo tanto, sus colores brillantes no constituyen una ventaja para el depredador. Se desconoce la duración de la vida larval pero los renacuajos criados en el laboratorio duran varios meses en alcanzar el tamaño apropiado para la metamorfosis (McDiarmid, inédito). Conforme se acercan a la metamorfosis, empiezan a tomar la coloración característica del adulto.

Los machos adultos muestran una territorialidad en diferentes grados, según la especie, y las densidades locales. En la mayoría de las especies la vocalización funciona para separar a los machos, y para atraer a las hembras. Se ha observado que, durante las interacciones entre machos la tasa de repetición de las notas aumenta tres o cuatro veces (McDiarmid, inédito). Cuando las interacciones vocales no pueden dispersar a los machos potencialmente intrusos, con frecuencia, los residentes recurren a la defensa física. Este contacto y defensa entre machos ha sido descrito para *C. fleischmanni* y *C. valerioi* (McDiarmid y Adler, 1974). Los machos individuales pueden procrear varias veces en un período corto; no se sabe nada acerca de la periodicidad en la reproducción femenina.

El cuidado paterno es otro aspecto interesante en el comportamiento reproductivo de algunas especies de *Centrolenella*. En el grupo de *C. fleischmanni* hay un etoclinio entre aquellas especies que carecen del cuidado paterno y aquellas con cuidado paterno. En las especies con cuidado paterno, los machos participan en el cuidado y vigilancia de los huevos. En una comparación de dos especies, *C. colymbiphyllum* y *C. valerioi*, McDiarmid (1978) atribuyó la mayor supervivencia de las crías individuales masculinas de *C. valerioi* al esmero de los machos que pasan 24 horas con su nidada en comparación con los machos de *C. colymbiphyllum* que dejan su nidada sin cuidar durante el día. La depredación por cazadores visuales y en especial por las avispas, explica muchas de las diferencias entre las dos especies en cuanto a la supervivencia de los huevos y de las larvas que no emergen del huevo.

También la coloración dorsal de estas dos especies subraya las diferencias en el comportamiento paterno. En general, *C. colymbiphyllum* es verde uniforme con pequeños puntos amarillos. *C. valerioi* tiene un patrón verde reticulado sobre un fondo amarillento. Durante el día, un macho *C. valerioi* vigilante tiene una apariencia asombrosamente similar a sus nidadas. McDiarmid (1978) sugirió que la coloración dorsal de *C. valerioi* evolucionó en respuesta al cuidado diurno de sus nidadas como respuesta a los depredadores diurnos que utilizan la caza visual. *C. colymbiphyllum* no se asemeja a sus nidadas, tiene el comportamiento diurno más típico de las ranas y "duerme" en la vegetación circundante. Conforme oscurece, el macho regresa al sitio de los huevos y reasume el canto.

Los machos de *Centrolenella fleischmanni* muestran variables grados de fidelidad a sus sitios de canto y se han observado en algunas ocasiones en su grupo de huevos varias o cerca de éste, noches después de depositados. Villa (1977) estudió una asociación interesante entre *C. fleischmanni* y una *Drosophila* depredadora. En algunas ocasiones, la depredación por la larva de la mosca puede resultar en una mortalidad muy alta para los huevos de *C. fleischmanni*. Se necesita más investigación sobre las respuestas en el comportamiento y la evolución de los machos *C. fleischmanni* a la depredación de los huevos y en especial, a la depredación por las moscas.

- McDiarmid, R. W. 1975. Glass frog romance along a tropical stream. *Terra Los Angeles County Mus.* 13:14-18.
- . 1978. Evolution of parental care in frogs. In *The development of behavior: Comparative and evolutionary aspects*, ed. G. M. Burghardt and M. Bekoff, pp. 127-47. New York: Garland STPM Press.
- McDiarmid, R. W., and Adler, K. 1974. Notes on territorial and vocal behavior of Neotropical frogs of the genus *Centrolenella*. *Herpetologica* 30:75-78.
- Starrett, P. H., and Savage, J. M. 1973. The systematic status and distribution of Costa Rican glass-frogs, genus *Centrolenella* (family Centrolenidae), with description of a new species. *Bull. Southern California Acad. Sci.* 72:57-78.
- Villa, J. 1977. A symbiotic relationship between frog (Amphibia, Anura, Centrolenidae) and fly larvae (Drosophilidae). *J. Herp.* 11:317-22.

***Chelonia mydas* (Tortuga, Tortuga Blanca, Green Turtle)**

A. Carr

Las tortugas marinas del mundo (fig. 8.11, 8.19) pertenecen a cinco géneros, todos presentes en Costa Rica. Tres de ellos *Chelonia* (tortuga verde), *Eretmochelys* (carey) y *Dermochelys* (baula)—se encuentran tanto en la costa del Pacífico como en la del Caribe. *Lepidochelys* (la

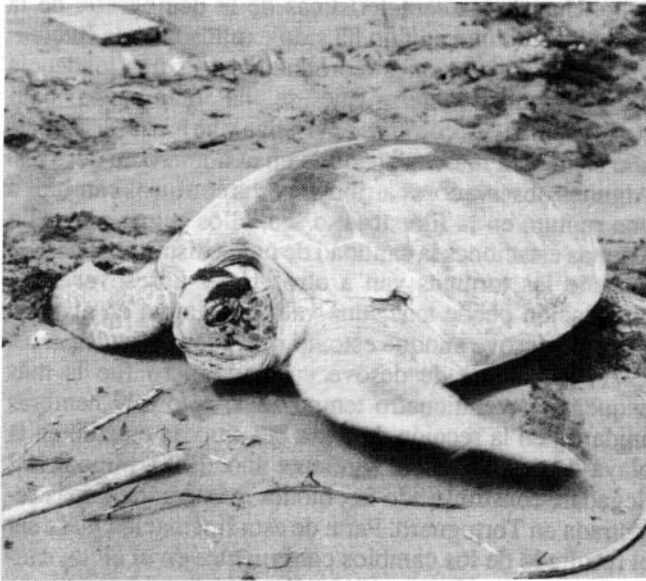


Fig. 8.11 *Chelonia mydas*: Hembra adulta deambulante por la plaza. Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica (foto A. Carr).

lora) forma enormes agregaciones de reproducción," arribadas", en algunas playas del Pacífico pero se desconoce en las costas del Caribe. La cabezona (*Caretta*) es una visitante de la costa del Caribe que no se reproduce en Costa Rica y aunque es probable que se desvíe hacia las costas del Pacífico, aún no se ha informado de su presencia ahí.

La taxonomía de las tortugas marinas existentes se encuentra en un estado elemental. *Caretta*, *Dermochelys* y *Lepidochelys* cada una por separado parece ser un conjunto circuntropical de formas parcialmente aisladas pero integradas. *Lepidochelys kempi* del Atlántico oeste, restringida al Golfo de México y a la costa atlántica de los Estados Unidos, es específicamente distinta a *L. olivacea* que se extiende ampliamente en el Indo-Pacífico, en el oeste de África y a lo largo de la costa atlántica de Sur América. La única especie de cualquiera de los géneros de tortugas marinas específicamente localizada, es la australiana *Chelonia depressa*, que se extiende a lo largo de la costa de Queensland y a través del estrecho de Torres hasta la parte más septentrional del oeste australiano. Para el resto, *Chelonia* es un enredo taxonómico y afortunadamente Costa Rica aloja las dos formas terminales bien diferenciadas pertenecientes a un lazo de razas alrededor del mundo que constituyen la desesperación de los taxónomos y los zoogeógrafos.

Chelonia se identifica fácilmente por las diferencias en la conformación y las escamas. En el carapacho hay cuatro pares de láminas laterales como en la tortuga de carey y sólo hay un par de prefrontales cortos y elongados entre los ojos en la parte superior de la cabeza, en lugar de dos pares como en la carey. Las aletas delanteras son muy largas y la cabeza es corta y redondeada —y no angosta y con una mandíbula de ave como en la carey. El promedio de la longitud total de la concha es alrededor de 100 cm para la forma caribeña; la población del Pacífico es un poco más

pequeña. La característica más obvia para separar los adultos de *C. agassizi* del Pacífico y *C. mydas* es la tendencia melanística de la primera, en donde la concha y las partes suaves superiores, a menudo, son negrooscuro y la pigmentación negra le da al peto una tonalidad azulada. El peto de la *C. mydas* caribeña es uniformemente color limón blancuzco, las partes suaves superiores son grises y el caparazón es color aceituna o amarillento, a veces rayado o manchado. Otro rasgo que es variable pero útil para distinguir a *C. mydas* de *C. agassizi* es la silueta de los caparazones. La concha de *C. agassizi* es más profunda y con inclinaciones menos pronunciadas que aquella de *C. mydas*, que generalmente es más baja y más uniformemente curvada. Si las tortugas verdes sólo existieran en Costa Rica, las formas del Atlántico y del Pacífico podrían identificarse fácilmente con claves zoológicas y no habría duda que serían especies separadas. Como se presenta la situación, uno debe decidirse si llamar a la tortuga "verde" negra del Pacífico *C. agassizi* o *C. mydas agassizi* porque si se inspecciona toda la serie de poblaciones circuntropicales desde Puntarenas a Tortuguero se observaría que las características distintivas se traslapan en formas confusas.

En el Caribe sólo hay dos agregaciones reproductivas grandes de *Chelonia*. Una está en las islas Aves, a 160 km de Monserrat y la otra en Tortuguero, Costa Rica. Las tortugas verdes de la costa brasileña se reproducen principalmente en la isla de Ascensión en el centro del Atlántico ecuatorial y en la costa de Surinam. Las colonias más pequeñas anidan en otros lados y el desove aislado ocurre a lo largo de las costas adecuadas, siendo la Florida el límite norte.

Excepto por algunas observaciones de Cornelius (1976) se conoce poco sobre la ecología de reproducción de la población de *Chelonia* del Pacífico de Costa Rica. La recuperación de marchamos sugiere que hay algún intercambio con el linaje de las islas Galápagos (B. Pritchard, com. pers.).

La población que anida en Tortuguero, 80 km al norte de Puerto Limón en la costa del Caribe, ha estado bajo observación continua desde 1955. En ese tiempo se comenzó un programa de marcado, que se reanuda cada temporada. La recuperación de marchamos en la playa de desove y a varias distancias de ella muestran una serie de características en el ciclo de vida (Carr, Carr y Meylan, 1978).

La temporada de desove se extiende desde principios de julio hasta octubre con el apogeo alrededor de la segunda mitad de agosto. Los registros indican que una hembra puede salir a la misma playa a ovipositar, de una a siete veces durante la temporada, con un promedio de dos o tres veces. Meylan (1978) indicó que entre las salidas para desovar, las hembras permanecen en la vecindad de la playa de desove, yendo y viniendo a lo largo de la costa entre la desembocadura de los ríos limitantes sin irse muy lejos mar adentro.

De más de diecisiete mil tortugas marcadas en Tortuguero no se ha informado de ninguna desovando en otra playa. Esto sugiere con firmeza que definitivamente las tortugas adultas regresan a su costa natal para la repro-

ducción; pero esto no se puede probar por la dificultad de marcar a las crías en alguna forma duradera. Sin embargo, una vez que una hembra comienza su régimen reproductivo, fielmente regresa a la costa de 35 km de ancho de Tortuguero. Además, de esta tendencia de regresar a Costa Rica y de buscar la sección entre Parismina y la desembocadura del río Tortuguero, estadísticamente se puede demostrar que las hembras tienden a desovar cerca del lugar de sus anteriores nidos. Schulz (1975) encontró que la colonia de Surinam es un poco menos tenaz en cuanto a sitios, aunque tienen una clara tendencia a regresar a las pequeñas secciones de los 48 km de sección de la costa donde se realiza el marcado.

El comportamiento de anidación de todas las tortugas marinas, aunque asombrosamente similar, no es idéntico. La anidación de la población de Tortuguero fue descrito por Carr y Ogren (1960).

No se ha encontrado ninguna población de tortugas marinas compuesta por hembras que anidan cada año, aunque se ha determinado tentativamente la periodicidad remigratoria de la colonia costarricense. De unas mil cuatrocientas remigraciones registradas en Tortuguero, sólo seis ocurrieron después de un año de ausencia. El período más constante es de tres años, luego dos años y cuatro años. Los intervalos pueden ser más largos pero no pueden detectarse con claridad por la posibilidad de no registrarse las arribadas. Una tortuga no se encuentra sujeta a un ritmo remigratorio constante. En una estación puede regresar después de una ausencia de dos años, la próxima vez luego de tres años, después de dos años otra vez y seguir así. No se comprende ni la falta de los períodos anuales de remigración, ni las causas que modulan la prolongación del período; que quizás pueden reflejar, cuando menos en parte, las condiciones ecológicas en el hábitat de forrajeo o a lo largo de las rutas migratorias hasta el sitio de anidación. La búsqueda de los factores involucrados es necesaria para la futura investigación sobre las tortugas marinas.

La tortuga verde de Costa Rica es un buen ejemplar para esa investigación ya que los sitios de desove y de forrajeo son conocidos. La devolución de marchamos muestra que aunque algunas tortugas migran a Tortuguero procedentes de todo el Caribe occidental, la mayoría de las de Tortuguero van al área de la Costa de los Mosquitos en Nicaragua, adonde terminan de desovar. La Costa de los Mosquitos está cubierta por grandes áreas de espermatófitos submarinos, haciendo de ella uno de los mejores sitios en el mundo para la alimentación de *Chelonia*. Desde los tiempos primitivos, los indios miskitos han explotado a la colonia de tortugas y durante el siglo pasado la mayoría de las tortugas verdes que entró en el mercado de Estados Unidos eran llevadas de esa área vía Gran Caimán. Nietschman (1979) describió la fuerte interacción entre los indios y las tortugas verdes de la Mosquitia. Mortimer (1976) acaba de terminar un estudio de los hábitos alimenticios de la colonia. Bjorndal (1979) estudió la ecología de nutrición y entre otras cosas encontró que pueden digerir la celulosa tan eficientemente como el ganado.

Una de las características de la demografía de la tortuga verde que aún no ha sido explicada es la fluctuación de las poblaciones reproductivas. Es una tendencia mundial—dondequiera que se ha mantenido bajo observación a las colonias en desove y se ha observado de año en año un marcado cambio en el número de desoves. Algunos observadores atribuyen esos confusos cambios a una ruptura en la filopatría; o sea, ellos sugieren que en algunas estaciones la cantidad de nidos disminuye porque ese año las tortugas van a otros lados a desovar. Esta explicación puede tener una validez relativa en algunos sitios de desove aunque esto no rige para Costa Rica. En 1979, la colonia de desove en Tortuguero fue la más pequeña en veinticuatro temporadas; sólo 429 hembras anidaron en la sección de 8 km del sitio de estudio en la playa de desove. En el siguiente año, 1980, hubo 3.192 llegadas, constituyendo la colonia más grande jamás registrada en Tortuguero. Parte de esta fluctuación pudo ser el resultado de los cambios congruentes en el ciclo, causando que muchas tortugas lleguen temprano o que prolonguen su ausencia, que normalmente hubiera terminado la temporada anterior. Sin embargo, la fuerza aumentada de las recientes cúspides sugiere que por la protección que la colonia ha recibido en los últimos veinte años en Costa Rica y en los últimos cinco años en Nicaragua, pudo haberse dado un pequeño aumento real en la población total.

Aún quedan brechas importantes en lo que se conoce sobre la ecología de la tortuga verde. El ciclo de vida comprende una serie de cambios periódicos en el hábitat y en el desarrollo y, aparte de lo que revelan los marchamos, no se ha aprendido mucho acerca de los hábitos del animal. Cuando eclosionan las tortugas pequeñas, nadan mar adentro y se pierden de vista durante aproximadamente un año. Probablemente algunas lleguen a las praderas de sargazo pero se desconoce si esto es generalizado o cuanto tiempo permanecen allí (Carr y Meylan 1983). Cuando pesan como 0,5 kg empiezan a reaparecer en las aguas cercanas a la orilla y van de una localidad a otra conforme aumentan de tamaño, lo que trae cambios en los hábitos alimenticios. Cuando pesan cerca de 40 kg las tortugas verdes del Caribe residen en las planicies de hierbas o cerca de éstas. Al alcanzar los 60 kg comienzan el régimen de la reproducción migratoria.

De las mayores lagunas en el conocimiento de la biología de la tortuga verde, es nuestra ignorancia del "año perdido" en la ecología de las crías; las rutas y los mecanismos que guían los viajes migratorios; la edad a la que alcanzan la madurez sexual y su duración. El cortejo, el apareo y la ecología tanto de los machos como de las hembras en el hábitat de interanidaje también requieren más atención. Estos vacíos no sólo son científicamente desanimadores sino que también atrasan los esfuerzos por dar a la especie la protección necesaria si se quiere controlar la constante disminución en la mayoría de sus poblaciones.

- Bjorndal, K. A. 1979. Cellulose digestion and volatile fatty acid production in the green turtle, *Chelonia mydas*. *Comp. Biochem. Physiol.* 63A:127-33.
- Carr, A. F.; Carr, M. H.; and Meylan, A. B. 1978. The ecology and migrations of sea turtles. 7. The West Caribbean green turtle colony. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 162:1-46.
- Carr, A. F., and Meylan, A. B. 1983. Evidence of passive migration of green turtle hatchlings in Sargassum. *Copeia*, in press.
- Carr, A. F., and Ogren, L. 1960. The ecology and migrations of sea turtles. 4. The green turtle in the Caribbean Sea. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 121:1-48.
- Cornelius, S. E. 1976. Marine turtle nesting activity at Playa Naranjo, Costa Rica. *Brenesia* 8:1-27.
- Meylan, A. B. 1978. The behavioral ecology of the West Caribbean green turtle (*Chelonia mydas*) in the inter-nesting habitat. M.S. thesis, University of Florida.
- Mortimer, J. A. 1976. Observations on the feeding ecology of the green turtle, *Chelonia mydas*, in the western Caribbean. M.S. thesis, University of Florida.
- Nietschmann, B. 1979. Ecological change, inflation, and migration in the far western Caribbean. *Geograph. Rev.* 69:1-24.
- Schulz, J. P. 1975. Sea turtles nesting in Surinam. *Zool. Verhand., Rijksmuseum Nat. Hist. Leiden* 143: 1-144.

***Clelia clelia* (Zopilota, Musaraña)**

N.J. Scott

Clelia clelia (Colubridae) se encuentra en las tierras bajas tropicales del Sur de México y de Centro y Sur América. En Costa Rica se la encuentra en todas las tierras bajas excepto en las más secas. Una especie muy similar pero más pequeña (*C. scytalina*) se puede encontrar en mayores elevaciones. Los adultos son serpientes grandes (hasta 2,5 m), fuertes, negras o grises que generalmente se alimentan de noche. Los juveniles son rojo brillante con la cabeza negra y el cuello amarillo pero cuando la serpiente alcanza 1 m de longitud el rojo y el blanco, en su mayoría, han sido oscurecidos por el pigmento negro.

La zopilota, por lo general, se alimenta de otras serpientes, incluso de la mortal terciopelo (*Bothrops asper*), aunque a veces come lagartijas grandes y mamíferos. En Brasil, durante la década de 1930, se inició una campaña para criar estas serpientes y soltarlas como agentes de control de las víboras. El proyecto terminó pronto ya que era poco práctico pero tal vez, los campesinos de Latinoamérica conocen y aprecian a *Clelia* más que a cualquier otra especie de serpiente.

Clelia es una de las pocas serpientes que poseen colmillos acanalados que se asocian con las glándulas de veneno en la parte posterior de la mandíbula superior pero que también sofocan a sus presas. Los colmillos y el veneno se emplean para la alimentación pero nunca he sabido de un ejemplar que muerda en su defensa. Los problemas de sostener a las presas fuertes y resbaladizas,

mientras se mastica y se permite que actúe el veneno de acción lenta, probablemente fueron las fuerzas evolutivas que seleccionaron a la poco común combinación de constricción y envenenamiento.

***Conophis lineatus* (Guarda Camino)**

N. J. Scott

Conophis (Colubridae) es un género de tamaño medio (hasta 125 cm) de la forma corredora de serpientes endémicas en las tierras bajas y secas de Centro América. A estas serpientes se las encuentra durante el día en el piso del bosque, debajo de la vegetación en diferentes etapas de crecimiento secundario, en potreros descubiertos y a lo largo de los caminos. Como lo indica su nombre, la cabeza tiene forma cónica y se diferencia poco del cuerpo. *Conophis lineatus* (fig. 8.12) es una de las dos especies de *Conophis* de Costa Rica y abunda en el noroeste seco y en el Valle Central; también se le encuentra en la vegetación de crecimiento secundario del Parque Nacional Corcovado (D.H. Janzen, com. pers.). Esta rápida serpiente rayada muerde ferozmente cuando se le agarra. Los colmillos largos en la parte trasera de la mandíbula superior cortan la piel de la presa o del agresor e introducen un veneno fuerte. Su mordedura produce dolor, hinchazón local y hematoma y el suero chorrea desde las cortadas; los síntomas pueden persistir hasta por dos días (Johanbocke 1974; Wellman 1963). La herida puede sangrar por más de una hora, sugiriendo que el veneno tiene una acción anticoagulante (D.H. Janzen, com. pers.). Su mordedura es para los humanos, más venenosa que la de cualquier otra serpiente costarricense excepto las corales, las víboras y las serpientes marinas.



Fig.8.12 *Conophis lineatus*: adulto de 56 cm longitud total encontrado en vegetación herbácea a la orilla de un camino. Parque Nacional Santa Rosa, diciembre de 1979 (foto D. H. Janzen).

Se puede encontrar a esta especie al mediodía cuando forrajea activamente en busca de lagartijas (especialmente *Cnemidophorus*) en el suelo y huevos de las aves que anidan en el suelo, como el cuclillo de tierra y las palomas. Las rayas longitudinales gris blancuzcas contra el fondo oscuro pardo grisáceo se entremezclan bien con el mantillo. En cautiverio *Conophis* también come ranas, pequeños mamíferos y serpientes (Wellman 1963; obs. pers.).

Johanbocke, M. M. 1974. Effects of a bite from *Conophis lineatus* (Squamata: Colubridae). *Bull. Phil. Herp. Soc.* 22:39.

Wellman, J. 1963. A revision of snakes of the genus *Conophis* (family Colubridae) from Middle America. *Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 15:251-95.

Crotalus durissus (Cascabel, Tropical Rattle Snake)

N.J. Scott

Esta especie (Crotalidae) (fig. 8.13) y sus parientes cercanos son las únicas cascabeles de la América tropical. El patrón de color de este grupo se caracteriza por un par de rayas longitudinales en el cuello que dan paso a diamantes en el cuerpo y a una cola oscura, generalmente negra. Su distribución comprende las tierras bajas y secas y elevaciones medias desde el sur de México hasta Brasil y Paraguay con interesantes interrupciones zoogeográficas en Panamá y en el norte de Brasil (Hoge 1966; Klauber 1972). En Costa Rica, se le encuentra en los campos abiertos y en los bosques de las partes secas del noroeste y en otras áreas residuales del Valle Central (Taylor *et al.* 1974; Picado T. 1976). Esta es una serpiente grande que crece hasta 1,8 m, principalmente con una dieta de mamíferos y (en Costa Rica) de grandes lagartijas (Picado T. 1976). Como todas las cascabeles, es vivípara. En el Parque Nacional Santa Rosa, las crías aparecen al comienzo de la estación lluviosa (D. H. Janzen, com. pers.)

La cascabel tropical produce un veneno poderoso con un componente neurotóxico más fuerte que, por lo general, producen las cascabeles norteamericanas (Klauber 1972). March (1928) describe vivamente la ceguera, la parálisis y la sofocación que típicamente se suscitan en las personas mordidas por cascabeles tropicales en Honduras.

Aunque tenga los crócalos bien desarrollados, a menudo, en Centro América esta serpiente no está dispuesta a usarlos. Cuando se la provoca es una serpiente agresiva que levanta la cabeza bien por encima del suelo y a veces hasta ataca (March 1928; Picado T. 1976). Es resistente a su propio veneno (D. H. Janzen, com. pers.).



Fig. 8.13 *Crotalus durissus*: Ejemplar de 2 meses de edad 43 cm. Parque Nacional Santa Rosa, julio de 1980 (foto D. H. Janzen).

Hoge, A. R. 1966. Preliminary account on Neotropical Crotalinae (Serpentes: Viperidae). *Mem. Inst. Butantan* 32(1965):109-84.

Klauber, L. M. 1972. *Rattlesnakes: Their habits, life histories, and influence on mankind*. 2 vols. 2d ed. Berkeley: University of California Press.

March, D. D. H. 1928. 45. Field notes on the Neotropical rattlesnake (*Crotalus terrificus*). *Bull. Antivenin Inst. Am.* 2:55-63.

Picado T., C. 1976. *Serpientes venenosas de Costa Rica*. 2d ed. San José: Editorial Universidad de Costa Rica-Editorial Costa Rica.

Taylor, R. T.; Flores, A.; Flores, G.; and Bolaños, R. 1974. Geographical distribution of Viperidae, Elapidae and Hydrophiidae in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 21:383-97.

Ctenosaura similis
(Garrobo, Iguana negra, Ctenosaur)
 H. S. Fitch y Hackforth-Jones

El garrobo (fig. 8.14) es una lagartija iguánida grande que se encuentra desde el sur de México hasta Panamá. En muchas partes de México hay especies alopátricas muy emparentadas. Su carne es comestible y, generalmente, se prefiere a la de la iguana (*Iguana iguana*) y se le acreditan propiedades medicinales, en especial en la cura de la impotencia. Cada año se venden miles de garrobos en los mercados de varias docenas de ciudades centroamericanas y muchos otros son capturados para alimento por los campesinos a lo largo de esta extensión.

Tiene un patrón de color críptico que depende de las variaciones individuales, sexuales y ontogenéticas y es posible un cambio bastante rápido por medio del aclaramiento o el oscurecimiento, de acuerdo con la temperatura y con su actividad. Los adultos están marcados por bandas anchas y oscuras pobremente definidas (generalmente cuatro en el cuerpo) sobre un color amarillo terroso (fig. 8.14 b). Las bandas tienden a estar separadas por áreas más claras en la mitad del dorso. En las extremidades tienen bandas similares y la cola es amarillo pálido. La superficie dorsal puede tener manchas rojas opacas o anaranjadas, especialmente en la época de la reproducción. Las escamas del cuerpo son finas y granulares, pero en los machos viejos hay una cresta dorsal de escamas agrandadas, de hasta 12 mm, en forma de hoz y en las hembras son mucho más cortas y aplanadas. La cola tiene espirales de escamas grandes y espinosas que sirven de arma para la defensa. En la garganta hay un doblez de piel transversal. De 893 adultos, los machos tenían una longitud hocico-año promedio de 345 mm (239-489) y las hembras de 276 mm (204-347) con pesos promedio de 1.034 g y 573 g. Los machos tienen la cabeza relativamente más ancha, una mandíbula de musculatura más fuerte y el hocico más elongado que las hembras. Los dientes pleurodontos del frente son grandes, ligeramente curvados y de forma canina; aquellos en los dos tercios posteriores de la fila de dientes son más pequeños y tricúspides (fig. 8.14 c).

Los garrobos se distinguen fácilmente de las iguanas porque éstas últimas tienen una escama grande en un costado de la cabeza, un poco hacia abajo y hacia atrás del ángulo posterior de la mandíbula inferior; su color es más verde y la cola es más larga y sólo se encuentran en los sitios ribereños más húmedos en los hábitats del bosque perennifolio. En Costa Rica, los garrobos se localizan en los bosques perennifolios y semiperennifolios en las tierras bajas de las provincias de Guanacaste y Puntarenas y en la vegetación a la orilla de la playa en toda la costa del Pacífico, aún en los sitios más húmedos (v. g., el Parque Nacional Corcovado). Como se menciona más adelante, generalmente se asocian en la mayoría de su extensión, a los hábitats más secos, a los bosques chaparros y a los matorrales. Sin embargo, en la provincia de Guanacaste, en aquellas áreas donde aún quedan bosques considerables

(v. g., en el parque Nacional Santa Rosa), aún los adultos son bastante arbóreos y también terrestres; pasan la noche en huecos de árboles hasta a 20 m sobre el suelo, suben a forrajear hasta las copas más frágiles y cuando se les persigue pueden subir igualmente a un árbol como correr por el suelo.

Los garrobos adultos son heliotérmicos. Sólo emergen de su refugio para asolearse y no permanecen mucho tiempo fuera cuando el cielo está nublado. Prefieren una temperatura corporal de 36 a 37°C, la que mantienen por el comportamiento de termorregulación. Cuando salen, pasan asoleándose la mayor parte del tiempo, y a tempera-

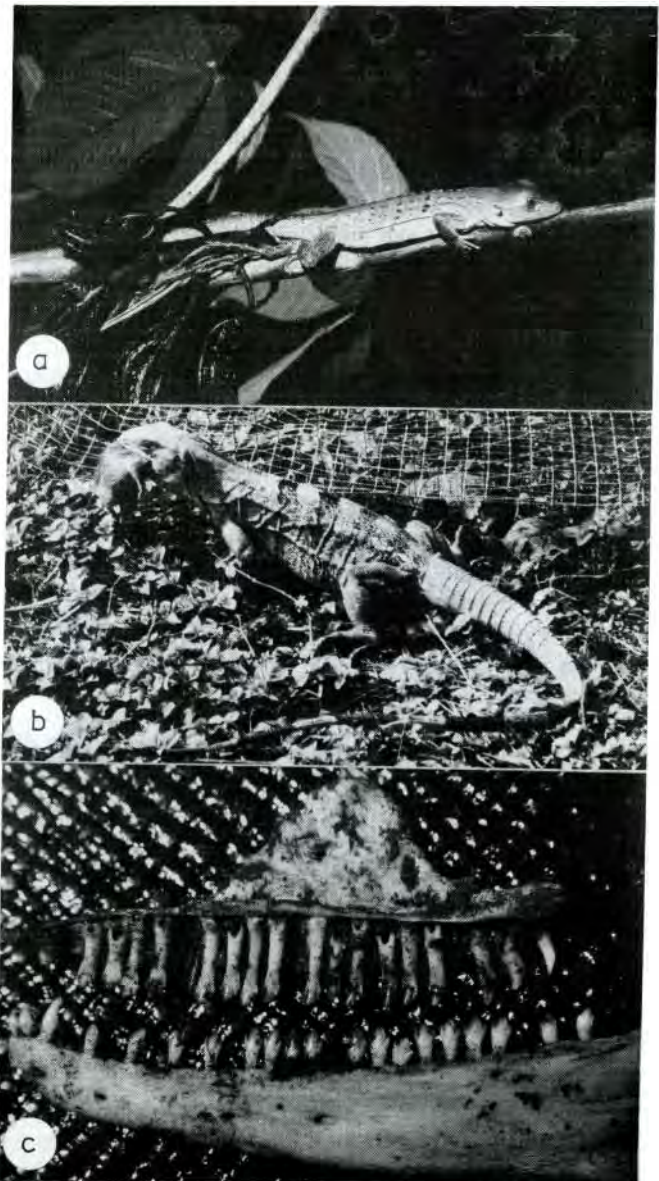


Fig. 8.14 *Ctenosaura similis*: a) Lagartija de 1 mes de edad, de 6 cm del hocico al año, dormida sobre la vegetación de noche. b) Ejemplar de feraz 3 años de edad de 32 cm de longitud que acaba de capturar un ratón *Sigmodon hispidus* de 90 g. c) Arriba vista interior de la mandíbula superior de un adulto, el hocico está a la derecha; abajo, vista exterior de la mandíbula inferior de un adulto, el hocico está hacia la izquierda. Parque Nacional Santa Rosa, junio de 1980 (fotos D. H. Janzen).

turas relativamente bajas se extienden sobre la superficie más asoleada. Al calentarse adoptan sucesivas posturas de espaldas al sol, alzando la cabeza, alzando las extremidades posteriores y orientando el cuerpo erecto contra un objeto de apoyo que los proteja del sol, excepto por la cabeza o los miembros anteriores.

Los garrobos se adaptan con facilidad y se encuentran en hábitats muy variados como los márgenes de un bosque pluvial basal, lotes vacíos y jardines en las ciudades, cementerios y a las orillas de los caminos a lo largo de terrenos cultivados. El hábitat preferido es una arboleda xérica abierta, especialmente donde hay rocas y piedras sobresalientes o abundante madera con troncos y ramas desgajadas y huecas. Cada lagartija centra su actividad en un refugio que, a menudo, es una madriguera en el suelo pero también puede ser la cavidad de un árbol o incluso un poste de cerca hueco. Las lagartijas excavan sus propias madrigueras. Son excavadoras fuertes y se ayudan con sus fuertes garras curvadas. A menudo, las madrigueras están debajo de piedras o de raíces de árboles, protegidas de los depredadores excavadores. Una madriguera bien ubicada puede durar muchos años y puede ser utilizada por una sucesión de individuos. Por lo general las madrigueras tienen la base plana, más anchas que altas y arqueadas hacia arriba. Son lo suficientemente anchas para que las lagartijas se den vuelta. Los túneles son serpenteantes y algunos se ramifican. Algunos no tienen más de 1 m de longitud. Algunas madrigueras están alejadas del centro de actividad del garrobo y se usan para escapar en emergencias aunque no se ocupan con regularidad. Las madrigueras ofrecen un refugio a muchas otras clases de animales, incluyendo mamíferos, serpientes, otras lagartijas y varios invertebrados. Necesitan una percha elevada cerca del refugio para asolearse y exhibirse. El radio típico de actividad de este animal es de cerca de 22 m pero los adultos se extienden más ampliamente que las crías y los machos aún más que las hembras.

Los garrobos son territoriales y cada individuo defiende su refugio, su percha y las áreas adyacentes. Sin embargo, la defensa, por lo general, no abarca la totalidad de su territorio. La agresividad dentro del territorio varía de acuerdo con la estación y está mucho más desarrollada en los machos que en las hembras. En el primer año, las crías muestran agresión mutua y un espaciamiento territorial, pero no retan a los adultos. Entre el macho y la hembra puede haber una asociación amistosa como en los consortes, compartiendo el refugio y la percha. Estas asociaciones son efímeras y, por lo general, después de algunos días el macho se aparta para buscar a otra hembra, pues normalmente hay varias dentro de su territorio. A densidades altas de población hay mucho traslape de áreas, y muchos individuos subordinados que no defienden el territorio, excepto contra opositores más pequeños y más débiles y prevalece una especie de jerarquía social. La verdadera pelea es poco frecuente. El despliegue estereotipado de la agitación sirve para preservar la tenencia territorial y para amenazar a los presuntos rivales y es

específico para la especie, pero bastante típico de iguánidos en general. Consiste en diez o doce elevaciones de la cabeza con tasas y amplitudes cambiantes. La primera agitación se hace despacio; la cabeza se alza a la máxima altura posible y luego es bajada más rápidamente y hay varias agitaciones más bajas y más rápidas seguidas por varias sacudidas rápidas de la cabeza, cortas y hacia arriba.

Los garrobos son principalmente vegetarianos. En la estación lluviosa, cuando abunda la vegetación suculenta, el alimento es fácil de obtener y como las lagartijas no son muy selectivas, recortan la vegetación baja. Pueden dañar los cultivos, como los frijoles, en sus primeras etapas de desarrollo. En la estación seca, cuando escasea el alimento, los árboles con flores y frutos se convierten en recursos importantes y los garrobos pueden emprender viajes bastante largos en busca de estos árboles y varios se pueden reunir en el mismo árbol para alimentarse. Entre otros, las flores de *Tabebuia rosea* y *T. ochracea* y las frutas de *Spondias purpurea* son alimentos importantes en la estación seca. En general, la vegetación que consumen es tierna y nutritiva, poco fibrosa y alta en proteínas. Algunas veces los garrobos son depredadores y se les ha registrado alimentándose de un murciélago molésido, de roedores (*Oryzomys*, *Sigmodon*, *Scotinomys*), de lagartijas (escincelas, *Cnemidophorus*, *Sceloporus*) y de huevos de lagartija, de ranas, de polluelos y de otras aves pequeñas y de una variedad de insectos y arañas. Además se ha encontrado que algunos adultos contienen huevos de su propia especie en el tracto digestivo y una vez se encontró la cola de un garrobo inmaduro, lo que sugiere que existe el canibalismo. Las crías consumen una alta proporción de comida animal y se ha encontrado a algunos con el estómago lleno de insectos como grillos, pero aún las crías recién salidas del huevo consumen algo de materia vegetal.

Generalmente los garrobos alcanzan la madurez sexual al final de su segundo año, con una longitud hocico-ano un poco mayor a 200 mm. Hay una nidada anual única y cada hembra produce huevos. Esta es una de las lagartijas más productivas. El tamaño de la nidada (de 12 a 88 huevos) está muy relacionado con el tamaño del cuerpo y con la edad. Las hembras primerizas del segundo año tienen un promedio de veintidós huevos por nidada y las más grandes, un promedio de setenta. En un muestreo al azar, las nidadas promediaron cuarenta y tres huevos en sesenta y nueve hembras. El apareamiento puede comenzar en diciembre y extenderse a todo el mes de enero y parte de febrero. En esta época del año, predominan los depósitos de grasa abdominal en ambos sexos y por lo general, en una hembra reproductiva, constituyen el 6 ó 7% de su peso.

Los huevos ocupan gran parte de la cavidad del cuerpo y las hembras se alimentan poco o nada durante las últimas etapas del desarrollo interno de los huevos, que son depositados en madrigueras en los lugares abiertos y asoleados; hasta cinco hembras pueden desovar en el mismo sistema de madrigueras, pero con cada nidada

dentro de una cámara separada o bolsa ancha con tierra fina y húmeda como medio de incubación. La longitud total de tres madrigueras fue de 11 a 22 m de longitud total con túneles de 0,20 a 0,36 m debajo de la superficie, serpenteando en un complejo patrón de curvas y pasadizos sin salida.

La ovulación se concentra como a la mitad de febrero y la puesta de los huevos ocurre como 5 semanas después. Los huevos en el oviducto promediaron como 22% (16 a 40%) del peso total de la hembra.

La eclosión ocurre desde abril hasta julio y en el noroeste de Costa Rica se concentra en mayo, después del inicio de las primeras lluvias fuertes. Las crías tienen como 48 a 58 cm de longitud, del hocico al ano, y pesan de 3,5 a 4,5 g. Difieren notablemente en apariencia y comportamiento con los adultos. A veces, cuando menos en algunos lugares, las crías son amarillo pálido con marcas crípticas de reticulaciones pardo oscuras. Al principio corren por el suelo en los lugares abiertos y son livianos y delgados, excesivamente activos, rápidos y alerta. Son mucho más delgados que los adultos, con la cabeza corta y la cola atenuada (220% de longitud hocico-ano vs. 150% en los adultos más grandes). Son nómadas y dependen de la velocidad y la agilidad para escapar del peligro y no de refugios específicos. Al parecer algunos son verde brillante cuando eclosionan y los individuos de color amarillento pronto se vuelven verdes, armonizando con la vegetación que brota al comienzo de la época lluviosa. Estos juveniles verde brillante adoptan hábitos trepadores y generalmente se suben a los árboles bajos y los arbustos (fig. 8.14 a). Son mucho menos peleadores que los adultos y generalmente uno se les puede acercar hasta unos pocos metros. Los depredadores, incluyendo a varias serpientes grandes (principalmente *Trimorphodon biscutatus*), halcones, urracas y probablemente algunos carnívoros pequeños, como zorrillos y mapaches reducen rápidamente su densidad. Al principio, el crecimiento es rápido, con un incremento diario de hasta 0,6 mm pero se reduce hasta la mitad, antes de terminar el primer año. Aproximadamente a los cuatro meses las crías han duplicado la longitud que tenían cuando eclosionaron y cuando alcanzan la adolescencia, al final del segundo año, ya su tamaño se ha cuadruplicado. Aún entonces tienen menos de la mitad de la máxima longitud hocico-ano de los adultos. Aunque, se desconoce su longevidad, parece que los adultos pueden sobrevivir por muchos años, creciendo continua y lentamente durante todo este tiempo.

Fitch, H. S., and Henderson, R. W. 1978. Ecology and exploitation of *Ctenosaura similis*. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 51:483–500.

Rand, A. S. 1978. Reptilian arboreal folivores. In *The ecology of arboreal folivores*, ed. G. G. Montgomery, pp. 115–22. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

Dendrobates granuliferus y *Dendrobates pumilio* (Ranita Roja, Rana Venenosa, Poison Dart Frogs)

M. L. Crump

Dendrobates granuliferus y *Dendrobates pumilio* son ranas rojas pequeñas y diurnas de la familia *Dendrobatiidae* de distribución geográfica alopátrica. *Dendrobates granuliferus* está confinada a Costa Rica donde se le halla desde el nivel del mar hasta 700 m en los bosques de las tierras bajas de la región de Golfo Dulce, en la costa del Pacífico (Silverstone 1975). Hay poblaciones de *D. pumilio* desde el nivel del mar hasta 960 m; estas especies se encuentran en los bosques de las tierras bajas en la vertiente del Caribe en Centro América, desde el norte de Nicaragua, a través de Costa Rica hasta el oeste de Panamá (Silverstone 1975). *Dendrobates sauratus*, una rana negra y verde brillante, es común en el piso del bosque en el Parque Nacional Corcovado.

Estas dos especies aquí descritas están muy emparentadas y pertenecen al "grupo pumilio" según Silverstone (1975).

Aunque ambas especies tienen el dorso rojo, se distinguen únicamente por la textura de la piel y por el color del vientre y de las extremidades posteriores. *Dendrobates granuliferus* es un poco más pequeña (con una longitud hocico-ano de 24 mm en los adultos) con el dorso liso o ligeramente rojo granulado; el patrón del dorso es muy variable geográficamente, algunos individuos son uniformemente rojos y otros tienen puntos o manchas negras. Las extremidades y el vientre de *D. pumilio* son rojas



Fig. 8.15 *Dendrobates auratus*: Adulto joven (negro con marcas verdes brillantes), sobre láminas de zacate. Agosto de 1980, Sirena, Parque Nacional Corcovado, península de Osa, Costa Rica (foto D. H. Janzen). Esta rana es similar en vida a *Dendrobates granuliferus* y *D. pumilio*.

o parcial o totalmente azules o negras. En ambas especies, el macho tiene un saco vocal gular pigmentado oscuro mientras que la garganta de la hembra es roja.

El nombre vulgar de estas ranas es “rana venenosa” o “rana de los dardos envenenados”. El nombre deriva del hecho que los indios Chocó del oeste de Colombia usan los venenosos alcaloides segregados por sus glándulas dérmicas para envenenar sus dardos, aunque no se ha documentado a *D. granuliferus* ni a *D. pumilio* como utilizados para este fin; sus toxinas son mucho menos potentes que las de *Phyllobates*, el género empleado por los indios Chocó (Myers, Daly y Malkin 1978). Sobre una discusión de la composición química de estas toxinas dérmicas se puede consultar a Myers y Daly (1976). La combinación de los colores brillantes y la toxicidad de la piel de los dendrobátidos sugiere que estas ranas son ejemplos clásicos de la coloración aposemática.

Una de las explicaciones de estas adaptaciones es la de la estrategia de forrajeo. La mayoría de las especies se alimentan especialmente de hormigas y de termitas, ya que estas presas son pequeñas, las ranas deben invertir mucho tiempo y energía en el forrajeo, y se encuentran potencialmente expuestas a una alta presión depredadora. Por lo tanto, la piel tóxica y la coloración de alerta pudieron haber evolucionado como un mecanismo de defensa.

Las vocalizaciones de *D. granuliferus* y de *D. pumilio* son muy similares y han sido descritas como “zumbidos parecidos a insectos” y “chirridos similares a insectos” (Savage 1968). Ver a Myers y Daly (1976) sobre un análisis extensivo de los espectrogramas de las dos especies. Tanto Goodman (1971) como Crump (1972) han estudiado la vocalización de *D. granuliferus* en la Península de Osa y encontraron que los machos cantan durante el día desde sitios a 0,1 hasta 2 m sobre el suelo—troncos de árboles, ramas, tallos, tocones y hojas. Probablemente, los sitios elevados permiten que el canto sea escuchado a distancias mayores. Cuando cantan los machos, alzan la porción anterior del cuerpo y sostienen los miembros anteriores casi verticalmente. Crump (1972) encontró que en diecisiete machos cantando, la distancia menor a que se encontraban los vecinos era de 3,1 a 4,8 m; la mayoría de los machos cantó consistentemente durante los cinco días de las observaciones, desde un mismo sitio y defendieron sus territorios de canto por medio de una combinación de combates físicos y vocalizaciones. El comportamiento agresivo incluye tanto el agarrarse de estómago a estómago y asirse como en amplexo (tanto por las ingles como por las axilas); durante muchos de los encuentros, las ranas emiten una llamada esporádica murmurante. La vocalización del macho también se usa para atraer a las hembras y juega un papel integral en la secuencia del apareo, donde el macho canta y conduce a la hembra a un sitio apropiado para la oviposición (Crump 1972). La vocalización también se ha estudiado en *D. pumilio* (Bunnell 1973), quien informó que los machos se distribuyen uniformemente en un hábitat apropiado a una distancia de 2 ó 3 m entre sí. Los sitios de canto individuales permanecieron constantes cuando menos por una semana y se mantuvieron por vocalizaciones. La llamada sirve como mecanismo efectivo

de advertencia (p. 397), ya que los individuos responden a los machos intrusos cambiando la proporción y el patrón temporal de su propio canto. Como en *D. granuliferus* el macho de *D. pumilio* refuerza la defensa del territorio por medio del ataque y el combate físico. Bunnell no notó ninguna diferencia entre la vocalización cuando una hembra se aproxima a un macho y el canto territorial.

La reproducción de *Dendrobates* comprende la postura de los huevos en lugares húmedos en la tierra, con el subsiguiente transporte de los renacuajos hasta el agua en el dorso de un adulto. El amplexo está ausente en todos los miembros del género estudiados hasta el momento. Crump (1972) observó la oviposición de *D. granuliferus* en la Península de Osa; una vez que el macho atrae con el canto a la hembra, se adelanta buscando un sitio apropiado para la oviposición y ella lo sigue. Cuando ella se queda rezagada, él se detiene y la llama con suavidad, esperando a que ella lo alcance. El comportamiento táctil del cortejo consiste en que la hembra frota, con su cabeza, la cabeza y la barbilla del macho. Eventualmente las dos ranas se posicionan vientre con vientre. Se supone que mientras la hembra suelta los huevos, el macho suelta el esperma. El tamaño de las nidadas de cuatro parejas observadas en el campo varió de tres a cuatro huevos ($\bar{x} = 3.5$). Sólo se tienen informes de hembras transportando a los renacuajos (Wells 1977). El cortejo y el apareamiento en *D. pumilio* son similares a los de *D. granuliferus* pero con menos interacciones táctiles. Limerick (1980) relató las primeras observaciones de cortejo y postura en *D. pumilio* en Finca La Selva en la Provincia de Heredia. Las hembras se aproximan a los machos, que están llamando y los siguen hasta los sitios apropiados para la postura, generalmente en el suelo entre el mantillo. El macho deposita el esperma en una hoja y después de que se va del sitio, la hembra deposita los huevos en el mismo lugar. El tamaño de la nidada varía de tres a cinco huevos ($\bar{x} = 3.5$, $N = 11$). Siete días después de la puesta, Limerick observó a una hembra recoger un único renacuajo y llevarlo posiblemente al agua para su desarrollo. Tanto los machos como las hembras en cautiverio llevan a los renacuajos al agua (Wells 1977, según S. Rand. com. pers.; Crump, obs. pers.). El tamaño de las nidadas de las parejas en cautiverio varía de seis a dieciséis huevos (Oertter 1953).

Recientemente, se hizo un descubrimiento fascinante sobre el comportamiento reproductivo de *D. pumilio* en cautiverio. Weygold (1980) informó que además de cuidar los huevos y transportar las larvas al agua, la hembra cuida los renacuajos y les suministra nutritivos huevos sin fertilizar. Conforme la hembra se aproxima a una bromelia llena de agua, el renacuajo señala su presencia con la cola rígida, haciéndola vibrar rápidamente, produciendo en el agua movimientos circulares conspicuos. Entonces la hembra deposita un huevo sin fertilizar que el renacuajo come, haciéndole un hueco a la cápsula de gelatina y chupando el contenido. La hembra da al renacuajo de siete a once huevos en intervalos de 1 a 9 días. Este es el *único* caso documentado donde, regularmente, un vertebrado produce huevos nutritivos y los lleva a su descendencia de

vida libre. Este comportamiento fue confirmado en Panamá con otro informe sobre *D. pumilio* (Graeff y Schulte 1980). Aún no está muy documentado este comportamiento entre los dendrobátidos o entre los anuros en general. Necesitamos informes de campo *mucho* más detallados sobre el cortejo y el comportamiento o cuidado paterno en las ranas venenosas.

- Bunnell, P. 1973. Vocalizations in the territorial behavior of the frog *Dendrobates pumilio*. *Copeia* 1973:277–84.
- Crump, M. L. 1972. Territoriality and mating behavior in *Dendrobates granuliferus* (Anura: Dendrobatidae). *Herpetologica* 28:195–98.
- Goodman, D. E. 1971. Territorial behavior in a Neotropical frog, *Dendrobates granuliferus*. *Copeia* 1971: 365–70.
- Graeff, D., and Schulte, R. 1980. Neue Erkenntnisse zur Brutbiologie von *Dendrobates pumilio*. *Herpetofauna* 2:17–22.
- Limerick, S. 1980. Courtship behavior and oviposition of the poison-arrow frog *Dendrobates pumilio*. *Herpetologica* 26:69–71.
- Myers, C. W., and Daly, J. W. 1976. Preliminary evaluation of skin toxins and vocalizations in taxonomic and evolutionary studies of poison-dart frogs (Dendrobatidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 157:175–262.
- Myers, C. W.; Daly, J. W.; and Malkin, B. 1978. A dangerously toxic new frog (*Phylloabtes*) used by Embera Indians of western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 161:307–66.
- Oertter, J. 1953. Nochmals *Dendrobates typographicus*: Das Erdbeerfröschen. *Aquar. Terrar. Z.* 6:260–62.
- Savage, J. M. 1968. The dendrobatid frogs of Central America. *Copeia* 1968:745–76.
- Silverstone, P. A. 1975. A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Dendrobates* Wagler. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County Sci. Bull.* 21:1–55.
- Wells, K. D. 1977. The courtship of frogs. In *The reproductive biology of amphibians*, ed. D. H. Taylor and S. I. Guttman, pp. 233–62. New York: Plenum.
- Weygoldt, P. 1980. Complex brood care and reproductive behavior in captive poison-arrow frogs, *Dendrobates pumilio* O. Schmidt. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 329–32.

Drymarchon corais (Zopilota, Indigo)

N. J. Scott

Esta especie común se encuentra en los lechos de ríos, pantanos y ciénagas estacionales en las tierras bajas de los trópicos americanos. Hay dos poblaciones separadas que se ubican al este de Texas y en Florida y Georgia. En Costa Rica la especie se puede encontrar casi en cualquier lado por debajo de 1000 m de altura. Esta impresionante serpiente, de color beige a pardo, puede alcanzar una longitud de 4,5 m. Tiene una franja corta y oscura

diagonal y lateral por detrás de la cabeza; es diurna de tipo corredor y caza tanto en tierra como en el agua. También puede subirse a los arbustos bajos.

Probablemente, los hábitos alimenticios de la zopilota sean más católicos que los de cualquier otra serpiente en Costa Rica. Consume todo tipo de vertebrado, incluyendo peces, huevos, pequeñas tortugas, serpientes, lagartijas, ranas, mamíferos y aves. No posee veneno y tampoco estrangula; depende de sus mandíbulas excepcionalmente fuertes para subyugar a sus presas. Por lo general, puede encontrarse adultos grandes tejiendo un patrón cerrado de caza que cubre enteramente el suelo sobre el lecho rocoso de los ríos en el Parque Nacional Santa Rosa. Investigando cada grieta y manteniendo la cabeza cerca del suelo, la serpiente aparenta buscar sus presas por el olfato.

Eleutherodactylus bransfordii (Rana)

N. J. Scott

Eleutherodactylus bransfordii (Leptodactylidae) es una rana pequeña (30 mm máximo) que habita en las ele-



Fig. 8.16 *Drymarchon corais* cuando desaparece entre las sombras en un lecho rocoso de un riachuelo; la porción visible es de 1 m de longitud, el color de la mitad posterior es negro y de la mitad anterior es beige sucio. Marzo de 1980, Río Poza Salada, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

vaciones bajas y medias en los bosques de Costa Rica, Nicaragua y Panamá con una precipitación anual mayor de 1,8 m (Savage y Emerson 1970). En la mayoría de los sitios es el anfibio más común entre el mantillo del bosque (Scott 1976). Parece que forrajea durante el día pero se aparea en la noche (obs. pers.).

Al igual que otros miembros del género, *E. bransfordii* deposita los huevos en la tierra húmeda. Los embriones pasan la etapa de renacuajo dentro del huevo y emergen como pequeñas ranitas.

Se conocen muy pocos detalles sobre la biología de *E. bransfordii*. Limerick (1976) estudió sus hábitos alimenticios y encontró que son depredadoras generalizadas de artrópodos. El 39% de sus artículos alimenticios está compuesto por hormigas y termitas y otro 35% por escarabajos, arañas, homópteros y larvas de insectos. Los colémbolos son comunes en el mantillo aunque estas ranas no los consumen con frecuencia. Esta investigadora encontró que el tamaño de la presa aumenta con el ancho de la mandíbula. Casi nada más se conoce acerca de esta rana, que quizá sea la más común en Costa Rica.

Eleutherodactylus bransfordii es policrómica en cuanto al color, patrón y textura de la piel, lo que ha causado que se le haya descrito de siete maneras diferentes (Savage y Emerson 1970). Al parecer, el polimorfismo es consecuencia de una colección de genes y alelos que producen un número casi infinito de morfotipos. Generalmente, algunos patrones de color y del corrugado de la piel se correlacionan, pero otras características varían independientemente. En cualquier, sitio pueden encontrarse ranas con la mayor cantidad de variaciones posibles en cuanto a las características de la piel y del color.

Savage y Emerson (1970) consideran que esta situación es un ejemplo claro de polimorfismo balanceado. Ellos no pudieron correlacionar las frecuencias mórnicas con alguna variable ambiental. Ambos concluyen que el mosaico de colores y texturas producidas por la hojarasca y por los parches de sol en el piso del bosque seleccionan, efímeramente, una gran variedad de fenotipos dependiendo del microhábitat, de la estación y de muchas otras variables. Obviamente, existe la probabilidad de hacer un estudio experimental a largo plazo que vendría a aclarar este complejo patrón evolutivo.

A mayores elevaciones, *Eleutherodactylus podiciferus* ocupa los mismos hábitats que *E. bransfordii* tiene en las bajuras y también muestra una amplia gama individual similar (D. Robinson, com. pers.).

Limerick, S. 1976. Dietary differences of two sympatric Costa Rican frogs. M.S. thesis, University of Southern California, Los Angeles.

Savage, J. M., and Emerson, S. B. 1970. Central American frogs allied to *Eleutherodactylus bransfordii* (Cope): A problem of polymorphism. *Copeia* 1970: 623-44.

Scott, N. J., Jr. 1976. The abundance and diversity of the herpetofaunas of tropical forest litter. *Biotropica* 8: 41-58.

Eleutherodactylus diastema (Martillito, Tink Frog)

N. J. Scott

En cualquier bosque costarricense a elevaciones bajas y medias, los sonidos más prominentes en una noche húmeda son las agudas llamadas ;*tink!* de *Eleutherodactylus diastema* (Leptodactylidae). A corta distancia, la mera energía de la llamada es el doble de impresionante si luego de una larga y frustrante búsqueda, uno encuentra que el sonido proviene de una pequeña rana de menos de 25 mm de largo. Parece que los machos tienen sitios fijos de llamada escondidos entre las bromelias o en el mantillo debajo de árboles bajos o arbustos del sotobosque. Supuestamente en estas ranas hay una secuencia organizada de llamadas (D. Robinson, com. pers.).

Se conocen pocos detalles de la biología de esta rana común. Taylor (1955) encontró varias masas de huevos en las bromelias y una sola hembra puede depositar hasta diez huevos, cada uno de 4 mm de diámetro. Como en todos los otros miembros del género, las pequeñas ranitas salen directamente de los huevos.

Estas ranas son muy ágiles, a pesar de sus patas cortas (Taylor 1955), y pueden brincar o correr como ratones. En esta especie está presente el polimorfismo del color y del patrón pero, no al grado que alcanzan algunos *Eleutherodactylus* como *E. bransfordii*. *E. diastema* pertenece a un grupo de especies cuya taxonomía todavía es muy confusa.

Taylor, E. H. 1955. Additions to the known herpetological fauna of Costa Rica, with comments on other species. No. II. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 37: 499-575.

Gymnopsis multiplicata, *Dermophis mexicanus* y *Dermophis parviceps* (Soldas, Suelda con Suelda, Dos Cabezas, Caecilians)

M. H. Wake

En Costa Rica hay tres especies de anfibios alargados, sin miembros, sin cola y que construyen madrigueras, las suelda con suelda (Amphibia: Gymnophiona). *Dermophis mexicanus* (fig. 8.17) se encuentra en la vertiente del Atlántico, *D. parviceps*, en las vertientes del Pacífico y del Atlántico hacia el centro y el sur de Costa Rica y *Gymnopsis multiplicata* en todo el país, excepto en las grandes alturas. *Gymnopsis* puede distinguirse externamente de *Dermophis* por la posición del tentáculo; justamente anterior al ojo (en *Dermophis* se encuentra a la mitad entre el ojo y la ventana nasal) y porque sus ojos no son visibles pues están cubiertos por un hueso (en *Dermophis* son estructuras oscuras y diferenciables, cubiertas sólo por piel). *Dermophis mexicanus* se distingue de *D. parviceps* por el tamaño mucho más grande y por el mayor número de dobleces anulares del cuerpo.



Fig. 8.17 *Dermophis mexicanus* de 330 mm de longitud total; cerca de San Marcos, Departamento de San Marcos, Guatemala; en Costa Rica también se encuentran ejemplares típicos de la especie (fot. M. H. Wake).

En Costa Rica, las diferentes especies se distribuyen en las tierras tropicales bajas y de premontano, desde el nivel del mar hasta 1400 m. Se encuentran en las praderas y los bosques debajo de troncos y piedras y, ocasionalmente, debajo de la corteza de los troncos caídos durante la estación seca, enterradas en el suelo, debajo de la hojarasca y de los montones de cáscaras podridas de café, en montones de estiércol y otros hábitats cálidos y húmedos. En la Península de Osa, la recolección durante el día requirió que se recogiera la hojarasca y la tierra entre las gambas de los árboles hasta una profundidad de 45 a 60 cm antes de encontrarlas. Con frecuencia, emergen a la superficie durante una lluvia nocturna, probablemente, para forrajear. En estas condiciones han sido colectadas por herpetólogos de visita en Costa Rica, "recorriendo los caminos" para coleccionar serpientes.

El análisis intestinal de estas especies ha demostrado que su dieta está compuesta por una variedad de invertebrados, incluyendo, por orden de frecuencia, a varias especies de lombrices, termitas, larvas de coleópteros y de hemípteros y ocasionalmente presas mayores como dermápteros y ortópteros de 60 a 80 mm en alguna etapa larval o muda. Hay alguna variación dependiendo de la abundancia local de las presas. Moll y Smith (1967) informaron de una *Dermophis mexicanus* grande (417 mm de longitud total) que en Chiapas se había comido dos lagartijas, una *Ameiva undulata parva* de 56 mm de longitud del hocico al ano y una *Anolis dollfusianus* de 35 mm de longitud del hocico al ano y ellos discutieron si aparentemente este exclusivo registro de presas de vertebrados significaba que las lagartijas estaban muertas cuando se las

comieron. Es probable, aunque no esté demostrado en mis datos, que los individuos de *D. mexicanus* coman pequeñas serpientes como la excavadora *Geophis* que come gusanos y ocurre microsimpátricamente en algunas áreas. La dieta de estas especies está compuesta principalmente por presas excavadoras o que habitan en el suelo. Como otros anfibios, estas especies parecen ser alimentadoras oportunistas, consumiendo la presa de acuerdo con su abundancia y con los animales mayores capaces de consumir presas más grandes pero en menor cantidad. Los principales depredadores de las sueldas con suelda son las serpientes, especialmente las de coral y ocasionalmente las aves.

Gymnopsis y *Dermophis* y las cecilias en general, tienen un número de adaptaciones correlacionadas con los "constreñimientos" morfológicos asociados con la adquisición del hábito excavador. Sus cuerpos son alargados con el ano casi terminal. Se mueven de una forma ondulatoria y nerviosa controlada y modificada por un complejo patrón de contracciones de la pared del cuerpo y de la musculatura vertebral. Se entierran en el suelo con movimientos excavadores y giratorios de la cabeza, trabajando contra la parte posterior del cuerpo parcialmente arrollada y mantenida inmóvil en la tierra para suministrar resistencia. También pueden seguir los canales de las raíces y las rajaduras entre las rocas y los troncos. En estas formas excavadoras, la piel está co-ossificada al cráneo. Como en otros anfibios, la piel contiene numerosas glándulas y algunas secretan un material tóxico para otras especies de vertebrados; obviamente sin embargo, no repele a todos los depredadores potenciales. Otra característica general es que en estas especies sólo se desarrolla el pulmón derecho, que es elongado, similar al de las serpientes.

En *Gymnopsis* y *Dermophis* vivas puede verse operando una estructura exclusiva a las sueldas entre los vertebrados. El par de tentáculos cuya posición ha sido aludida como una característica genéricamente distinguible, son estructuras quimiosensoriales que conducen las partículas del aire al epitelio olfatorio. Continuamente, los animales extienden y retraen los tentáculos para "sentir" el ambiente. Además los tentáculos son movidos y lubricados por músculos, nervios y glándulas asociados a los ojos en todos los otros vertebrados. De particular interés es la modificación evolutiva que resultó en una "nueva" estructura pero, que usó material estructural ya disponible para señalar la biología evolutiva de la dos cabezas.

Se sabe que *Gymnopsis multiplicata* y *Dermophis mexicanus* son vivíparas y se cree que *D. parviceps* también lo es. La transferencia del esperma para la reproducción se efectúa por la inserción de la parte posterior evertida de la cloaca del macho al vientre de la hembra, donde ocurre la fertilización interna. No se conoce nada sobre la selección de la pareja o del cortejo. Los huevos, en desarrollo, se mantienen en los oviductos de la hembra. Los embriones agotan la provisión de vitelo antes de emerger de la membrana del huevo. En ambas especies, esto ocurre cuando alcanzan una longitud total de 10 a 15 mm. Cuando los embriones eclosionan en los oviductos,

comienzan a alimentarse del material secretado por las glándulas del oviducto produciendo un método de alimentación materna no placentaria o viviparidad. Los fetos tienen una dentición específica para la especie, que pierden al nacer y adquieren la dentición monocúspide del adulto, típica en estas especies. Usan los dientes fetales para raspar el forro del oviducto y para estimular la actividad secretora. Los dientes fetales de *G. multiplicata* son biconvexos y cubiertos por una fila de pequeñas puntas de esmalte; aquellos de *D. mexicanus* tienen forma de cuchara con un espigón doble (temprano en el desarrollo) o uno mediano. El tamaño de la camada de *G. multiplicata* es de dos a diez; en *D. mexicanus* es de dos a dieciséis. En *G. multiplicata* las crías nacen con una longitud total de 100 a 120 mm y de 110 a 51 mm en *D. mexicanus*. Las hembras reproductoras generalmente tienen una longitud total de 300 a 400 mm. ¡Más de una docena de crías de 120 mm en una hembra de 350 mm, todas obtienen su nutrición de las secreciones del epitelio del oviducto de la madre, representan una gran demanda fisiológica para la hembra.

Las tres especies de dos cabezas constituyen un elemento biológicamente muy interesante y ecológicamente muy importante en la amplia fauna del suelo y de la hojarasca de Costa Rica. Por los diversos aspectos de su biología son particularmente apropiadas para el estudio por parte de biólogos evolucionistas.

Moll, E. O., and Smith, H. M. 1967. Lizards in the diet of an American caecilian. *Nat. Hist. Misc. Chicago Acad. Sci.* 187:1–2.

Savage, J. M., and Wake, M. H. 1972. Geographic variation and systematics of Middle American caecilians, genera *Dermophis* and *Gymnopsis*. *Copeia* 1972: 680–95.

Taylor, E. H. 1968. *The caecilians of the world: A taxonomic review*. Lawrence: University of Kansas Press.

Wake, M. H. 1977. The reproductive biology of caecilians: An evolutionary perspective. In *The reproductive biology of amphibians*, ed. D. H. Taylor and S. I. Guttman, pp. 73–101. New York: Plenum.

———. 1980. Reproduction, growth, and population structure of the Central American caecilian *Dermophis mexicanus*. *Herpetologica* 35:244–56.

***Hyla boulengeri* (Ranita de Boulenger, Boulenger's Hyla)**

N. J. Scott

Hyla boulengeri (Hylidae) fue escogida como una rana hílida típica, de las que hay cerca de treinta y nueve especies en Costa Rica (Savage y Heyer 1969). Su historia natural sirve como modelo para la mayoría de las especies de la familia.

Las ranas adultas tienen un aspecto bastante extraño (Duellman 1970; Villa 1972), de piel áspera y hocico largo. También son algo aplastadas, lo que les permite penetrar en sus refugios diurnos estrechos en las grietas de

la madera o en las bromelias. Al igual que la mayoría de las hílidas, tienen en los dedos unos discos adhesivos grandes que les permite subir a las hojas y ramas.

La distribución de *H. boulengeri* es la típica para varios anfibios y reptiles de Costa Rica. Su extensión comprende las tierras bajas de Nicaragua, Costa Rica, Panamá y la costa del Pacífico de Colombia y Ecuador (Duellman 1970).

Los machos se congregan en troncos, en árboles pequeños y en arbustos sobre los estanques temporales de poca profundidad. Su llamado es un solo “¡miaw!” como de gato en tono bajo que se repite a intervalos irregulares. Puede encontrarse a los machos llamando en casi todos los meses. Ponen los huevos en masas dentro del agua. Los renacuajos son bastante extraños -con cola y cuerpo cortos y oscuros. Los dentículos orales alrededor del hocico son excepcionalmente largos, curvados y puntiagudos (León 1969). A juzgar por la morfología de los renacuajos, sospecho que se alimentan del nectón de las aguas intermedias. Los adultos son insectívoros.

Duellman, W. E. 1970. The hylid frogs of Middle America. *Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 1:1–753.

León, J. R. 1969. The systematics of the frogs of the *Hyla rubra* group in Middle America. *Pub. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 18:505–45.

Savage, J. M., and Heyer, W. R. 1969. The tree-frogs (family Hylidae) of Costa Rica: Diagnosis and distribution. *Rev. Biol. Trop.* 16:1–127.

Villa, J. 1972. *Anfibios de Nicaragua*. Managua: Institution Geográfico Nacional, Banco Central de Nicaragua.

***Imantodes cenchoa* (Bejuquilla, Chunkheaded Snake)**

N. J. Scott

Imantodes cenchoa (Colubridae, fig. 8.18) es una de las serpientes morfológicamente más extrañas. Esta serpiente, de escamas grandes es muy delgada y mide menos de 1 m de largo. El cuello es especialmente fino pero la cabeza es relativamente ancha y gruesa. El cuerpo está comprimido lateralmente y la fila de escamas mediodorsales se alarga conspicuamente. Las pupilas de sus prominentes ojos son elípticas verticalmente como las de un gato. Estas características bien marcadas son poco comunes en las serpientes, un grupo que generalmente tiende hacia las adaptaciones más sutiles.

Muchas de sus adaptaciones han evolucionado para facilitar la existencia en un hábitat, arbóreo especial—aquel de las ramitas exteriores y las hojas de los arbustos y árboles. En este frágil hábitat la serpiente se alimenta de noche de pequeñas ranas que se posan en las hojas o de las pequeñas lagartijas que duermen en las ramitas. Con las escamas vertebrales agrandadas, el cuerpo, en forma de



Fig. 8.18 *Imantodes cenchoa*: Adulto, Parque Nacional Santa Rosa, julio de 1980 (foto D. H. Janzen).

una viga en I y las modificaciones vertebrales internas, *Imantodes* puede formar un puente de hasta la mitad de su longitud entre los vacíos de la vegetación. El cuello delgado deliberadamente proyecta la cabeza hasta la punta de las ramas y hojas sin asustar a su presa. Durante el día se esconde en las bromelias o en otros refugios en los árboles (Henderson y Nickerson 1976)

Una adaptación menos obvia que se correlaciona con la forma atenuada del cuerpo es el reducido tamaño de la nidada que varió de uno a tres huevos en trece hembras en toda su extensión (Zug, Hedges y Sunkel 1979). Se desconoce si una hembra pone más de una nidada al año. En los ejemplares de América del Sur, se cree que la reproducción se lleva a cabo todo el año, aunque la reproducción por épocas probablemente sea la regla en las áreas en donde hay estaciones secas y lluviosas definidas. Las tasas de crecimiento fueron de 3,5 mm por semana en las serpientes inmaduras.

En Costa Rica hay dos formas de *I. cenchoa*. En los bosques húmedos a elevaciones bajas y medias se encuentra, generalmente en las bromelias, una serpiente relativamente oscura con algunas manchas y escamas vertebrales muy agrandadas. En las tierras bajas secas se encuentra una serpiente pálida muy diferente, con muchas

manchas y con escamas vertebrales sólo ligeramente agrandadas. Esta forma ha sido llamada *I. gemmistratus* pero los dos tipos se entrecruzan en las estrechas zonas de contacto en la vertiente pacífica de la Cordillera de Guanacaste, en el Valle Central y en la región de Parrita, en la costa del Pacífico. *I. cenchoa* se encuentra desde el sur de México hasta Bolivia y Paraguay.

Henderson, R. W., and Nickerson, M. A. 1976. Observations on the behavioral ecology of three species of *Imantodes* (Reptilia, Serpentes, Colubridae). *J. Herp.* 10:205-10.

Taylor, E. H. 1951. A brief review of the snakes of Costa Rica. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 34:1-188.

Zug, G. R.; Hedges, S. B.; and Sunkel, S. 1979. Variation in reproductive parameters of three Neotropical snakes, *Coniophanes fissidens*, *Dipsas catesbyi*, and *Imantodes cenchoa*. *Smithsonian Contrib. Zool.* 300:1-20.

Lepidochelys olivacea (Lora, Carpintera, Pacific Ridley, Sea Turtle) S. E. Cornelius

La lora o carpintera probablemente sea la más abundante de las siete especies de tortugas marinas reconocidas actualmente. Sin embargo, antes de la década actual fueron desconocidas, y, con frecuencia mal identificadas y las menos comprendidas.

La lora se distribuye ampliamente en los mares circuntropicales y parece ser la que más abunda en el Océano Pacífico oriental, extendiéndose desde Chile hasta California. En el Pacífico occidental, se extiende al norte hasta el Japón y el Océano Indico. En el Océano Atlántico, generalmente sólo son conocidas, a lo largo del Golfo de Guinea (Africa) y en el noreste de Suramérica. Las principales playas de desove se encuentran en los estados mexicanos de Jalisco, Guerrero y Oaxaca, en la Península de Nicoya en Costa Rica, en las Guayanas de Suramérica, en el estado de Madrás en la India, en Sri Lanka, Malasia, en la Península Arábiga y en la costa de Eritrea en el Mar Rojo.

La lora y *L. kempi*, su amenazado congénere, del Golfo de México, son las tortugas marinas más pequeñas. Se sabe que las hembras alcanzan la madurez cuando el caparazón tiene una longitud aproximada de 55 cm. Se cree que esto toma de 7 a 9 años en ambos sexos. En el Pacífico de Centro América, las hembras adultas pesan en promedio 40 kg y la longitud de su caparazón es de aproximadamente 63 cm. Las de las Guayanas son considerablemente más grandes. Son escasos los datos acerca de la tasa de crecimiento, pero parece que el caparazón de los juveniles aumenta unos 5 cm al año (Carr y Caldwell 1958).

El género *Lepidochelys* se caracteriza por tener cinco o más pares de escudos costales en el caparazón, cuatro placas inframarginales entre el caparazón y el plastrón y dos pares de escamas prefrontales en la parte



Fig. 8.19 *Lepidochelys olivacea*: a) Arribada de tortugas para anida en playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa. b) Hembra adulta excavando el nido en Playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa (fotos S. E. Cornelius).

superior de la cabeza, entre los ojos. Además, las loras tienen una serie de poros entre los inframarginales, cuya función se desconoce.

Las dos tortugas lora se distinguen una de la otra por la presencia de sólo cinco pares de escudos costales en *L. kempfi*, al contrario de la condición polimórfica en *L. olivacea*. En el Parque Nacional Santa Rosa cerca del 51% de las hembras adultas muestran seis pares. La escudación del resto se distribuye en otros catorce arreglos, cuando menos, con un 13% de estos mostrando cinco pares. La lora tiene un caparazón de color más claro, más alto y relativamente más angosto que *L. kempfi*. También hay algunas diferencias craneales. Algunos investigadores cuestionan si estas diferencias son significativas a nivel de especie.

Aparentemente, las loras prefieren las áreas costeras, pero se les ha observado en grandes grupos en el mar abierto. Deraniyagala (1939) cree que, más que otras, son habitantes del fondo aunque frecuentan las aguas de poca profundidad entre los arrecifes y la línea de la costa en las Islas del Indo Pacífico. De hecho, se conoce muy poco acerca de los hábitos de todas las tortugas marinas cuando están lejos de las playas de desove, donde han sido ampliamente observadas y estudiadas.

No se conocen muy bien los hábitos alimenticios de las loras. Los primeros informes decían que su dieta consistía, principalmente, de vegetación. Considerando las frecuentes observaciones de las loras en el mar abierto y los pocos exámenes superficiales de los contenidos estomacales, parecería probable que el pescado, los molus-

cos, los equinodermos, las medusas y especialmente los cangrejos pelágicos sean artículos alimenticios importantes.

El fenómeno de la nidificación sincronizada en masa, donde varios miles de tortugas emergen juntas, es típico de las loras. Se conocen dos sitios en la costa del Pacífico de Costa Rica donde sucede esta actividad, llamada en América Latina, "arribadas" o "salidas". En Playa Nancite, en el Parque Nacional Santa Rosa, la especie se conoce como "carpintera". Este nombre es usado hacia el sur hasta Playas del Coco. En Playa Ostional, a unos 100 km al sur de Nancite, se le conoce como "lora". En estas playas, ambas de 1.300 m de largo, se ha calculado que hay cerca de 120.000 individuos anidando por períodos de 4 a 8 días, desde julio a diciembre (Hughes y Richard 1974). También hay informes de intentos de desove masivo durante los meses de enero, febrero y marzo en la época seca, con arribadas más pequeñas pero aún impresionantes, en abril, mayo y junio. Parece que la lora tiene una estación de desove excepcionalmente larga, tal vez se extienda durante todo el año, como puede ser el caso de la tortuga verde (*Chelonia mydas*) en el Pacífico Oriental (Cornelius 1975, 1976).

El conocimiento local, a lo largo de su extensión, es sorprendentemente estable. Se supone que las manadas llegan durante el cuarto de luna menguante con vientos fuertes hacia la playa y con la marea alta. Sin embargo, los intentos por relacionar la ocurrencia de las arribadas con parámetros ambientales no han tenido éxito. En dos estudios separados, uno de ellos en estrecha coordinación entre Nancite y Ostional, no se observó ningún factor externo que provocara las emergencias y no hubo ninguna relación entre el tiempo de las arribadas en las dos playas (Hughes y Richard 1974; Robinson y Cornelius, inédito).

En Ostional, las arribadas ocurren a intervalos de aproximadamente dos semanas. Hay períodos similares de inter-arribadas durante julio y agosto en Nancite, pero estos se extienden hasta tres y media o cuatro semanas entre setiembre y noviembre. La naturaleza, poco predecible, de las arribadas y la dificultad de correlacionar su ocurrencia con algún factor ambiental conocido, sugiere que pueden ser provocadas por una feromona (Hughes y Richard 1974).

Cerca de 99 % de las loras que utilizan Playa Nancite durante la estación pico del desove participan en las arribadas. Sin embargo, por lo general, pueden observarse desovadoras solitarias cada noche. Su comportamiento estereotipado está bien documentado. Es común que prefieran una playa bastante nivelada, libre de basura sobre la línea de la marea alta mayor. Cuando desova sola, la lora no es tan selectiva como la tortuga verde, y, sin embargo, un terraplén arenoso muy pronunciado, el límite de vegetación superior de la playa, un estuario o la restricción de la marea temporal o del agua dulce causan, generalmente, que viren en "U" y que regresen súbitamente al mar sin desovar. Durante el trayecto a la parte superior de la playa, remueven la arena con la nariz, dando a entender que el sentido del olfato es importante en el reconocimiento de la playa o en el sitio por seleccionar.

El proceso de desove toma aproximadamente 50 minutos. La mitad de este tiempo es usado en la construcción de la cavidad del nido y en la puesta de los huevos. Básicamente, la cavidad tiene la forma de un frasco con una profundidad de 40 a 50 cm. Cuando las aletas posteriores ya no pueden sacar más arena, comienza la puesta y los huevos caen de uno en uno o a veces, dos o tres simultáneamente. El tamaño promedio de la nidada es de 120 huevos. Después del desove, la tortuga pasa hasta 10 minutos rellenando la cavidad del nido y aplastando firmemente la arena con sus aletas posteriores, esparciendo arena sobre él para disimular su presencia. Después de excavado el nido, la tortuga puede ser interrumpida o alejada del sitio en cualquier etapa del proceso de desove aunque ésta no se verá considerablemente alterada. Es normal que el viaje de regreso al agua sea a la carrera pero, de nuevo, la cabeza se mantiene baja, con el hocico a veces tocando la arena.

Durante las emergencias en masa, el comportamiento de desove se ve un poco alterado. Cada oleada de tortugas emergentes muestra una completa indiferencia a la luz y a otras interrupciones que, generalmente, mandarían a las desovadoras solitarias de vuelta al mar. Las tortugas tampoco se ven desviadas por obstáculos como troncos en la playa, vegetación o infiltraciones estuarinas.

Muchas hembras sanas emergen varias veces, tanto en una sola noche o en dos o tres noches antes de desovar finalmente. Con frecuencia, se ven tortugas con aletas deformadas, amputadas o paralizadas y, por lo tanto, incapaces de anidar con éxito, sobre todo hacia el final de la arribada, lo que dificulta calcular el tamaño de la arribada. Muchas de las últimas tortugas en anidar, excavan en forma inadvertida los huevos depositados anteriormente por otras. Alrededor de un 30% de todos los huevos son destruidos durante la misma arribada o en otra siguiente antes de que transcurran los 50 días de incubación.

Los huevos que se escapan del desentierro relacionado con las arribadas, en algunas playas, están sujetos a grandes pérdidas como resultado de la actividad humana y de los animales domésticos. Los huevos son recogidos por gente del área, tanto para su consumo como para la venta. La demanda popular se basa en la creencia errada de que los huevos de tortuga tienen propiedades afrodisíacas.

En Costa Rica, los depredadores naturales de los huevos incluyen a los coyotes (*Canis latrans*), los mapaches (*Procyon spp.*), las zarigüeyas (*Didelphis marsupialis*) y los pizotes (*Nasua narica*). Los principales depredadores de las tortuguitas recién nacidas, cuando todavía están en la playa, son dos especies de buitres (*Coragyps atratus* y *Cathartes aura*) y dos especies de cangrejos (*Geocarcinus quadratus* y *Ocypode occidentalis*). Las aves tijereta (*Fregata magnificens*) son extremadamente eficientes para atrapar las pequeñas tortuguitas, tanto en la playa abierta como después de que han alcanzado el agua. Cuando están emergiendo las tortuguitas, los tiburones son más activos en la zona del oleaje y es probable que un sinnúmero de otros depredadores acuáticos espere a las tortugas jóvenes e incluso las mis-

mas tortugas. Por ejemplo, se han encontrado crías de tortuga lora en el estómago de las tortugas baula (*Dermochelys coriacea*; Pritchard 1971).

Al igual que con otras tortugas marinas, se conoce muy poco de la historianatural de las loras después de que las crías dejan la playa de desove. Es probable que sean pelágicas y a su vez transportadas por las corrientes hasta tienen por lo menos un año. Sigue siendo un misterio si efectivamente regresan como adultos a la playa natal y cómo logran esto.

La perspectiva de conservación de la tortuga lora no es tan estimulante como implicaría sus impresionantes cantidades en las playas de desove. El mismo comportamiento que hace a esta especie tan impresionante puede contribuir a su disminución. La periódica conglomeración de cientos de miles de tortugas en unas cuantas playas accesibles ha permitido la intensiva explotación humana a lo largo de su extensión. Sólo en 1968, los pescadores mexicanos recolectaron más de un millón de ellas para el comercio del cuero. Desde entonces, las autoridades pesqueras de ese país han establecido un programa de incubación artificial y un sistema de cuotas en un intento por administrar este recurso. Los descensos anuales en el número de hembras que regresan a las principales playas mexicanas no son muy prometedores y estas poblaciones, quizá, ya hayan alcanzado un nivel crítico.

Hasta hace poco, se pensaba que las lora que nidificaban en Costa Rica se encontraban muy seguras, suponiendo que eran distintas a las poblaciones de México. Hacia finales de la década de 1970, se desarrolló en Ecuador la explotación comercial masiva de las tortuga lora que no estaban desovando y los cálculos preliminares indican que esta cosecha anual es aún mayor que la que actualmente existe en México. Se han capturado, cerca de las aguas continentales de Ecuador, tortugas lora marcadas de México y de Costa Rica, lo que sugiere que una porción significativa de la población del Pacífico oriental pasa ahí la temporada cuando no están desovando.

Aunque, en Costa Rica, actualmente, no existe autorización para la pesca organizada de la tortuga lora, tal explotación ha ocurrido y puede volver a desarrollarse si las playas mexicanas son incapaces de abastecer al lucrativo comercio de los productos de tortuga. El desarrollo de la pesquería ecuatoriana confirma la vulnerabilidad de la población que desova en Costa Rica.

- Bustard, R. 1972. *Sea turtles: Their natural history and conservation*. New York: Taplinger.
- Carr, A. F. 1952. *Handbook of the turtles*. Ithaca: Cornell University Press.
- Carr, A. F., and Caldwell, D. K. 1958. The problem of the Atlantic ridley turtle in 1958. *Rev. Biol. Trop.* 6:245-62.
- Cornelius, S. E. 1975. Marine turtle mortalities along the Pacific coast of Costa Rica. *Copeia* 1975:186-87.
- . 1976. Marine turtle nesting activity at Playa Naranjo, Costa Rica. *Brenesia* 8:1-27.
- Deraniyagala, P. E. P. 1939. Tetrapod reptiles of Ceylon. *Columbo Mus. Publ.*, pp. 1-421.

- Hughes, D., and Richard, J. 1974. The nesting of the Pacific ridley turtle (*Lepidochelys olivacea*) on Playa Nancite, Costa Rica. *Mar. Biol.* 24:97-107.
- Marquez, R.; Villanueva, A.; and Peñaflores, C. 1976. Sinopsis de datos biológicos sobre la tortuga golfinia, *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829). INP sinopsis sobre la pesca no. 2, SAST-Tortuga Golfinia 5, 21 (07), 016,01.
- Pritchard, P. C. H. 1969. Sea turtles of the Guianas. *Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci.* 13:85-140.
- . 1971. *The leatherback or leathery turtle Dermochelys coriacea*. IUCN Monograph no. 1. Morges: IUCN.
- Rebel, T. P., ed. 1974. *Sea turtles and the turtle industry of the West Indies, Florida, and the Gulf of Mexico*. Miami: University of Miami Press.
- Richard, J., and Hughes, D. 1972. Some observations of sea turtle nesting activity in Costa Rica. *Mar. Biol.* 16:297-309.

Leptodactylus pentadactylus
(Rana Ternero, Smoky Frog)
 N. J. Scott

Estarana (fig. 8.20), el batracio más grande de Costa Rica, después del Sapo Grande, (*Bufo marinus*), tiene una longitud de, por lo menos, 160 mm (Taylor 1952). Habita en los bosques secos y húmedos de las tierras bajas o intermedias, donde los adultos viven en grietas de las rocas o en madrigueras en el piso del bosque, con frecuencia en hábitats ribereños. Forrajean alrededor de la entrada de la madriguera, que utilizan para escapar de sus enemigos. Se conoce poco sobre los hábitos alimenticios de los adultos aunque son agresivos y pueden comer culebras de hasta 500 mm de largo. Probablemente, sean depredadores importantes de las ranas más pequeñas en el piso del bosque.

Todos los *Leptodactylus* construyen nidos de espuma donde depositan los huevos; los de *L. pentadactylus*

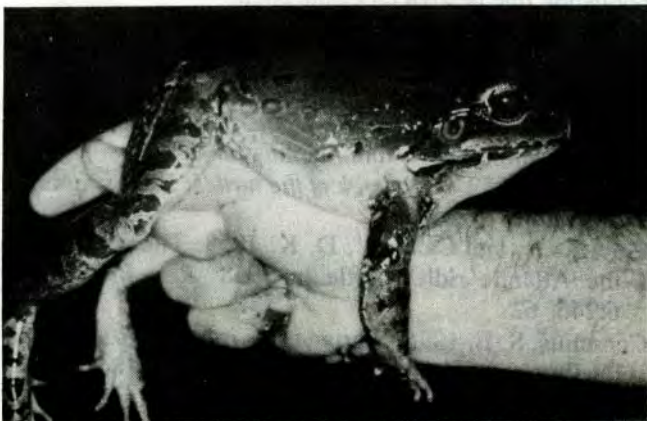


Fig. 8.20 *Leptodactylus pentadactylus*: Adulto. Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (foto G. Stevens).

pueden contener de 2 a 7 litros de espuma y están colocados en hendeduras secas, sobre el lecho de los riachuelos o en otros sitios, que se inundan estacionalmente, o a la par de pequeños charcos efímeros (Breder 1946). Los renacuajos, comparados con siete especies de anuros simpátricos estudiados por Valerio (1971), mostraron la mayor resistencia a la desecación. Son eficientes depredadores de otros renacuajos y de los huevos de otras ranas (Heyer 1970; Heyer, McDiarmid y Wiegmann 1975), pero también pueden crecer y sufrir metamorfosis alimentándose de materias vegetales (Vinton 1951).

En algunas áreas, las ranas adultas emiten chillidos altos, cuando se les captura, que fácilmente atraen a los caimanes (*Caiman crocodilus*, obs. pers.). Parece que las ranas capturadas atraen a los grandes depredadores que a su vez podrían atacar a sus captores.

Los adultos secretan toxinas cutáneas que son bastante irritantes para las membranas mucosas y para las cortadas de la piel (Villa 1969).

La llamada de reproducción es un fuerte "Juróp" repetido cada 5 ó 10 segundos, descrito por Breder (1946), Fouquette (1960), Villa (1969, 1972) y Heyer (1979). Los machos desarrollan fuertes espinas, en los pulgares y en algunas áreas en el pecho, durante la temporada de apareamiento. Al parecer, éstas ayudan al macho a sostener a la hembra durante el amplexo.

- Breder, C. M., Jr. 1946. Amphibians and reptiles of the Río Chucumaque drainage, Darien, Panamá, with notes on their life histories and habits. *Bull. Mus. Nat. Hist.* 86:375-436.
- Fouquette, M. J. 1960. Call structure in frogs of the family Leptodactylidae. *Texas J. Sci.* 12:201-15.
- Heyer, W. R. 1970. Studies on the genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). II. Diagnosis and distribution of the *Leptodactylus* of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 16:171-205.
- . 1979. Systematics of the *pentadactylus* species group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). *Smithsonian Contrib. Zool.* 301:1-43.
- Heyer, W. R.; McDiarmid, R. W.; and Weigmann, D. L. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica* 7:100-111.
- Taylor, E. H. 1952. The frogs and toads of Costa Rica. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 35:577-942.
- Valerio, D. C. 1971. Ability of some tropical tadpoles to survive without water. *Copeia* 1971:364-65.
- Villa, J. 1969. Comportamiento defensivo de la "Rana ternero," *Leptodactylus pentadactylus*. *Rev. Biol. Trop.* 15:323-29.
- . 1972. *Anfibios de Nicaragua*. Managua: Instituto Geográfico Nacional, Banco Central de Nicaragua.
- Vinton, K. W. 1951. Observations on the life history of *Leptodactylus pentadactylus*. *Herpetologica* 7:73-75.

***Leptotyphlops goudotii* (Culebra Gusano, Worm Snake, Blind Snake).**

N. J. Scott

Las serpientes de la familia Leptotyphlopidae tienen ojos rudimentarios que no forman una imagen y que, probablemente, no sean sensibles a la luz. Esta especie se encuentra esparcida en las partes más secas del Neotrópico. En Costa Rica es común en la provincia de Guanacaste, al norte de la provincia de Puntarenas y en el Valle Central. Durante la estación seca, a veces, se encuentra sobre la superficie del suelo, pero por lo general, vive debajo de las rocas y los troncos o en madrigueras más profundas.

No ha habido estudios ecológicos de esta especie, pero se ha estudiado a un congénere suyo (*L. dulcis*) en el suroeste de los Estados Unidos. Esta especie es comensal de las hormigas y las termitas, alimentándose de obreras, larvas, pupas así como de otros artrópodos de cuerpo suave. Aunque, a veces se comen una presa entera, generalmente parece que succionan el contenido del cuerpo, dejando el cascarón vacío (Smith 1957; Reid y Lott 1963; Punzo 1974). Sus mandíbulas son altamente modificadas según sus especializados hábitos alimenticios y contrario a las demás serpientes, tienen dientes sólo en la mandíbula inferior (List 1966).

La especie de los Estados Unidos también ha desarrollado un asombroso patrón de comportamiento que le permite coexistir con sus hospederos. Cuando acaba de introducirse en una colonia de hormigas, generalmente, la serpiente es atacada, entonces eleva las márgenes libres de sus escamas formando una barrera similar a la superficie de un cono de pino y secreta una sustancia repelente. Eventualmente, las hormigas suspenden el ataque conforme la serpiente adquiere el olor de la colonia y las escamas se bajan para formar una superficie corporal lisa y normal y de poca fricción (Gehlbach, Watkins y Reno 1968). La serpiente también puede seguir el rastro de feromonas de las hormigas (Watkins, Gehlbach y Baldrige 1967).

Es probable que la especie costarricense tenga hábitos similares. Ocasionalmente se congregan en pequeñas colonias donde pueden estar acompañadas por otra pequeña serpiente fosorial, *Enulius flavitorques* que se especializa en alimentarse de los huevos de pequeños reptiles.

Gehlbach, F. R.; Watkins, J. F., II; and Reno, H. W. 1968. Blind snake defensive behavior elicited by ant attacks. *Bioscience* 18:784-85.

List, J. C. 1966. Comparative osteology of the snake families Typhlopidae and Leptotyphlopidae. *Illinois Biol. Monogr.* 36:1-112.

Punzo, F. 1974. Comparative analysis of the feeding habits of two species of Arizona blind snakes, *Leptotyphlops h. humilis* and *Leptotyphlops d. dulcis*. *J. Herp.* 8:153-56.

Reid, J. R., and Lott, T. E. 1963. Feeding of *Leptotyphlops dulcis dulcis* (Baird and Girard). *Herpetologica* 19:141-42.

Smith, H. M. 1957. Curious feeding habit of a blind snake, *Leptotyphlops*. *Herpetologica* 13:102.

Watkins, J.; Gehlbach, F.; and Baldrige, R. S. 1967. Ability of the blind snake, *Leptotyphlops dulcis*, to follow pheromone trails of army ants *Neivamyrmex nigrescens* and *N. opacithorax*. *Southwest. Nat.* 12:455-62.

***Micrurus nigrocinctus* (Coral, Coral Snake, Coralillo)**

H. W. Greene y R. L. Seib

En el Nuevo Mundo, hay aproximadamente cincuenta especies de coral extremadamente venenosas (fig. 8.21), distribuidas desde el sureste y el suroeste de los Estados Unidos hasta Argentina (Roze 1967; Peters y Orejas-Miranda 1969). Los tres géneros (*Leptomicrurus*, *Micruroides* y *Micrurus*), tradicionalmente, han sido colocados en la familia Elapidae, junto con las cobras, "kraits" (*Bungarus* sp.), mambas y sus parientes. Sin embargo, los estudios morfológicos recientes (Savitzky 1978) sugieren que estarían mejor colocadas con varios géneros de Colubridae "moderadamente venenosas" de Sur América.

Las serpientes del género *Micrurus* tienen el cuerpo alargado, la cabeza pequeña, la cola corta, quince filas de escamas dorsales lisas y dos escamas en lugar de tres, a cada lado del hocico entre el ojo y el orificio de la nariz. Por lo general, el patrón de colores es de alguna combinación de bandas rojas, negras y amarillas o blancas. La mayoría de las especies, incluyendo a *M. nigrocinctus*, muy rara vez, exceden un metro de longitud total.

Hay cuatro especies de *Micrurus* en Costa Rica (Savage y Vial 1974). *M. mipartitus* es bicolor (negra con anillos blancos, rosados o rojos) y se encuentra en ambos lados de Costa Rica (D. Robinson, com.pers.). Tres especies son de tres colores, por lo menos ventralmente, con un patrón repetido de bandas rojas, amarillas, negras, amarillas, rojas; se les puede distinguir por el arreglo en negro de las escamas de la cabeza. *M. clarki* tiene las parietales (dos grandes escamas del centro y posteriores al ojo) cubiertas por una extensión de la coloración negra de la cabeza: se



Fig. 8.21 *Micrurus nigrocinctus*: Adulto sobre el mantillo del bosque. Llorona Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

le encuentra en Panamá y hay un único ejemplar disponible de una localidad no especificada de Costa Rica. *M. alleni* tiene una extensión lineal del color negro de la cabeza a lo largo de la sutura entre las dos escamas parietales. Los adultos de esta especie de las tierras altas del Pacífico, cerca de la frontera con Panamá, son completamente negros en el dorso pero mantienen el patrón tricolor ventral. Los adultos de *M. alleni* de la vertiente atlántica de Costa Rica son tricolores dorsalmente. *M. nigrocinctus* (fig. 8.21) la serpiente de coral común de Costa Rica, se encuentra en todo el país en elevaciones bajas y medias. En esta especie, la punta negra de la cabeza termina cerca del borde posterior de los ojos y las escamas parietales son principalmente amarillas o blancas.

Como grupo, las corales ocupan una variedad de hábitats en elevaciones medias y bajas, desde los desiertos del suroeste de los Estados Unidos y el norte de México hasta los bosques secos y húmedos de los trópicos (Roze 1967; Savage y Vial 1974). Hay numerosos informes acerca de su actividad diurna y nocturna (Greene y McDiarmid 1981) y se conoce muy poco sobre su biología de poblaciones. Parece que todas las especies ponen huevos y es posible que las hembras cuiden sus nidadas (Campbell 1973). Por lo general, la dieta de las corales consiste en vertebrados alargados, incluyendo a las anguilas simbránquidas, caecilias, lagartijas, anfisbénidos o lagartijas vermiformes y otras serpientes (Alvarez del Toro 1972, Greene 1973a). Las presas específicas registradas para veintiocho *M. nigrocinctus* son una caecilia, dos huevos de reptil, cuatro lagartijas y veintidós serpientes (Schmidt 1932; Swanson 1945; Smith y Grant 1958; Landy *et al.* 1966; Greene 1973a; Seib, inédito). Las presas de serpientes incluían tres *Adelphicos*, cinco *Geophis* y cinco *Ninia*, todas habitantes comunes del mantillo del bosque que se alimentan principalmente de lombrices (Greene 1975; Seib 1978, 1980).

Las observaciones de campo y en el laboratorio de varias especies, incluyendo a *M. nigrocinctus*, demuestran que las corales forrajeaban arrastrándose despacio y asomando la cabeza debajo del mantillo superficial (Greene 1973a); reconocen sus presas por rastros químicos y tal vez visuales, atrapándolas con un rápido movimiento hacia adelante y las sostienen hasta que queden inmóviles. Las serpientes de coral tienen un colmillo hueco en el extremo anterior de cada hueso maxilar que conduce el veneno; los numerosos dientes sólidos en las mandíbulas superior e inferior son usados para sostener y tragar la presa. Generalmente, tragan la presa de cabeza y las escamas traslapantes de los reptiles se usan para localizar el extremo anterior antes de la ingestión (Greene 1976).

Cuando se les molesta, las corales, a menudo, exhiben un espectacular despliegue defensivo, incluyendo algunos o todos los siguientes componentes (Gehlbach 1972; Greene 1973 b): aplanan el cuerpo y lo lanzan para atrás y para adelante con movimientos rápidos e irregulares; esconden la cabeza alternativamente y la oscilan de un lado a otro con la boca abierta y muerde cualquier objeto con que haga contacto; enrollan la cola, elevándola y balanceándola a la vez que descargan el contenido de la

cloaca. Son difíciles de manejar sin peligro debido a sus escamas lisas, a su cabeza pequeña y a su cuello poco evidente. Por lo general, el veneno tiene un efecto neurotóxico en los mamíferos y se ha registrado varios casos fatales en humanos (Minton y Minton 1969). Parece que en algunos casos no se inyecta el veneno (T. Papenfuss, com. pers.), quizá, porque éste se gasta durante el despliegue defensivo, pero aún una pequeña mordida se debería considerar como potencialmente seria.

La posibilidad de que los colores brillantes de *Micrurus* sean aposemáticos y que al parecer algunas especies de colúbridas menos venenosas sean miméticas, ha sido ampliamente discutido, generalmente, con base en suposiciones erróneas (Hecht y Marien 1956; Mertens 1956, 1957; Wickler 1968; Gehlbach 1972; Greene y Pyburn 1973; Grobman 1978). En Costa Rica, el supuesto mimetismo incluye las colúbridas de los siguientes géneros: *Dipsas*, *Erythrolamprus*, *Lampropeltis*, *Leimadophis*, *Oxyrhopus*, *Pliocercus*, *Rhinobothrium*, *Scaphiodontophis*, *Scolecophis*, *Sibon* y *Tanilla* (Savage y Vial 1974); una oruga (*Pseudosphinx tetrio*) y una tortuga (*Rhinoclemmys pulcherrima*) (Janzen 1980). Los estudios recientes permiten llegar a algunas conclusiones: (1) Los patrones de bandas llamativas probablemente sean crípticos en algunos contextos (Thayer 1909; Jackson, Ingram y Campbell 1976; Pough 1977). (2) Las corales venenosas son capaces de matar animales grandes, pero hay varios informes de depredación exitosa sobre *Micrurus* (Smith 1969). (3) El significado de un patrón de bandas llamativas no necesariamente debe ser aprendido por un depredador, y Smith (1975, 1977) demostró la evasión innata de los patrones de las corales por dos especies de aves. (4) Hay una variación geográfica paralela en cuanto al patrón de colores entre varios supuestos modelos y mímicas, aún extendiéndose a variaciones extrañas y altamente localizadas. (5) La mayoría de las colúbridas implicadas en estos supuestos sistemas de mimetismo también son venenosas; tienen una glándula de Duvernoy (Taub 1967) y dientes maxilares posteriores agrandados y a veces acanalados. Entre los géneros centroamericanos se sabe que la mordedura de *Erythrolamprus* produce síntomas de envenenamiento en los humanos (Picado 1931) y una mordedura de una *Pliocercus* provocó un dolor agudo e hinchazón (Seib 1980). En resumen, es muy probable que el patrón de colores de algunas o todas estas serpientes sea aposemático y que exista alguna forma de mimetismo. Se necesitan observaciones de campo adicionales y más estudios experimentales usando depredadores naturales para aclarar la naturaleza exacta de estas relaciones.

El suero antiofídico para *Micrurus* hecho en el Instituto Clodomiro Picado en Costa Rica, no tiene efecto para *Micrurus mipartitus* (D. Robinson, com. pers.).

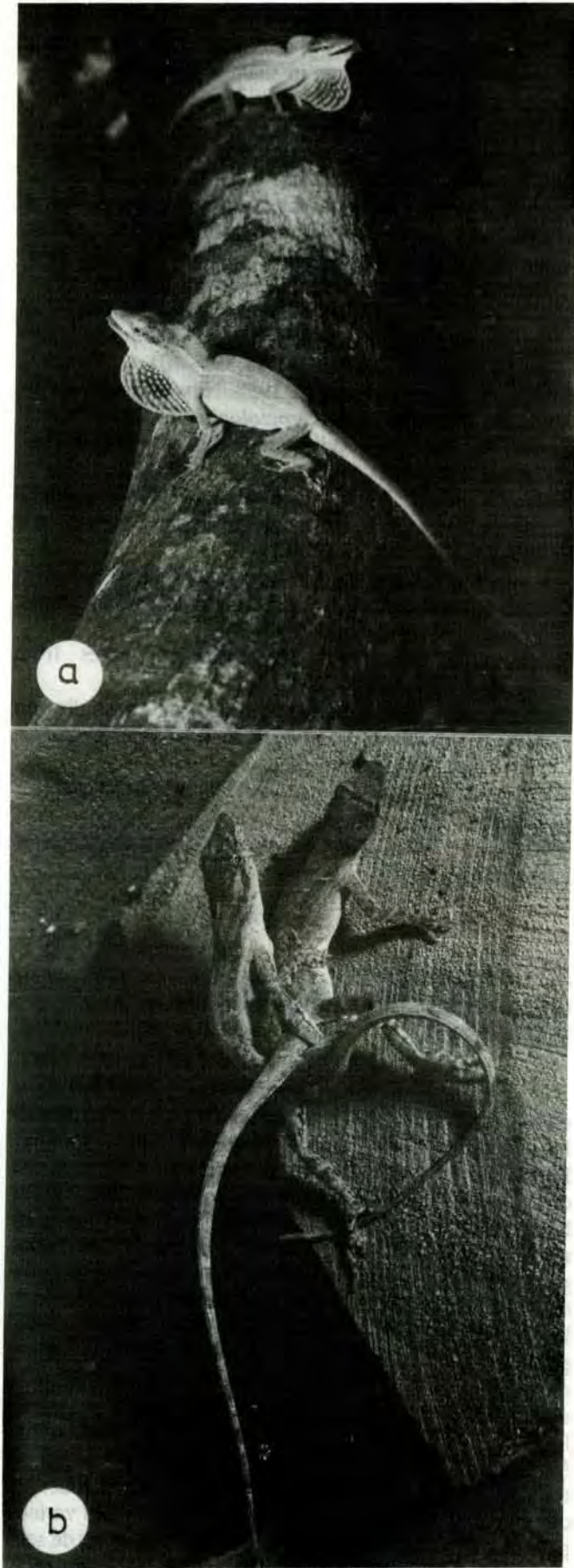
Alvarez del Toro, M. 1972. *Los reptiles de Chiapas*. Tuxtla Gutiérrez: Instituto de Historia Natural de Chiapas.

- Campbell, J. A. 1973. A captive hatching of *Micrurus fulvius tenere* (Serpentes, Elapidae). *J. Herp.* 7: 312–15.
- Gehlbach, F. R. 1972. Coral snake mimicry reconsidered: The strategy of self-mimicry. *Forma et Functio* 5:311–20.
- Greene, H. W. 1973a. The food habits and feeding behavior of New World coral snakes. M.A. thesis, University of Texas at Arlington.
- . 1973b. Defensive tail display in snakes and amphisbaenians. *J. Herp.* 7:143–61.
- . 1975. Ecological observations on the red coffee snake, *Ninia sebae*, in southern Veracruz, Mexico. *Am. Midl. Nat.* 93:478–84.
- . 1976. Scale overlap, a directional sign stimulus for prey ingestion by ophiophagous snakes. *Z. Tierpsychol.* 41:113–20.
- Greene, H. W., and McDiarmid, R. W. 1981. Coral snake mimicry: Does it occur? *Science* 213:1207–12.
- Greene, H. W., and Pyburn, W. F. 1973. Comments on aposematism and mimicry among coral snakes. *Biologist* 55:144–48.
- Grobman, A. B. 1978. An alternative solution to the coral snake mimic problem. *J. Herp.* 12:1–11.
- Hecht, M. K., and Marien, D. 1956. The coral snake mimicry problem: A reinterpretation. *J. Morph.* 98: 335–65.
- Jackson, J. F.; Ingram, W., III; and Campbell, H. W. 1976. The dorsal pigmentation pattern of snakes as an antipredator strategy: A multivariate approach. *Am. Nat.* 110:1029–53.
- Janzen, D. H. 1980. Two potential coral snake mimics in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 12:77–78.
- Landy, M. J.; Langebartel, D. A.; Moll, E. O.; and Smith, H. M. 1966. A collection of snakes from Volcan Tacana, Chiapas, Mexico. *J. Ohio Herp. Soc.* 5:93–101.
- Mertens, R. 1956. Das Problem der Mimikry bei Korallenschlangen. *Zool. Jahrb. (Syst.)* 84:541–76.
- . 1957. Gibt es Mimikry bei Korallenschlangen? *Natur Volk* 87:56–66.
- Minton, S. A., and Minton, M. R. 1969. *Venomous reptiles*. New York: Charles Scribner's Sons.
- Peters, J. A., and Orejas-Miranda, B. 1969. *Catalogue of the Neotropical Squamata*. Part I. *Snakes*. U.S. National Museum Bulletin Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Picado, C. 1931. *Serpientes venenosas de Costa Rica*. San José.
- Pough, F. H. 1977. Multiple cryptic effects of cross-banded and ringed patterns of snakes. *Copeia* 1977: 834–36.
- Roze, J. A. 1967. A checklist of the New World venomous coral snakes (Elapidae) with descriptions of new forms. *Am. Mus. Novitates*, no. 2287.
- Savage, J. M., and Vial, J. L. 1974. The venomous coral snakes (genus *Micrurus*) of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 21:295–349.
- Savitzky, A. H. 1978. The origin of the New World proteroglyphous snakes and its bearing on the study of venom delivery systems in snakes. Ph.D. diss., University of Kansas.
- Schmidt, K. P. 1932. Stomach contents of some American coral snakes, with the description of a new species of *Geophis*. *Copeia* 1932:6–9.
- Seib, R. L. 1978. Implications of similarity in patterns of snake species diversity in coffee fincas of Guatemala and Panama. Paper presented at Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Meeting, Tempe, Arizona (abstract).
- . 1980. Human envenomation from the bite of an aglyphous false coral snake, *Pliocercus elapoides* (Serpentes: Colubidae). *Toxicon* 18:399–401.
- Smith, H. M., and Grant, C. 1958. New and noteworthy snakes from Panama. *Herpetologica* 14:207–15.
- Smith, N. G. 1969. Avian predation on coral snakes. *Copeia* 1969:402–4.
- Smith, S. M. 1975. Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. *Science* 187: 759–60.
- . 1977. Coral-snake pattern recognition and stimulus generalization by naive great kiskadees (Aves: Tyrannidae). *Nature* 265:535–36.
- Swanson, P. L. 1945. Herpetological notes from Panama. *Copeia* 1945:210–16.
- Taub, A. M. 1967. Comparative histological studies on Duvernoy's gland of colubrid snakes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 138:1–50.
- Thayer, G. H. 1909. *Concealing coloration in the animal kingdom*. New York.
- Wickler, W. 1968. *Mimicry in plants and animals*. New York: McGraw-Hill.

Norops polylepis (Lagartija, Anole, Anolis Lizard)

R. M. Andrews

Esta pequeña lagartija arborícola (*Anolis polylepis* en la literatura antigua) se encuentra en los bosques pluviales a elevaciones bajas y medias del suroeste de Costa Rica. Esta especie es sexualmente dimórfica en el tamaño del cuerpo; los machos alcanzan una longitud máxima del hocico al ano de 53 mm y las hembras, por su parte, un máximo de 48 mm (ver fig. 8.22). Los machos se distinguen con facilidad de las hembras por la presencia de un abanico anaranjado en la garganta (fig. 8.22 a). El color de la mayoría de los individuos es pardo liso o con manchas, pero algunas hembras tienen una marcada franja blanca medio dorsalmente o una serie de figuras en forma de diamantes. Generalmente, se le puede encontrar posada en la vegetación del estrato inferior en hábitats sombreados. *Norops polypelis* es, entre siete especies de *Norops* registradas para el suroeste de Costa Rica, la que se encuentra con más frecuencia. Las densidades de población varían, pero una persona con experiencia puede encontrar de seis a diez individuos por hora de búsqueda. En la Península de



Osa, cerca de Rincón, un área de 1000 m² que fue revisada regularmente desde mediados de mayo a mediados de julio, tenía una población residente de entre 26 y 31 individuos. Las otras lagartijas simpátricas con *N. polylepis* se ven con mucho menos frecuencia, debido a las bajas densidades de población o porque viven muy alto en el dosel del bosque.

La actividad reproductiva aparentemente está correlacionada con la lluvia. Aunque las hembras ponen huevos durante todo el año, la proporción de hembras con huevos en el oviducto es menor durante la temporada seca. Las hembras, que repetidamente fueron atrapadas y palpadas durante la época seca, ponían un huevo cada dos semanas. A juzgar por los resultados de los estudios en especies de igual tamaño, en otros lugares de Centro América, la tasa de oviposición puede aumentar hasta un huevo por semana durante la época lluviosa. Observaciones acerca del comportamiento muestran un marcado aumento en el cortejo y en la cópula en el inicio de la estación lluviosa (mayo-junio). Esta alza en la actividad reproductiva resulta en un aumento en el número de juveniles en la población en agosto y setiembre; la tardanza es el resultado de un período de incubación de más o menos 50 días. Las nuevas crías tienen alrededor de 19 mm de longitud hocico-ano, crecen rápidamente y alcanzan la madurez sexual en 3 ó 4 meses cuando tienen una longitud hocico-ano de 39 mm. Los estudios de marcado y recaptura indican que la población probablemente se renueva cada año.

Norops polylepis es altamente territorial; sin embargo, la función de territorialidad es diferente entre los machos y las hembras. Los machos defienden grandes áreas contra otros machos. El tamaño del territorio puede ser hasta 65 m² pero, es de más o menos 30 m². Durante las interacciones territoriales extienden la papada repetidamente y sacuden la cabeza y el cuerpo para arriba y para abajo según los patrones típicos de la especie. Estas manifestaciones se usan para anunciar la presencia de un macho residente y se intercambian entre dos machos, cada uno desde su propio territorio. La entrada de un macho en el territorio de otro resulta en un aumento del comportamiento agresivo que varía desde las ostentaciones estereotipadas hasta los mordiscos y la persecución. Por lo general, el residente triunfa al expulsar al intruso. El territorio de un macho adulto abarca los territorios de una a tres hembras adultas. Por lo tanto, parece que la función de territorialidad en los machos es la de mantener el acceso exclusivo a las hembras. Por otro lado, los territorios femeninos, con un promedio de 7 m², sirven totalmente para la alimentación. La importancia de las hembras, como un recurso limitante para los machos, está indicada por el

Fig. 8.22 *Norops sericeus* (Conocido anteriormente como *Anolis sericeus*): a) dos machos en actitud de despliegue uno frente al otro; la papada es amarilla con una mancha azul en el centro. b) Una pareja de *Norops cupreus* (anteriormente *Anolis cupreus*) copulando, el macho está a la izquierda ambas fotos junio de 1980, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, (fotos D. H. Janzen). Estos anoles son similares a *N. polylepis*.

hecho de que los machos pequeños, sexualmente maduros, no se asocian con las hembras. Más aún, un macho adulto grande cambiará sus límites territoriales para incluir a las hembras vecinas el día después de que desaparezca su vecino. Los juveniles también son territoriales, pero sus territorios no se traslapan con los de otros individuos.

Las lagartijas *Norops* se distinguen por las características estructurales de los sitios donde tienen sus perchas. De esta manera, los ecólogos distinguen los hábitats estructurales de las lagartijas como de tronco y suelo, del dosel, etc. *Norops polylepis* se conoce como una especie que habita tanto en arbustos como en el suelo, ya que sus perchas se encuentran a menos de 2 m de elevación en los arbustos y en los troncos de árboles pequeños y su atención al forrajear se centra en la superficie del mantillo, donde se encuentra la mayor cantidad de alimento. Generalmente, se puede ver a los machos adultos de *N. polylepis* en perchas más altas que las hembras. Esta diferencia en el hábitat estructural está relacionada con el presupuesto de tiempo y de actividad de ambos sexos. Los machos pasan más de la mitad del día activo interactuando con otros machos. Para esta actividad usan las perchas altas, probablemente, porque constituyen buenos puntos de ventaja. Sin embargo, cuando los machos están alimentándose o cortejando a las hembras, utilizan perchas mucho más bajas. Contrastando con la actividad de los machos, las hembras pueden pasar hasta un 90% de su día activo buscando alimento a su alrededor para lo que usan las perchas bajas.

Como en la mayoría de las lagartijas, *N. polylepis* es un depredador de emboscada sobre los invertebrados. Las presas son relativamente grandes; más del 50% de los artículos que consumen tienen una longitud de 5 mm o más. Los insectos de cuerpo suave, como las larvas de lepidópteros, de saltamontes y de otros ortópteros y las cucarachas forman el volumen de su dieta. La preferencia por presas grandes se asocia con tasas bajas de alimentación; alrededor de una vez por hora cada individuo deja su percha y corre a capturar algún artrópodo.

Norops polylepis sirve de presa para muchas especies en los niveles tróficos más altos. Por su pequeño tamaño y por tener perchas expuestas, son capturados por gran diversidad de depredadores. Los momotos y los troglónidos son aves depredadoras conspicuas de las lagartijas y muchas especies de serpientes, en especial las bejuquillo, también se las comen. Dos lagartijas simpátricas, *Norops capito* y *Corytophanes cristatus*, en ocasiones son depredadores de *N. polylepis*. Más sorprendentemente, estas lagartijas también son presa de invertebrados grandes. Tanto las mantis religiosas como las esperanzas depredadoras han sido vistas comiendo juveniles de *N. polylepis*.

Andrews, R. M. 1971a. Structural habitat and time budget of a tropical *Anolis* lizard. *Ecology* 52:262-70.
 ———. 1971b. Food resource utilization in some tropical lizards. Ph.D. thesis, University of Kansas.

Hertz, P. E. 1975. Thermal passivity of a tropical forest lizard, *Anolis polylepis*. *J. Herp.* 8:32-327.

Taylor, E. H. 1956. A review of the lizards of Costa Rica. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 38:1-322.

Oxibelis aeneus (Bejuquillo, Vine Snake)

N. J. Scott

El ámbito de distribución de *Oxibelis aeneus* (fig. 8.23) es quizá uno de los más amplios entre las serpientes neotropicales, pues se extiende en los hábitats secos desde el sur de Arizona y Tamaulipas en México, hasta el centro de Bolivia y el sureste de Brasil (Keiser 1974). Los adultos son largos (2 m) y muy delgados y el hocico se prolonga en una punta roma.

Esta serpiente es arborícola y se alimenta principalmente de lagartijas. Tiene un veneno moderado y grandes colmillos posteriores y su mordedura puede provocar hinchazón y ampollas (Crimmins 1937). Por lo general, no tiende a morder.

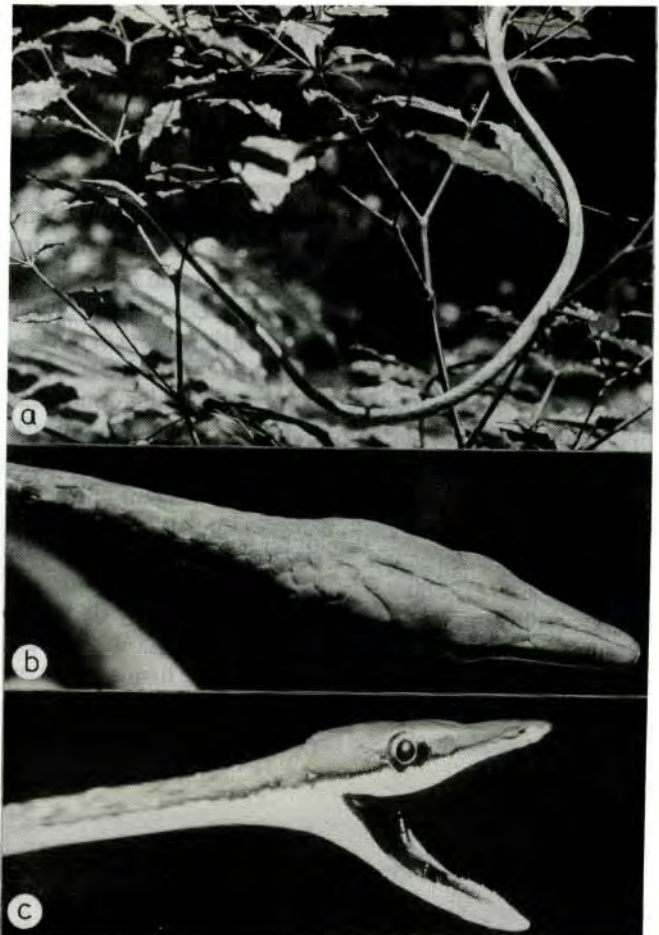


Fig. 8.23 *Oxibelis aeneus*: a) adulto subiendo por un arbusto en el sotobosque. b) Vista dorsal de la cabeza de un adulto. c) Despliegue de amenaza de un adulto; el interior de la boca es de color azul negro. Llorona, Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica. (fotos D. H. Janzen).

Estas serpientes grises o pardas son bastante comunes en Guanacaste, en la vegetación de crecimiento secundario. Con bastante éxito simulan ser bejucos y su defensa más común es permanecer "congeladas" con la lengua extendida, dependiendo del camuflaje para su protección. Cuando son descubiertas, tienen una impresionante exhibición falsa con la boca abierta, donde muestran el poco común revestimiento negro y atacan sin morder duro. A veces pasan la estación seca en un estado de reposo dentro de los árboles huecos y en otros lugares húmedos (Parque Nacional Santa Rosa, D. H. Janzen, com. pers.).

Crimmins, M. L. 1937. A case of *Oxybelis* poisoning in man. *Copeia* 1937:233.

Keiser, E. D., Jr. 1974. A systematic study of the Neotropical vine snake *Oxybelis aeneus* (Wagler). *Bull. Texas Mem. Mus.* 22:1-51.

Pelamis platurus (Culebra de Mar, Pelagic Sea Snake)

H. K. Voris

A lo largo de las playas del Pacífico en Costa Rica, a menudo se puede encontrar culebras de mar encalladas; todas ellas tienen la cola en forma de remo y su veneno es neurotóxico. Están emparentadas con las cobras terrestres y las serpientes de coral.

Pelamis (fig 8.24) es un género monotípico con una extensión geográfica enorme, aunque discontinua, desde la costa este de África hasta la costa oeste de Centro América. Estas serpientes son esencialmente tropicales y en apariencia las aguas superficiales con temperaturas inferiores a 20 °C, restringen su extensión hacia el norte y el sur (Dunson y Ehlert 1971). *Pelamis* es la única serpiente de mar (Hydrophiidae) de cincuenta especies conocidas con hábitos verdaderamente pelágicos. Vive en la superficie o cerca de ella en las aguas profundas, generalmente de 1 a 20 km de la costa. En su mayoría, las serpientes van pasivamente a la deriva y, a menudo, se concentran en grandes cantidades en franjas de flotación o en puntos lisos (Kropach 1971). Estas franjas consisten en fajas de desechos en la superficie de 3 a 6 km de ancho y de varios kilómetros de longitud. Los factores físicos, como el viento, las olas y los frentes de temperatura, forman y mantienen a estas franjas. Los desechos constituyen refugios para los pequeños peces e invertebrados y los peces más



Fig. 8.24 *Pelamis platurus*: Ejemplar adulto; las marcas negras están sobre el ojo y las amarillas en el vientre. Setiembre de 1970, Golfo Dulce, Costa Rica (foto H. K. Voris).

grandes se juntan cerca de estas franjas para alimentarse. *Pelamis* se alimenta de una gran variedad de peces pelágicos pequeños que se reúnen debajo de las serpientes en las franjas de flotación (Klawe 1964; Kropach 1975; Voris 1972). Su comportamiento alimenticio está especializado para estos incidentes. Cuando se está alimentando la serpiente nada despacio hacia atrás sobre la superficie con la boca ligeramente abierta. Los pequeños peces se ponen en fila debajo de la serpiente y se mueven debajo de ella, gradualmente, cayendo para atrás hacia la cabeza. Desde esta posición, *Pelamis* ataca lateralmente y un poco hacia abajo (Pickwell 1972). Supuestamente, el veneno inmoviliza a la presa en menos de un minuto y entonces la serpiente engulle el pez por la cabeza.

También se conoce a *Pelamis* como la serpiente de la panza amarilla, debido a su color típico: amarillo por debajo con una franja dorsal longitudinal oscura. Sin embargo, se han observado numerosas variaciones de color que han atraído mucho la atención (Smith 1926; Visser 1967; Kropach 1975). Varían desde casi completamente negro hasta completamente amarillo. Las extensiones parciales del negro al amarillo, a menudo, producen posteriormente un efecto de bandas. Los extremos no necesariamente son "rarezas de la naturaleza". Por ejemplo, en setiembre de 1970 varios investigadores y yo colectamos 268 especímenes de *Pelamis* en la boca del Golfo Dulce y el 3% de estas serpientes era de la variedad totalmente amarilla. La función del patrón de color en *Pelamis* podría ser contrasombreo o posiblemente coloración disruptiva, pero Kropach (1975) presentó un caso bastante convincente acerca de la coloración de advertencia. Existen algunos casos que indican que las serpientes extremadamente venenosas son conspicuas para sus depredadores naturales (peces grandes) y son evitadas por ellos.

Los movimientos de *Pelamis* y de cualquier otra serpiente de mar son aspectos pobremente comprendidos. Un proyecto de marcado y recaptura en la Bahía de Panamá produjo sólo una recaptura evidente de 961 serpientes marcadas y liberadas. Parece que hay diferencias estacionales en la abundancia local y hay evidencias de que los movimientos puedan ser complicados y de mucha extensión (Kropach 1975).

Viviendo en un hábitat carente de superficies ásperas para rasparse la piel cuando mudan, una *Pelamis* en muda se amarra a sí misma en un nudo simple y luego tira el cuerpo a través de él, dejando atrás la piel (D. Robinson, com. pers.).

Dunson, W. A., and Ehlert, G. W. 1971. Effects of temperature, salinity and surface water flow on distribution of the sea snake *Pelamis*. *Limn. Oceanogr.* 16: 845-53.

Klawe, W. L. 1964. Food of the black-and-yellow sea snake. *Pelamis platurus*, from Ecuadorian coastal waters. *Copeia* 4:712-13.

Kropach, C. 1971. Sea snake (*Pelamis platurus*) aggregations on slicks in Panama. *Herpetologica* 27: 131-35.

- . 1975. The yellow-bellied sea snake, *Pelamis*, in the eastern Pacific. In *The biology of sea snakes*, ed. W. A. Dunson. Baltimore: University Park Press.
- Pickwell, G. W. 1972. The venomous sea snakes. *Fauna* 4:17-32.
- Smith, M. A. 1926. *The monograph of the sea-snakes (Hydrophiidae)*. London: Oxford University Press.
- Visser, J. 1967. Color varieties, brood size and food of South African *Pelamis platurus* (Ophidia: Hydrophiidae). *Copeia* 1:219.
- Voris, H. K. 1972. The role of sea snakes (Hydrophiidae) in the trophic structure of coastal ocean communities. *J. Mar. Biol. Assoc. India* 14:429-42.

***Physalaemus pustulosus* (Rana, Sapito Túngara, Foam Toad, Mud-puddle Frog)**

A. S. Rand.

Physalaemus pustulosus, el sapito túngara de Centro América (fig 8.25) se extiende desde México a través de Centro América hasta el norte de Sur América; sus congéneres son suramericanos. Se encuentra desde las tierras bajas hasta elevaciones medias, evitando tanto las áreas muy secas como las muy húmedas.

En Costa Rica, Savage (1976) lo registró en las tierras bajas del Pacífico pero no en otros lugares. Se encuentra en San Vito, Rincón de Osa y en Cañas, Taboga, pero no en La Selva, en San José o en el Cerro de la Muerte (Robinson 1971). En agosto de 1978, no lo escuché en Llorona o en Sirena en el Parque Nacional Corcovado.

La mayoría de las observaciones aquí registradas fueron hechas en poblaciones panameñas y pueda ser que en Costa Rica tengan un comportamiento diferente.

P. pustulosus es una rana pequeña de más o menos 25 a 35 mm de largo, parda con la piel áspera y por su forma y apariencia general parece un sapo, pero carece de las típicas glándulas parótidas de veneno. Se caracteriza por tener un tubérculo dérmico en el tarso. Este género pertenece a la familia Leptodactylidae que es muy cercana a los sapos y es un familia dominante en el Neotrópico y en Australia. Sus miembros tienen comportamiento y forma muy diversos; en el grupo genérico, al que pertenece *P. pustulosus*, todos construyen nidos de espuma y el grupo incluye a *Leptodactylus pentadactylus*, una rana grande y común (Lynch 1970).

P. pustulosus es terrestre y vive entre la hojarasca en el bosque de crecimiento secundario y en los potreros achaparrados, en los campos agrícolas y jardines. Es nocturna en cuanto a la reproducción y, probablemente, también, en otras actividades. A diferencia de *Dendrobates*, *Colostethus* y *Bufo typhonius*, con los que, por lo general, se encuentra en Panamá, sólo ocasionalmente se le ve durante el día y nunca se encuentra durmiendo por la noche. Al igual que todas las ranas pequeñas, es insectívora y a diferencia de muchas, no se especializa en consumir hormigas (M. Ryan, com. pers.). En el Parque Nacional Santa Rosa, en la época lluviosa, es activa en el mantillo durante el día.



Fig. 8.25 *Physalaemus pustulosus*: Masa de huevos cubiertos por espuma (esfera blanca abajo a la izquierda) a la orilla de una charca casi seca en un lecho de rocas de lava de un riachuelo. Río Guapote, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, mayo del 1980 (foto D. H. Janzen).

Estas ranas carecen de las conspicuas glándulas de veneno y no tienen coloración de advertencia; más bien son altamente crípticas cuando no están en reproducción. Con frecuencia son víctimas de serpientes (v.g., *Leptodeira*), sapos (*Bufo marinus*), la rana *Leptodactylus pentadactylus*, zarigüeyas (*Philander*) y murciélagos (*Trachops cirrhosus*) y, tal vez, también de otros depredadores en las charcas de reproducción.

En Panamá, si hay a la disposición lugares apropiados, se reproduce durante todo el año. A veces puede estar durante la estación seca; Duellman (1965) encontró en México a varios individuos enterrados a 25 cm a la orilla de un riachuelo. La máxima actividad reproductiva ocurre inmediatamente después de las primeras lluvias y la mínima es durante la época seca. La reproducción disminuye con un período de sequía durante la época húmeda y se estimula por las lluvias desbordantes en cualquier época del año, aunque haya poca reproducción durante los aguaceros muy fuertes. La actividad máxima fue observada justo después de los primeros aguaceros fuertes de la época lluviosa, generalmente en abril, quizá porque las hembras han estado inhibidas para reproducirse durante la época seca y la mayoría están listas para poner huevos cuando llegan las primeras lluvias. Entonces la población

está sincronizada y todas se reproducen al mismo tiempo. Tan pronto como los huevos están listos, las hembras los ponen en grupos continuos y entonces, la población pierde, en forma rápida, la sincronización y se ven unos pocos nidos contruidos cada noche.

Davidson y Hough (1969) mantuvieron a *P. pustulosus* en una colonia de laboratorio en Nueva York, e informan que, con alimentación abundante una hembra puede producir nidadas a intervalos de seis semanas.

Estos autores suministran, además, información sobre la tasa de crecimiento; las ranas fueron capaces de reproducirse por primera vez en un mínimo de 2 ó 3 meses después de la metamorfosis y con la mitad o dos tercios del tamaño de un adulto promedio.

Los renacuajos mantenidos en recipientes en la Isla de Barro Colorado en Panamá sufren metamorfosis en 4 semanas pero, con una gran variación. En esta isla, la estación lluviosa es desde mediados de abril hasta mediados de diciembre, o sea de 8 a 9 meses. Es posible que *P. pustulosus* tenga de dos a tres generaciones al año. Sin embargo, sobre este punto no se conoce nada acerca de la tasa de crecimiento, de la madurez o de la mortalidad bajo condiciones naturales y las cifras de Davidson y Hough deberían ser tomadas con recelo.

La reproducción ocurre en una gran variedad de lugares y prefieren cualquier depósito de agua, por pequeño que sea, sobre las quebradas de corriente rápida y los grandes embalses de aguas permanentes. Los lodazales, los charcos, el agua estancada en la vegetación, en las huellas de danta o entre las raíces de un árbol, los pozos rebalsados a lo largo de los arroyos y las piletas formadas por arroyos que se han secado, todos son sitios naturales para nidificar; también usan los desagües, las zanjas, los caños, el carril de los tanques, los huecos dejados por los proyectiles, las huellas de los pies y una variedad de otros sitios artificiales. Las bandejas esmaltadas dejadas en el claro del laboratorio en la Isla Barro Colorado fueron encontradas rápidamente y usadas en forma continua, aunque las ranas tuvieron que subir varias pulgadas por el borde para entrar en ellas.

Tanto los machos como las hembras se ven atraídos por las llamadas de los machos, pero no está claro cómo el primer macho encuentra un nuevo sitio para la reproducción o qué lo guía para reconocer un buen sitio. Probablemente, no sea el olfato; seleccionan las bandejas limpias con agua fresca y también usan pilas de cemento que durante meses seguidos han contenido agua. Tampoco se guían sólo por la topografía; también buscan las charcas a lo largo de los arroyos en las partes bajas de los valles así como las charcas en la cumbre de los cerros y en las huellas de un tractor en los campos nivelados. Tampoco se limitan a ocupar la vegetación, sino que se les ha encontrado en las bandejas limpias para revelado de fotografías, las zanjas a los lados de una carretera densamente cubiertas de pasto y una pequeña pila de cemento llena de *Hydrilla*. Puede estar implicada la combinación de varios factores, pero la pregunta de cómo el primer macho encuentra una charca sigue sin aclararse.

Los machos cantan desde un sitio de reproducción, generalmente, inflados y flotando en el agua y, por lo común, entre la vegetación emergente.

En un coro hay machos que cantan constantemente y comienzan el coro después de una pausa; hay otros machos que contestan, pero rara vez inician un coro y aún hay otros que del todo no cantan. En algunas noches, el coro puede tener una organización rígida, con un solo macho iniciador y otros que cantan en un orden fijo (Brattstrom y Yarnell 1968). En otras noches, el orden es más variable y varias ranas pueden iniciar el canto (M. Ryan, com. pers.).

El repertorio de las llamadas consiste en: (1) Una serie de "clocks" que son llamadas de libertad dadas por un macho cuando otro intenta el amplexo y a las cuales el macho del amplexo responde liberando al que cloquea; (2) Una llamada "glug" dada por un macho inflado cuando de pronto se le asusta y rápidamente se desinfla y se sumerge; esta no parece tener ninguna función comunicativa interespecífica, pero ocasionalmente, puede asustar al depredador; (3) un "miau", una llamada agnóstica dada por un macho cuando está interactuando con otro. Frecuentemente, se asocia al macho que canta cuando se vuelve para darle la espalda al otro y avanza de espaldas hacia él pateando y maullando. Los machos no son territoriales porque no defienden un área fija, pero sí mantienen distancias interindividuales por medio de estas interacciones agresivas; (4) la llamada de apareo de *P. pustulosus* es una de las más complicadas que haya sido descrita para una rana. Tiene diversas formas. La más simple es dada por un macho solo y es un "quejido", como un deslizamiento por las cuerdas de un instrumento bajando la frecuencia desde 700 a 500 KHz y disminuyendo su volumen que dura como 0,5 segundos. Es repetido más o menos irregularmente a intervalos de 2 segundos. Si un macho que canta un solo escucha la llamada de un segundo macho puede cambiar su llamada añadiendo un "chock" al final del quejido. El cloqueo es un sonido corto y áspero con una energía máxima de alrededor de 2 KHz. Si el segundo macho está cerca o si varios machos cantan, probablemente el que llame añada dos cloqueos después de su quejido. Se pueden inducir estos cambios en las llamadas de un macho por medio de grabaciones apropiadas, simulando diferencias en la distancia, el volumen y diferencias en el número de ranas al variar el tiempo entre las llamadas, ya que en un coro generalmente cada rana mantiene un intervalo como de 2 segundos entre sus llamadas.

A veces, en un coro natural, se escuchan llamadas con tres cloqueos, aunque no pude iniciar consecuentemente una llamada de tres cloqueos con un estímulo grabado. Cuando observaba un estanque, escuché que las llamadas de tres cloqueos y en ocasiones hasta de cuatro, se producían cuando un macho que llamaba veía a otra rana moverse cerca de él. Con frecuencia, las llamadas de tres cloqueos eran seguidas por un intento de amplexo con la rana que se movía. Si la rana sometida al amplexo era un

macho, éste cloqueaba y era liberado; y si se trataba de una hembra, el par permanecía en amplexo y con el tiempo se construía un nido. Ranas hechas de madera, manipuladas cerca de un macho que cantaba, obtenían llamadas con tres "chocks", demostrando que había un componente visual implícito.

Si una hembra lista a desovar se aproxima a una grabadora que emita ya sea, un quejido o un quejido con cloqueo, pero no cloqueos solos, entre un quejido y un quejido con cloqueos, la hembra escogerá el quejido con cloqueos.

¿Por qué un macho a veces emite llamadas menos atractivas?

Es asombroso que la llamada en quejido tenga las características de un sonido difícil de localizar, mientras los cloqueos son fáciles de ubicar. Creo que el macho emite sonidos difíciles de localizar cuando está solo, para engañar a los depredadores. Ya que para una hembra lista para aparearse le será fácil encontrarlo. Jaeger (1976) informa de un *Bufo marinus* que utiliza las llamadas de *P. pustulosus* para localizar a un coro de *Physalaemus* y después comerse a varios de los machos. A. Jaslow (com. pers.) informa que tanto *B. marinus* como *Leptodactylus pentadactylus* usan llamadas para encontrar a un macho de *P. pustulosus* cuando está cantando. M. Ryan, R. Tuttle y C. Rand (com. pers.) demostraron en varios experimentos que el murciélago carnívoro *Trachops cirrhosus* prefiere una llamada más compleja. Donde hay más machos llamando juntos, hay más competencia por las parejas. Cuando la competencia por las parejas es alta, cada macho está dispuesto a arriesgarse más a la depredación y dar una llamada más fácil de localizar.

Una hembra, que está lista a aparearse, se aproxima a un macho que llama; él no intenta el amplexo hasta que ella no está a unos pocos centímetros.

M. Ryan (com. pers.) informa que los machos más grandes de un coro tienen más oportunidad de aparearse y que las hembras escogen a los más grandes con base en sus llamadas de apareo, que son de tono más bajo.

El canto comienza al oscurecer y generalmente disminuye hacia las 2200 horas, aunque a veces el coro puede continuar hasta el amanecer. La mayoría de las parejas se forman en el comienzo de la noche como a las 2100 ó 2200 horas y los nidos se forman durante la noche después que se ha callado el coro y en ocasiones, éste se forma en la noche siguiente.

Una vez que un macho ha tenido un amplexo con una hembra receptiva, generalmente, la pareja deja el sitio del canto y se traslada a una distancia corta. Esto reduce la oportunidad de ser encontrados por un depredador atraído por las llamadas, fácilmente localizables, y con frecuencia asociadas a la formación de la pareja. Saltando y nadando, la hembra lleva al macho al lugar del nido, generalmente, a la orilla de la charca donde el macho estaba cantando. Sexton y Ortleb (1966) demostraron que una pareja prefiere colocar su nido contra una pared vertical que se origina en una plataforma a un par de centímetros, por debajo de la superficie del agua, que contra una pared inclinada, una pared o una plataforma sola o una pared con

una plataforma más profunda. No se han hecho observaciones de cómo se encuentra o se reconoce un sitio preferido.

Con frecuencia, los nidos se colocan uno junto al otro. Sin embargo, esta colocación, tal vez resulte del comportamiento de varias hembras y no del resultado de varios apareamientos de un solo macho, como ha sido sugerido (Brattstrom y Yarnell 1968; Rand 1957). A veces, se observan dos o más parejas apareando simultáneamente en el mismo lugar. M. Ryan (com. pers.) dos veces observó a tres hembras empezar la construcción del nido con sus cloacas en yuxtaposición. La construcción del nido fue filmada y descrita por Heyer y Rand (1977). Generalmente, una pareja que construye el nido flota en el agua, con frecuencia sólo con las patas delanteras de la hembra tocando el fondo. En la construcción del nido, que toma de media a una hora o a veces más, la hembra repetidamente produce una combinación de huevos y jalea que el macho levanta con sus patas traseras desde el ano de ella, los fertiliza y los bate en una espuma. Bate aire en la jalea, con rápidos y alternados golpes de sus patas posteriores, para formar una masa de espuma del tamaño de un puño (fig. 8.25). La espuma blanca brillante con cien o doscientos huevos incrustados, flota en la superficie del agua y, a menudo, se pega a un lado de la charca o en la vegetación adyacente. Los renacuajos eclosionan en un día y medio o dos. Si el nido aún está flotando, los renacuajos se deslizan hasta el agua que está debajo a través de la espuma que se derrite. Si el nido ha encallado debido a los diferentes niveles de agua, los renacuajos se juntan debajo del nido, donde pueden sobrevivir hasta 5 días. El nido blanco flotante puede tener varias funciones. El color es refractario y puede mantener baja la temperatura de los huevos; la evaporación de la espuma tendría el mismo fin. Las mediciones de Ryan no determinaron estos efectos. Los huevos están sobre la superficie del agua y, por lo tanto, son menos susceptibles a la desecación por los pequeños cambios temporales, manteniéndose en un ambiente rico en oxígeno, comparado con la profundidad del agua donde flotan. La espuma los protege contra los pequeños depredadores como hormigas y renacuajos (M. Ryan, com. pers.) y, probablemente, también, contra las bacterias y los hongos. Todavía no está claro cuáles de estas explicaciones son verdaderas y cuáles tienen importancia evolutiva.

Los renacuajos son pardo manchados y crípticos contra el fondo donde generalmente pasan el día. Son nocturnos (Heyer, McDiarmid y Weigman 1975) y se alimentan de detritos y algunas veces de huevos de *Hyla crepitans* (A. Jaslow, com. pers.) y a su vez son consumidos por los renacuajos de *Leptodactylus pentadactylus*, por las ninfas de libélulas (Heyer y Muedeking 1976) y, probablemente, por otros depredadores. Los peces y los camarones macrobránquidos los llevan ansiosamente a sus acuarios. No tienen mal sabor para el hombre (Wassersug 1971). Los renacuajos llegan a la metamorfosis en 4 a 6 semanas y se transforman en ranas cuando tienen una longitud entre 5 y 7 mm.

Se ha discutido (Heyer 1975; Wassersug 1974) que el ciclo de vida básico de la rana al renacuajo evolucionó para explotar la rebosante producción de charcas temporales, relativamente libres de depredadores, que se forman con la llegada de las lluvias en los trópicos estacionales. De ninguna manera, una rana "primitiva", *Physalaemus pustulosus*, explota las charcas temporales en las tierras bajas del trópico, su comportamiento y ecología son mejor comprendidos en el contexto de su adaptación a este ambiente.

- Brattstrom, B. H., and Yarnell, R. M. 1968. Aggressive behavior in two species of leptodactylid frogs. *Herpetologica* 24:222-28.
- Davidson, Eric, H., and Hough, Barbara R. 1969. Synchronous oogenesis in *Engystomops pustulosus*, a Neotropical anuran suitable for laboratory studies: Localization in the embryo of RNA synthesized at the Lampbrush stage. *J. Exp. Zool.* 172:25-48.
- Duellman, W. E. 1965. *Engystomops pustulosus*. *Pub. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 15:577-614.
- Heyer, W. Ronald. 1975. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithsonian Contrib. Zool.*, no. 99.
- Heyer, W. Ronald; McDiarmid, Roy W.; and Weigmann, D. L. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica* 7:100-11.
- Heyer, W. Ronald, and Muedeking, Miriam H. 1976. Notes on tadpoles as prey for naiads and turtles. *J. Washington Acad. Sci.* 66:235-39.
- Heyer, W. Ronald, and Rand, A. Stanley. 1977. Foam nest construction in the leptodactylid frogs *Leptodactylus pentadactylus* and *Physalaemus pustulosus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *J. Herp.* 11: 225-28.
- Jaeger, R. G. 1976. A possible prey-call window in anuran auditory perception. *Copeia* 4:833-34.
- Lynch, John D. 1970. Systematic status of the American leptodactylid frog genera *Engystomops*, *Eupemphix* and *Physalaemus*. *Copeia* 3:488-96.
- Rand, A. S. 1957. Notes on amphibians and reptiles from El Salvador. *Fieldiana, Zool.* 34:505-34.
- Robinson, D. R. 1971. Check list of Costa Rican Amphibia and Reptilia. In *The book: Data, keys, illustrations and descriptions*, ed. C. E. Schnell. Ciudad Universitaria: Organization for Tropical Studies.
- Savage, Jay M. 1976. *A preliminary handlist of the herpetofauna of Costa Rica*. 2d ed. San José: Editorial Universidad de Costa Rica.
- Sexton, O. J., and Ortleb, E. P. 1966. Some cues used by the leptodactylid frog, *Engystomops pustulosus*; in the selection of the ovoposition site. *Copeia* 2:225-30.
- Wassersug, R. J. 1971. On the comparative palatability of some dry-season tadpoles from Costa Rica. *Am. Midl. Nat.* 86:101-9.
- . 1974. Evolution of anuran life cycles. *Science* 185:377-78.

Rana palmipes (Rana, Web-footed Frog)

D. C. Robinson

A pesar de su amplia distribución, desde las tierras bajas al sur de Veracruz y en el Istmo de Tehuantepec en México, hasta la cuenca del Amazonas en el norte de Brasil, sorprendentemente poco ha sido publicado acerca de esta especie. Es igualmente sorprendente y halagador que no se haya dividido en incontables subespecies.

Aunque es un poco más grande, alcanzando una longitud de hocico a ano de 110 mm, por su apariencia general, la especie recuerda a la rana verde, *Rana clamitans*. Como sugiere el epíteto específico, los dedos son totalmente palmípedos. La superficie dorsal de la tibia tiene glándulas longitudinales, exclusivas entre las especies costarricenses de *Rana*. *Rana maculata* es una especie que se encuentra en Nicaragua no muy lejos de la frontera costarricense del Pacífico. Tiene una franja clara en el labio superior y carece de las glándulas de la tibia. Esta especie debería buscarse en Guanacaste.

Rana palmipes prefiere las aguas tranquilas y generalmente permanece cerca de la orilla, brincando al agua y escondiéndose en el fondo o debajo de la vegetación de la orilla cuando se le sorprende. Como la mayoría de las especies de *Rana*, es activa tanto de día como de noche. Greding (1976) describió el llamado de los ejemplares en el lago en los terrenos del CATIE en Turrialba como "gruñidos", cada uno dura cerca de 0,2 segundos... Los gruñidos están separados por intervalos de 2,0 a 11 segundos de silencio y aporta audioespectrogramas. Los artículos alimenticios registrados por Noble (1918) incluyen peces y juveniles de la misma especie.

El renacuajo, por lo menos en Nicaragua (Villa 1972), puede diferenciarse de aquellos de *R. pipiens* y *R. warschewitschii*, especies simpátricas, por tener cuatro filas de dientes labiales superiores y cuatro filas inferiores. Alcanza unos 60 a 70 mm de longitud total y la metamorfosis ocurre al alcanzar la longitud hocico/ano de 28,1 a 30,6 mm. Volpe y Harvey (1958) describieron e ilustraron tres etapas de las larvas en desarrollo. Breder (1946) relató que en Panamá "los renacuajos de *Rana palmipes* parecían alimentarse, cerca de Yavisa el 10 de marzo, de los huevos de *Bufo* recién puestos. Cuando menos raspaban a lo largo de las cuerdas gelatinosas con una actitud de estarse alimentando cuando éstas todavía estaban muy nuevas como para haber acumulado mucho detrito".

Savage (1966) aportó un mapa sobre la distribución de esta especie en México y Centro América. En Costa Rica, se le encuentra tanto en las tierras bajas del Pacífico como las del Atlántico y, por lo tanto, no es simpátrica con *Rana vibicaria*, la cuarta especie costarricense que se encuentra sólo a grandes alturas. La investigación de esta última especie por Zweifel (1964) podría usarse como modelo para un estudio comparativo con *R. palmipes*.

Breder, C. M., Jr. 1946. Amphibians and reptiles of the Rio Chucunaque drainage, Darien, Panama, with

- notes on their life histories and habits. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 86:375–436.
- Grøding, E. J., Jr. 1976. Call of the tropical American frog *Rana palmipes* Spix (Amphibia, Anura, Ranidae). *J. Herp.* 10:263–64.
- Noble, G. K. 1918. The amphibians and reptiles collected by the American Museum expedition to Nicaragua in 1916. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 38:311–47.
- Savage, J. M. 1966. The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia* 4:719–66.
- Villa, J. 1972. *Anfibios de Nicaragua*. Managua: Colección Fauna Nacional, Instituto Geográfico Nacional y Banco Central de Nicaragua.
- Volpe, E. P., and Harvey, S. M. 1958. Hybridization and larval development in *Rana palmipes* Spix. *Copeia* 3:197–207.
- Zweifel, R. G. 1964. Distribution and life history of the Central American frog, *Rana vibicaria*. *Copeia* 2:300–308.

Rhadinaea decorata (Culebra)

N. J. Scott

Esta serpiente pequeña y bonita (Colubridae) es un habitante común en el piso del bosque más húmedo de las tierras bajas al este de México, en Centro América y al noroeste de Sur América. Se alimenta de ranas durante el día y rara vez alcanza 400 mm de longitud total (Meyers 1974). En Costa Rica, hay otras siete especies en el género que tienen una función similar en los bosques muy húmedos de cualquier altitud. Otras serpientes pequeñas que tienen hábitos similares son miembros de los géneros *Coniophanes*, *Mastigodryas*, *Dendrophidion* y *Pliocercus*. Sus presas principales probablemente sean las ranas del género *Eleutherodactylus*.

Se desconoce casi totalmente la biología de *R. decorata* y de sus aliados. Algunos de ellos, como *R. decorata*, tienen el estómago rojo brillante y son ovíparas.

- Myers, C. W. 1974. The systematics of *Rhadinaea* (Colubridae), a genus of New World snakes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 153:1–262.

Rhinoclemmys annulata

(Tortuga Parda Terrestre, Jicote, Jicotea, Brown Land Turtle)

C. H. Ernst

Esta tortuga terrestre diurna, reside en el bosque pluvial de las tierras bajas del Caribe en Costa Rica y también se encuentra en los bosques de galería de las tierras altas hasta más de 1500 m de altura.

El caparazón de los adultos puede tener hasta 20 cm de longitud; es alto y, por lo general, se encuentra aplanado hacia las vertebrales y cambia en forma considerable su

color y su patrón, varía desde completamente negro a pardo oscuro con manchas pleurales y vertebrales desde anaranjado hasta beige amarillento con amarillo en las pleurales y vertebrales. A menudo, las manchas pleurales consisten en radiaciones desde la esquina dorsal posterior. Generalmente, la quilla vertebral es amarilla. (Esta variación nos recuerda un caso similar en las tortugas de caja [box turtle] del este de Norte América, *Terrapene carolina*, que se esconden muy bien entre las hojas secas y la vegetación del piso del bosque.) El plastrón sin goznes está bien desarrollado, vuelto hacia arriba en la parte anterior y ranurado en la parte posterior; es negro o pardo oscuro con un borde amarillo y puede tener una sutura medio amarilla. El hocico se proyecta un poco y hay una ancha franja amarilla o rojiza ligeramente inclinada que va de la órbita hasta la nuca. Otra franja va desde la órbita posterior e inferior hasta el tímpano, donde se une a una franja similar de la mandíbula superior. También hay una franja desde la órbita anterior superior hasta la punta del hocico. La barbilla amarilla puede tener manchas oscuras muy pequeñas. Los dedos no son palmípedos y los miembros anteriores tienen grandes escamas amarillentas con franjas oscuras y manchas anchas negras.

Los machos tienen el plastrón cóncavo y la cola más larga, con el ano fuera del margen del caparazón; el plastrón de las hembras es plano y sus colas son más cortas, con el ano debajo del caparazón.

Rhinoclemmys annulata es herbívora y se alimenta de helechos, arbustos y numerosas plántulas. Mittermeier (1971) enumeró las siguientes plantas alimenticias: helechos—*Tectaria incisa*, *T. euryloba* *Adiantum* sp.; plántulas de arbustos altos—*Hybanthus prunifolius*, *Pavonia rosea*, *Farama occidentalis*, *Stylogyne* sp., *Xylosma* sp.; plántulas de arbustos—*Alseis blackiana*, *Psychotria limonensis*; *Acalypha diversifolia*; trepadoras—*Philodendron* sp.; *Hiraea* sp.; *Selaginella arthritica*; plántulas—Bignoniaceae. También gustan de bananos y papayas.

La mayor actividad (v.g., el forrajeo o los traslados) ocurre durante las horas de la mañana (0700 a 1200). Las tortugas también son muy activas inmediatamente después de las lluvias fuertes cuando se les puede ver caminando por los senderos y los caminos. Cuando no están activas, cavan hoyos en el mantillo o se refugian bajo las enredaderas o entre masas de raíces. A menudo, entran en las charcas para refrescarse. Un ejemplar fue colectado con una sanguijuela (*Placobdella* ?) adherida y pueden ser también infestada por las garrapatas (*Ambylomma sabanerae*, *A. crassum* y *A. humerlae*).

Ha habido pocas observaciones acerca de los hábitos reproductivos de *R. annulata*. Hay informes contradictorios sobre si en efecto, cavan un hueco para el nido o sólo esconden los huevos debajo del mantillo. Se desconoce el período de desove y el cortejo no ha sido descrito. Parece que ponen sólo uno o dos huevos elipsoidales a la vez.

Aunque bastante común en muchas áreas, esta tortuga es prácticamente desconocida y se hacen necesarios los estudios acerca de sus parámetros ecológicos y de comportamiento.

- Ernst, C. H. 1978. A revision of the Neotropical turtle genus *Callopsis* (Testudines: Emydidae: Batagurinae). *Herpetologica* 34:113-34.
- Ernst, C. H., and Ernst, E. M. 1977. Ectoparasites associated with Neotropical turtles of the genus *Callopsis* (Testudines: Emydidae: Batagurinae). *Biotropica* 9:139-42.
- Medem, F. 1956. Informe sobre reptiles Colombianos I. Noticia sobre el primer hallazgo de la tortuga *Geomyda annulata* (Gray) en Colombia. *Caldasia* 7:317-25.
- . 1962. La distribución geográfica y ecología de los Crocodylia y Testudinata en el Departamento del Chocó. *Rev. Acad. Colombiana Ciencia Exactos Fis. Nat., Bogota* 11:279-303.
- Mittermeier, R. A. 1971. Notes on the behavior and ecology of *Rhinoclemys annulata* Gray. *Herpetologica* 27:485-88.

Rhinoclemmys funerea (Tortuga Negra de Río, Jicote, Black River Turtle)

C. H. Ernst

Esta tortuga acuática grande (con un caparazón de hasta 32 cm de longitud) (fig. 8. 26) habita las cuencas del Caribe en Costa Rica. Sus hábitos preferidos incluyen ciénagas, pantanos, pozas, riachuelos, y ríos en las áreas boscosas húmedas. Ahí, a menudo se observó asoleándose en los troncos parcialmente sumergidos.

Los adultos tienen un caparazón alto y similar a un domo de color pardo oscuro a negro, pero en los juveniles con un poco de amarillo en las pleurales de la concha. El plastrón sin goznes está bien desarrollado, vuelto hacia arriba en la parte anterior y ranurado en la parte posterior; es negro con suturas amarillas en los bordes y una ancha sutura media amarilla. La cabeza es negra con una ancha franja lateral sobre el tímpano. Dos franjas más angostas van desde la órbita y la esquina de la boca hasta el tímpano. El hocico se proyecta levemente y hay grandes manchas negras en la mandíbula inferior y amarillas en la barbilla. Los dedos son bastante palmípedos y la piel de los miembros anteriores es negra con vermiculaciones amarillas.

Los machos tienen plastrones cóncavos y colas más largas, con el ano posterior al margen del caparazón; las hembras tienen plastrones planos y colas más cortas con el ano debajo del caparazón.

En la naturaleza, estas tortugas son altamente herbívoras y se alimentan de una gran variedad de frutas, pastos y plantas de hojas anchas; pero en cautiverio aceptaron carne. A menudo forrajean en la tierra durante la noche y como consecuencia, a veces son parasitadas por la garrapata *Amblyomma sabanerae*.

Ambos sexos llegan a la madurez sexual cuando el plastrón tiene más o menos 20 cm de largo (Moll y Legler 1971). La espermatogénesis ocurre desde abril hasta agosto y los cuerpos lúteos o los huevos del oviducto están presentes en las hembras desde abril hasta julio. Durante el

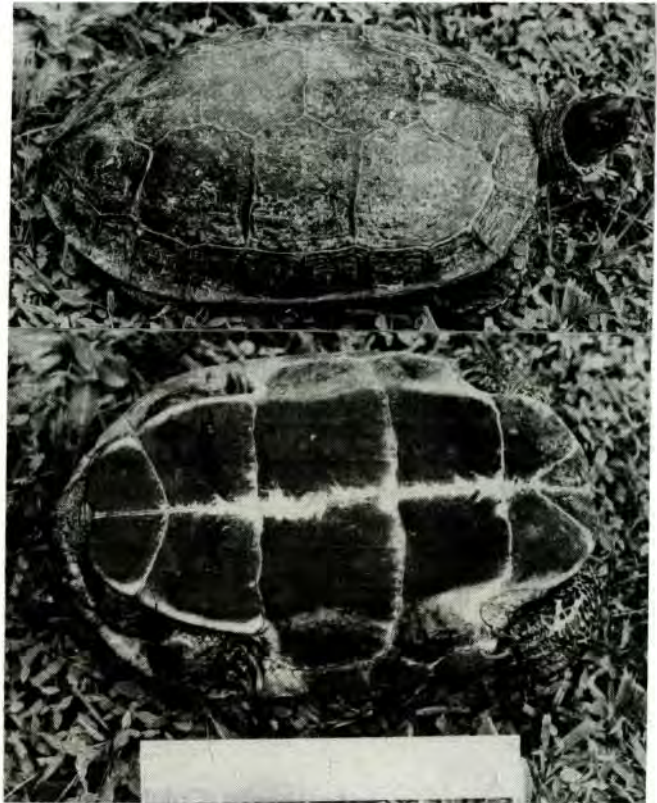


Fig. 8.26 *Rhinoclemmys funerea*: Ejemplar adulto. Costa Rica, 1980, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, D. C. Robinson (la longitud de la regla es de 15 cm) (foto D. H. Janzen).

cortejo, el macho persigue a la hembra en el agua y cuando ella disminuye la velocidad o se detiene, él nada a su lado, muestra su cabeza y su cuello extendidos y rápidamente vira la cabeza en el plano sagital (Iverson 1975). El desove ocurre de una a cuatro veces por estación y los nidos tienen tres huevos como promedio. La nidificación no ha sido registrada. Unos huevos incubados entre 20° y 35 ° C por Moll y Legler (1971) eclosionaron entre 98 y 104 días.

Como puede verse, es relativamente poco lo que se conoce sobre el comportamiento y la ecología de esta tortuga.

- Ernst, C. H. 1978. A revision of the Neotropical turtle genus *Callopsis* (Testudines: Emydidae: Batagurinae). *Herpetologica* 34:113-34.
- Ernst, C. H., and Ernst, E. M. 1977. Ectoparasites associated with Neotropical turtles of the genus *Callopsis* (Testudines: Emydidae: Batagurinae). *Biotropica* 9:139-42.
- Iverson, J. B. 1975. Notes on courtship in *Rhinoclemmys funerea*. *J. Herp.* 9:249-50.
- Moll, E. O., and Legler, J. M. 1971. The life history of a Neotropical slider turtle, *Pseudemys scripta* (Schoepff), in Panama. *Bull. Los Angeles County Mus. Nat. Hist.* 11:1-102.

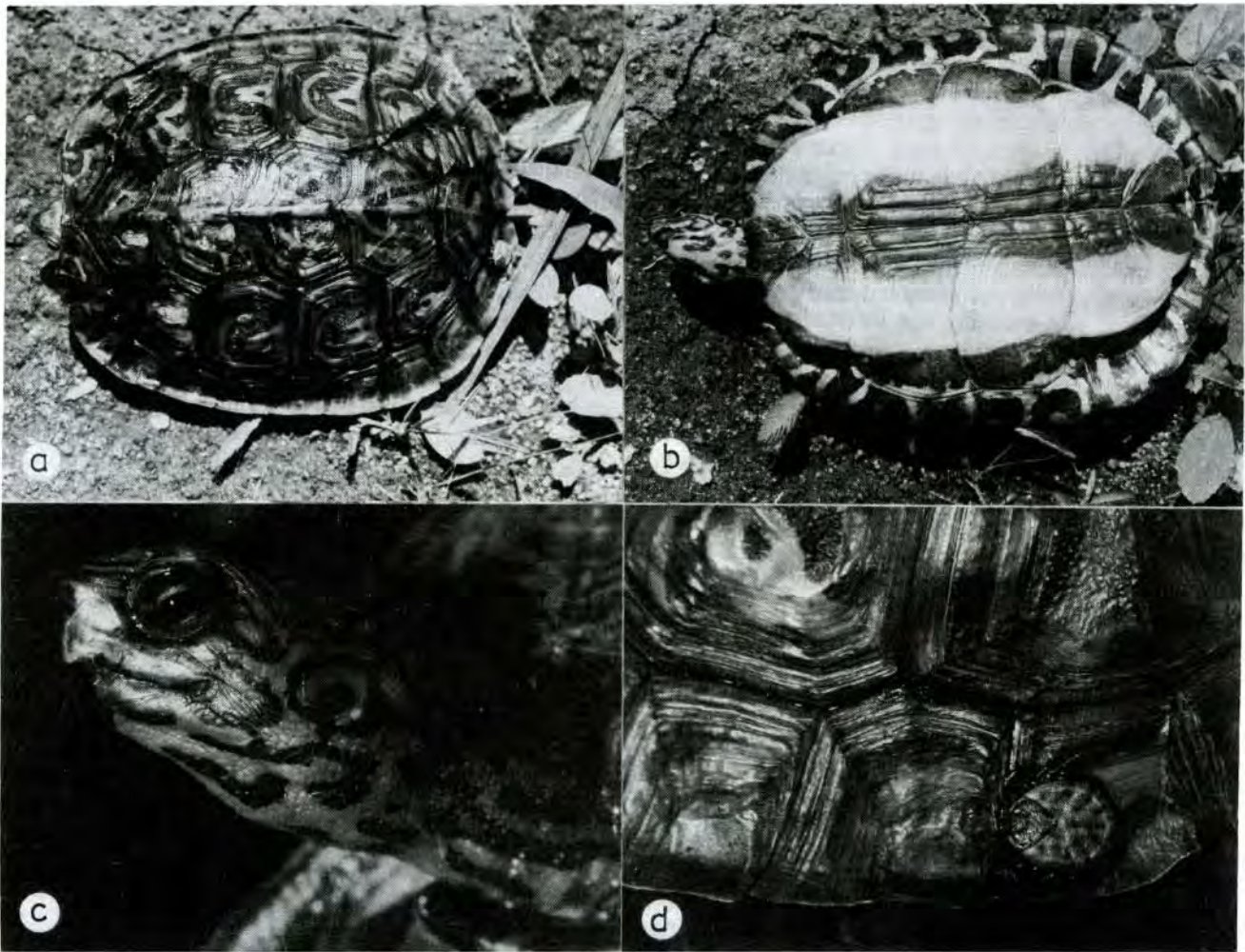


Fig. 8.27 *Rhinoclemmys pulcherrima*: a) Vista dorsal de adulto. b) Vista ventral de un adulto, con los márgenes del caparacho con bandas amarillas brillantes con una mancha negra de centro rojo. c) Cabeza con pintas amarillas rojas y negra. d) Garrapata alimentándose en la juntura de los escutelos dorsales. Parque Nacional Santa Rosa, junio de 1980 (fotos D. H. Janzen).

Rhinoclemmys pulcherrima (Tortuga Roja, Red Turtle)

C. H. Ernst

La subespecie costarricense de tortuga roja, *Rhinoclemmys pulcherrima manni* (Dunn), es una de las tortugas más bellas del mundo. Su caparazón de domo alto (con una longitud de hasta de 23 cm) tiene en cada pleural un modelo chillón de manchas rojo anaranjadas, amarillas y negras simulando ojos y en cada vertebral hay otros modelos concéntricos igualmente coloreados (fig. 8.27a). Este patrón tiende a interrumpir el contorno de la tortuga y los colores le ayudan a camuflarse entre la vegetación del bosque; esto es muy importante para esconder sus crías. El plastrón, sin goznes (fig. 8.27b), está bien desarrollado y ranurado en la parte posterior; es amarillo con una mancha central oscura, angosta o ancha, y las suturas, a menudo, tienen el borde oscuro. La cabeza (fig. 8.27c) es de pardo a verde y contiene una serie de franjas llamativas rojo anaranjadas: (1) una franja mediana que va hacia adelante entre las órbitas hasta la punta dorsal del hocico donde se

une a otras dos franjas, una para cada órbita, formando una flecha prefrontal (las franjas laterales se pueden extender en las órbitas hasta la nuca y cualesquiera de estas franjas puede ser discontinua); (2) una franja va por debajo de los orificios nasales hacia atrás a lo largo de la mandíbula superior hasta el tímpano; (3) una franja que va desde cada orificio nasal hasta la órbita correspondiente; y (4) varias franjas - generalmente dos o tres- desde la órbita hasta el tímpano. La mandíbula inferior y la barbilla, que son amarillas, pueden tener manchas oscuras u ocelos. Los dedos sólo son levemente palmípedos y los miembros anteriores están cubiertos de grandes escamas rojas o amarillas con filas de manchas negras.

Los machos tienen los plastrones cóncavos y las colas más largas con el ano fuera del margen del caparazón; las hembras son más grandes, con los plastrones planos levemente vueltos hacia adelante y las colas más cortas, con el ano debajo del margen del caparazón.

Rhinoclemmys pulcherrima se encuentra en el Pacífico de Costa Rica, hacia el sur hasta cerca de San José. En la mayor parte de su extensión, es una especie de las tierras bajas. Probablemente, se originó como habitante de

los bosques o charrales húmedos, pero ahora es común en áreas deforestadas y especialmente cerca de los arroyos, y en los bosques de galería. La tortuga roja parece preferir los sitios húmedos y ha sido observada vadeando y nadando en los riachuelos y charcas de agua llovida, especialmente durante la estación seca. Es muy activa después de las lluvias cuando se le puede encontrar en grandes números deambulando por campos y predios. También se le ha encontrado hasta a 1 km del agua, pero, en estos casos, generalmente, busca la vegetación húmeda.

Estas tortugas en su hábitat terrestre tienen contacto con garrapatas y, a menudo, son infestadas (fig. 8.27d), tanto por *Amblyomma sabanerae* como por *A. dissimile*.

En la naturaleza, esta tortuga probablemente sea omnívora pero, tiene una mayor preferencia por la comida vegetal. No se conocen sus alimentos naturales; no obstante, en cautiverio están dispuestas a comer una gran variedad de frutas y verduras cultivadas, lombrices, pescado, trozos de carne y comida enlatada para perros. Cuando pueden escoger, generalmente, prefieren los vegetales a las carnes. No se han registrado los hábitos reproductivos en la naturaleza pero Christensen (1975) ha publicado algunas observaciones sobre *R. p. incisa* cautivas de Guatemala e informa que el cortejo no es espectacular y que consiste sólo en un acercamiento bastante directo por parte del macho. Estas tortugas pusieron cuatro nidadas de tres a cinco huevos desde setiembre a diciembre. Los huevos se incubaron entre 65 y 85 F y algunas crías eclosionaron del 30 de enero al 17 de marzo. (La duración de la incubación fue entre 115 a 86 días). Primero, las crías mostraron una preferencia por las hojas verdes y por los pequeños insectos, después de unas semanas aceptaban casi cualquier cosa que comieran los adultos. Evidentemente, se sabe muy poco sobre esta tortuga común costarricense. Un estudio exhaustivo sería muy bien recompensado.

Janzen (1980) formuló la hipótesis de que *R. pulcherrima* es mimética batesiana de la serpiente de coral (*Micrurus nigrocinctus*), que es común en el hábitat del bosque caducifolio. El supuesto mimetismo se basa en los anillos concéntricos llamativos rojo, amarillo y negro en el dorso de los juveniles, así como en unas bandas rojas, amarillas y negras relativamente persistentes a lo largo del margen inferior de la tortuga y en el lado superior del plastrón, donde se proyecta hacia afuera por debajo de la cabeza.

Christensen, R. M. 1975. Breeding Central American wood turtles. *Chelonia* 2:8-10.

Ernst, C. H. 1978. A revision of the Neotropical turtle genus *Callopsis* (Testudines: Emydidae: Batagurinae). *Herpetologica* 34:113-34.

Ernst, C. H., and Ernst, E. M. 1977. Ectoparasites associated with Neotropical turtles of the genus *Callopsis* (Testudines: Emydidae: Batagurinae). *Biotropica* 9: 139-42.

Janzen, D. H. 1980. Two potential coral snake mimics in a tropical deciduous forest. *Biotropica*, 12:77-78.

Mertens, R. 1952. Die Amphibien und Reptilien von El Salvador. *Abh. Senckenberg Naturforsch. Ges.* 487: 1-120.

***Rhinophrynus dorsalis* (Alma de Vaca, Sapo Borracho, Mexican Burrowing Toad)**

M. S. Foster y R. W. McDiarmid

Este interesante sapo (fig. 8.28) es el único miembro viviente de la familia Rhinophrynidae, de la cual hay otras dos especies en el registro fósil. Se encuentra ampliamente distribuido en las tierras bajas del Pacífico, desde la desembocadura del río Balsas en Michoacán, México, hasta el noroeste de Costa Rica, y en las costas del Golfo de México y del Caribe desde el sur de Tejas hasta el norte de Nicaragua (Fouquette 1969; Duellman 1971). En Costa Rica se encuentra en la Península de Nicoya y en las tierras bajas adyacentes de la Provincia de Guanacaste, hacia el sur hasta Caldera, cerca de Puntarenas. Es muy común en los bosques secos tropicales y subtropicales con marcadas diferencias entre las estaciones seca y lluviosa. Se le encuentra en los bosques, pero durante los períodos de lluvias fuertes, habita con más frecuencia en los potreros, los campos cultivados, los desagües a la orilla de los caminos y en otras áreas abiertas.

La forma del cuerpo de estos sapos es bastante particular y a veces ha sido descrito como una masa de gelatina amorfa. La longitud de los adultos varía de 50 a 88 mm hocico/ano (\bar{x} = 60-65 mm) y las hembras generalmente son más grandes que los machos (Fouquette 1969). La cabeza tiene forma de cono, sin un cuello discernible; los ojos son muy pequeños, con los párpados móviles y sólo se pueden describir como vidriosos; las patas son gruesas y cortas. El cuerpo es flexible, y la piel

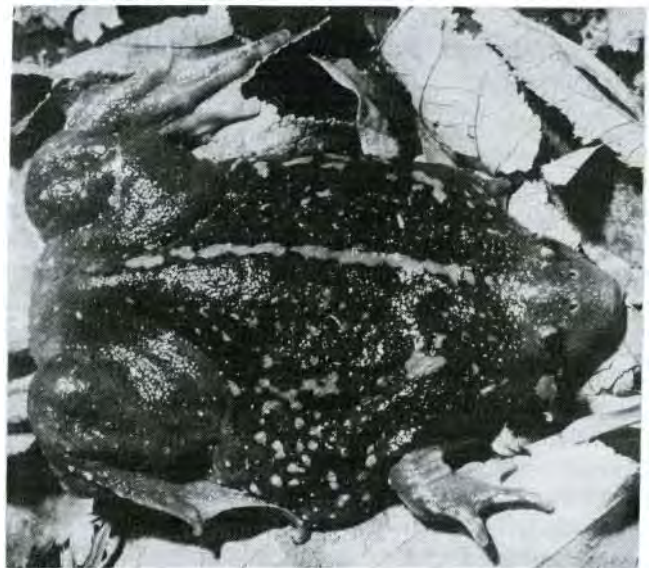


Fig. 8.28 *Rhinophrynus dorsalis*, de color morado negruzco y marcas anaranjadas, atrapado mientras cantaba. Parque Nacional Santa Rosa, 10 de mayo de 1980 (foto de D. H. Janzen).

bastante suelta, que puede inflar, aumentando considerablemente su tamaño y formando una estructura más o menos rígida. Dorsalmente, su piel lisa varía desde tonos de gris oscuro y pardo rojizo a pardo oscuro, con marcas desde amarillo pálido a rojo anaranjado y por lo general, incluye una franja vertebral y manchas irregulares; el vientre es de un gris uniforme.

En la tierra, los sapos caminan, de manera común, con las patas separadas a los lados. Parecen algo torpes con sus estómagos casi tocando el suelo, pero cuando se les molesta pueden saltar ágilmente y a pesar de su constitución, brincan 15 cm o más. La especie es fosorial y cava hacia atrás por medio de grandes tubérculos queratinizados localizados en cada "hallux" y en los metatarsos adyacentes (Fouquette 1969); puede cavar con las patas alternativa o simultáneamente. Mientras el sapo excava en el barro, se va dando vuelta en el hueco, gradualmente entra en la tierra en forma de sacacorchos, lanzando la tierra en capas irregulares alrededor de la entrada, y su movimiento y vueltas hacen que el hueco se derrumbe y que los lados caigan hacia el centro, cubriendo la abertura una vez que el sapo está debajo de la superficie. Estos sapos han sido localizados de 7 a 15 cm por debajo de la superficie durante la estación lluviosa pero, probablemente, lleguen a mayor profundidad durante la estación seca, cuando se encuentran con frecuencia debajo de las bases de los postes de cerca (Foster y McDiarmid, s.f.). Subterráneamente, el sapo construye una pequeña cámara más o menos redonda. Adentro de la cámara infla su cuerpo y se aprieta tan estrechamente que no puede ser desalojado a menos de que una pared de la cámara se remueve por completo.

Se desconoce por cuánto tiempo pueden ocupar una cámara en un momento dado pero, en la estación lluviosa, puede ser tan poco como un día, donde los individuos salen de noche, probablemente para alimentarse (la dieta consiste en una gran variedad de insectos, especialmente de hormigas). Se ha informado de otros individuos que ocupan las madrigueras hasta por un mes antes de trasladarse (Foster y McDiarmid, s.f.), pero, en cautiverio, han permanecido enterrados sin alimentarse hasta por dos años (Fouquette y Rossman 1963). Una vez enterrados, los sapos se secan rápidamente (aunque el suelo pueda estar húmedo); cuando se excava a un individuo o cuando emerge, generalmente, tiene la piel completamente seca al tacto y puede estar cubierta por tierra. Aunque la piel es altamente glandular y el sapo secreta grandes cantidades de una sustancia blanca y pegajosa cuando se le molesta, no ha habido ninguna descripción de este material o de una cobertura apergamizada en los individuos enterrados. Esta secreción puede servir como un mecanismo de defensa porque causa una fuerte reacción alérgica en algunos humanos y se sabe que en una semana o diez días se pudren las bolsas de tela para transportar serpientes. Los sapos que se desentierran, después de que han pasado varios días en las madrigueras, a menudo, liberan varios milímetros de orina en el momento de ser extraídos. Frotan sus cuerpos en la orina para humedecer por lo menos su superficie ventral y a veces otras partes del cuerpo. Cuando salen de la madriguera, están alerta y activos.

Entre los miembros de una población la reproducción es altamente sincronizada y parece coincidir con la primera lluvia de la temporada lo suficientemente fuerte como para llenar las charcas donde se reproducen. Las charcas usadas en Guanacaste generalmente se llenan a fines de mayo o principios de junio, permanecen así durante las estación lluviosa, aunque los sapos sólo se reproducen una vez a fines de mayo o comienzos de junio, todos los renacuajos ya han sufrido metamorfosis hacia fines de julio (Foster y McDiarmid, s.f.). Ocasionalmente, la población se divide y cada parte se reproduce una vez según las fuertes lluvias, a intervalos de unos pocos días o hasta de unas pocas semanas. Aunque, generalmente, la reproducción ocurre sólo una vez en la población, algunos individuos comienzan la actividad con las primeras lluvias fuertes. La mayoría de ellos se mueven hacia las charcas de reproducción donde se entierran de nuevo hasta que las condiciones sean apropiadas para la reproducción. Anticipando esto, se puede oír a los machos cantando desde su cámara durante las tardes de lluvia fuerte. Cuando llega la noche apropiada para la reproducción, los sapos se mueven rápidamente hacia las charcas. A menudo, los machos empiezan a llamar desde tierra conforme se aproximan a la charca. Por lo general, entran inmediatamente en el agua y se sientan, medio sumergidos, cantando o inflando sus cuerpos, también pueden cantar mientras flotan como globos en las partes más profundas de la charca, con las patas estiradas. El canto es extremadamente alto y se describe mejor como un grito alargado con una inflexión ascendente hacia el final. Los grandes coros de *Rhinophrynus* cantando son ensordecedores y pueden oírse por varios kilómetros. La mayor parte de los machos se aproximan solos a la charca temprano en la noche. Hacia las 21 30 horas, hasta un 80% de los sapos que se han aproximado a la charca ya están en el amplexo y la hembra carga al macho en sus espaldas. El amplexo es pélvico y tanto el macho como la hembra se sumergen para poner los huevos y durante este tiempo estos son expulsados uno por uno pero con seis o doce continuos en una sucesión rápida, pronto se hunden hasta el fondo (Foster y McDiarmid, s.f.). Inicialmente separados, los huevos pronto se toman pegajosos en la superficie y se adhieren unos a otros para formar grupos. El tamaño de la nidada es muy variable y puede ser de dos a ocho mil huevos.

Los huevos eclosionan después de varios días, liberando larvas anchas y profundas con cabezas anchas y planas. Su característica más notoria es la boca ancha en forma de hendidura que se extiende en el frente de la cabeza y está bordeada por una serie de barbillas (Orton 1943); son negruzcos en la parte superior y gris iridiscente ventralmente. Los renacuajos se reúnen dentro de la charca en cardúmenes de tamaños variables desde unos 10 cm de diámetro a más de un metro de ancho. El espaciamiento y el movimiento de los miembros dentro del cardumen varían considerablemente (Stuart 1961; Foster y McDiarmid, s.f.). En algunos, los renacuajos tienen un arreglo regular y se mueven juntos de manera coordinada en una sola dirección. En otros, los miembros "hierven",

siguiendo una ruta circular y hacia abajo en el centro y hacia arriba en la periferia. Los renacuajos son filtradores de algas y detritos del agua. Bajo condiciones de alta densidad, pueden también ser caníbales (Starrett 1960; Foster y McDiarmid, s.f.). Son fuertemente depredados tanto por vertebrados (v. g., *Kinosternon escorpioides*, *Podiceps dominicus*, *Jacana spinosa*, *Pitangus sulphuratus*, varias especies de garzas, *Synbranchus marmoratus*, etc.) como por invertebrados (ninfas, larvas y adultos de odonatos, belostomátidos, hidrofílicos, ditíscidos, etc.). Tanto el tiempo de desarrollo como el tamaño apropiado para la metamorfosis varía considerablemente según la temperatura del agua y de otras condiciones ambientales. La metamorfosis es casi simultánea para todos los renacuajos en una población y los sapos jóvenes abandonan la charca en masa (Foster y McDiarmid, s. f.), similar a lo que se ha descrito para las especies de *Scaphiopus* (Neil 1957; Bragg 1965). Las ranas jóvenes que recientemente han sufrido metamorfosis están pigmentadas de negro, pero a menudo pueden verse pequeñas manchas en el hocico y en la línea vertebral. Los sapos pequeños pueden caminar pero, con frecuencia, saltan y pueden recorrer de 10 a 12 cm de un solo salto. Cuando dejan el agua, la cola todavía es obvia aunque los jóvenes pueden cavar de inmediato, simplemente doblando la cola sobre la superficie dorsal del cuerpo. Fieles a su hábito de reunirse en cardúmenes, han sido encontrados en agregaciones después de dos semanas o más de haber dejado la charca (Foster y McDiarmid, s.f.).

- Bragg, A. N. 1965. *Gnomes of the night: The spadefoot toads*. Philadelphia: University of Pennsylvania Press.
- Duellman, W. E. 1971. The burrowing toad, *Rhinophrynus dorsalis*, on the Caribbean lowlands of Central America. *Herpetologica* 27:55–56.
- Foster, M. S., and McDiarmid, R. W. n.d. The reproductive ecology and behavior of *Rhinophrynus dorsalis* in northwestern Costa Rica, in preparation.
- Fouquette, M. J., Jr. 1969. Rhinophrynidae, *Rhinophrynus*, *R. dorsalis*. *Cat. Am. Amphib. Rept.*, 78.1–78.2
- Fouquette, M. J., Jr., and Rossman, D. A. 1963. Noteworthy records of Mexican amphibians and reptiles in the Florida State Museum and the Texas Natural History Collection. *Herpetologica* 19:185–201.
- Neill, W. T. 1957. Notes on metamorphic and breeding aggregations of the eastern spadefoot, *Scaphiopus holbrookii* (Harlan). *Herpetologica* 13:185–87.
- Orton, G. 1943. The tadpole of *Rhinophrynus dorsalis*. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan* 472:1–7.
- Starrett, P. 1960. Descriptions of tadpoles of Middle American frogs. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* 110:1–37.
- Stuart, L. C. 1961. Some observations on the natural history of tadpoles of *Rhinophrynus dorsalis* Dumeril and Bibron. *Herpetologica* 17:73–79.

Sceloporus malachiticus (Lagartija espinosa, Spiny Lizard)

D. C. Robinson

Este es el ejemplar que llega más al sur de un gran grupo de lagartijas espinosas, que se encuentra a lo largo de las zonas templadas de Norte América y hacia el sur hasta Panamá. Hay aproximadamente unas noventa y cinco especies en el género, tres de las cuales llegan a Costa Rica. *Sceloporus malachiticus* puede distinguirse con facilidad de *S. squamosus* y *S. variabilis*, todos muy similares, entre sí, en cuanto a su tamaño (*S. malachiticus* es más grande), a su color (de verde a oscuro en oposición a las rayadas y pardo claras) o por la extensión vertical (600 m y más en Costa Rica). La especie se encuentra desde Veracruz y Chiapas en México hasta Panamá y la subespecie nominal se encuentra desde Guatemala hasta Panamá.

Un individuo joven que vivía en el patio de mi casa presentaba considerable metacromatismo como función de la temperatura (¿o de la luz?), siendo invariablemente oscuro, casi negro en las primeras horas de la mañana y de un verde malaquita al mediodía; este aspecto merece mayor investigación. A la altura de San José, este individuo dormía adherido verticalmente a varias pulgadas sobre el suelo en la base de una planta de mano de tigre (Araceae). Aunque a mayores altitudes (v.g., Cerro Asunción, Cerro de la Muerte) la especie tiende a ser territorial, comúnmente puede verse en los techos y paredes en San José. En el techo, permanecerá por un rato en un solo lugar, al parecer buscando insectos y ocasionalmente cazándolos dentro del alcance de su agudeza visual y entonces de pronto corre a otro lugar a unos pocos metros y repite el proceso. Del Toro (1960) informa que se alimenta de insectos, mientras que un informe sin publicar de un estudiante registra que su alimento consiste de insectos y en especial de abejas, así como de hojas y tallos jóvenes del chayote (*Sechium edule*), flores y granos maduros de café, de donde este autor sostiene que extraen un jugo dulce. También declara que ninguna especie de *Sceloporus* ha sido observada comiendo hormigas en Costa Rica. Estas observaciones ameritan ser corroboradas. Reznick, Sexton y Mantis (1981) investigaron las preferencias iniciales de las presas de los neonatos y de los individuos sin experiencia y demostraron una evasión innata a una presa aposemática similar a especies simpátricas con ellas.

A diferencia de muchas especies en este género, *Sceloporus malachiticus* es vivípara. Marion y Sexton (1971) estudiaron el ciclo reproductivo en Costa Rica e informaron de “un ciclo ovárico anual conducente a la cría de los jóvenes... Los embriones fueron transportados durante un considerable período de tiempo y la mayoría nació a principios de la estación seca, hacia fines de enero y febrero... El número de embriones estaba bastante correlacionado con el tamaño de la hembra y el promedio de crías de todas las lagartijas colectadas era de seis. Las hembras jóvenes maduran más o menos al alcanzar una longitud hocico/año de 65 mm”. La viviparidad (ovoviviparidad preferida por algunos) es común en Squamata de las grandes latitudes o altitudes y probablemente sea una

adaptación, por lo cual el comportamiento de asoleo de las hembras grávidas asegura las temperaturas adecuadas para el desarrollo embrionario. La ovulación ocurre en setiembre y no se sabe si las preferencias o los requisitos de temperatura varían estacionalmente con respecto al ciclo reproductivo y desconocemos la función exacta del metamorfismo en la regulación de la temperatura. Sería deseable tener información sobre las temperaturas de asoleo de ambos sexos durante la época de gravidez.

El siguiente suceso ocurrido cerca del Jardín de Dota, sugiere la existencia de un depredador. Estábamos tratando de recoger un espécimen de *S. malachiticus* en una ribera. Se escapó a la entrada de un hueco, pero entró sólo en el último momento posible. Cuando se le extrajo unos segundos más tarde, estaba muerto y entonces, con mucho más cuidado, extraímos una *Bothrops godmani*.

Greenberg (1977) publicó un trabajo sobre *S. cyanogenys*, otra especie vivípara, que incluye un "inventario de comportamiento". Todo interesado en el comportamiento de *S. malachiticus* debe consultar este estudio.

Del Toro, M. A. 1960. *Reptiles de Chiapas*. Tuxtla Gutiérrez, Mexico: Instituto de Historia Natural de Chiapas.

Greenberg, N. 1977. An ethogram of the blue spiny lizard, *Sceloporus cyanogenys* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *J. Herp.* 11:177-95.

Marion, K. R., and Sexton, O. J. 1971. The reproductive cycle of the lizard *Sceloporus malachiticus* in Costa Rica. *Coepia* 1971:517-26.

Reznick, D.; Sexton, O. J.; and Mantis, C. 1981. Initial prey preferences in the lizard *Sceloporus malachiticus*. *Coepia* 1981:681-86.

Sphenomorphus cherriei (Escíncela Parda, Skink)

H. S. Fitch

Esta pequeña lagartija es una escíncela típica que tiene la cabeza, el cuerpo y la cola alargadas y los miembros cortos y débiles (ver fig. 8.29 para una escíncela similar). Algunas características típicas de las escíncelas son: la dentición pleurodóntida (los dientes en el margen interno de la mandíbula), un arco temporal en el lado del cráneo (pero parcialmente cubierto por una extensión posterior del hueso post-frontal), el ojo con una pupila redonda, seis vértebras cervicales, osteodermos presentes (estos son placas óseas minúsculas, una debajo de cada escama), proporcionando una armadura liviana como la cota de malla y ofreciendo una considerable protección contra los pequeños depredadores.

Dentro de la gran familia *Scincidae*, cosmopolita en las partes más cálidas del mundo, *S. cherriei* pertenece a la subfamilia *Lygosominae*, junto con una multitud de otras especies. Todas, excepto unas pocas, se encuentran en el

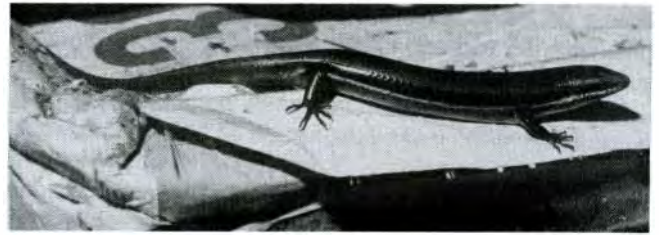


Fig. 8.29 *Mabuya unimarginata*: adulto de tamaño normal. Parque Nacional Santa Rosa, julio de 1980 (foto D. H. Janzen). Este animal es similar en apariencia a *Sphenomorphus cherriei*.

trópico del Viejo Mundo. Los ligosominos son de especial interés por mostrar una tendencia evolutiva hacia los hábitos subterráneos y hacia la pérdida de los miembros, quizás en este sentido siguiendo un paralelismo con los primeros ancestros de las serpientes. Hay ligosominos en todas las etapas, desde aquellos en forma de lagartija (lagartijas bastante típicas con miembros bien desarrollados, capaces de correr y hasta de subir) hasta aquellos "serpentiformes" de cuerpo delgado y alargado y miembros ausentes. Los ligosominos, generalmente, viven donde hay una gruesa cobertura del suelo y para la locomoción los movimientos de los miembros son complementados por movimientos ondulatorios laterales del cuerpo. Los obstáculos en el camino de la escíncela no le impiden su progreso, sino que los usa para apoyarse, mientras que la lagartija empuja su cuerpo hacia adelante con movimientos ondulantes. Cuando el animal se está moviendo despacio, como buscando alimento, su progreso puede ser principalmente arrastrando un poco el cuerpo y la cola pero cuando está asustada y busca refugio, puede avanzar con rápidos movimientos ondulatorios y con poca ayuda de sus miembros. En los ligosominos que viven en un pastizal denso, en el mantillo, en la tierra suelta o en otra cobertura densa, la tendencia evolutiva ha sido hacia que el cuerpo se haga progresivamente más largo y que los movimientos ondulantes sean más efectivos en la locomoción, acompañados por la reducción de los miembros. Conforme se hacen más pequeños los miembros, se reduce el número de dedos. Finalmente, los miembros se pierden pero internamente, la escíncela, con forma de serpiente, difiere de una serpiente verdadera por retener cinturones pectorales y pélvicos bien desarrollados y en muchas otras estructuras.

Las lagartijas típicas difieren de las serpientes por tener párpados, pero los ojos de las escíncelas ligosominas han evolucionado hacia semejarse a los de las serpientes. En el gran género *Leiolopisma*, los párpados están presentes y como en otras lagartijas, es el párpado inferior el que cubre el ojo. Este párpado tiene en el centro una ventana transparente por la que la escíncela puede ver hacia afuera aún con los ojos cerrados. A través de la evolución posterior, el género *Ablepharus* ha desarrollado un ojo semejante al de las serpientes—permanentemente abierto y cubierto por un brillo transparente. Anteriormente, *S. cherriei* fue generalmente asignada al gran género *Leiolopisma* o a *Scincella* de parentesco cercano, pero a dife-

rencia de las escúcelas de estos géneros, tiene el tipo primitivo del párpado inferior con cobertura escamosa y sin ventana.

Otros caracteres morfológicos pertenecientes a los huesos del cráneo y a la escamación de la cabeza también indican que el parentesco de *S. cherriei* es con el género *Sphenomorphus* y no con *Leiolopisma* o *Scincella*, lo que plantea un enigma zoogeográfico, ya que las muchas otras especies de *Sphenomorphus* están confinadas al sureste asiático, en Indonesia, Australia y Melanesia.

No es fácil confundir a *S. cherriei* con ninguna otra lagartija que comparta su distribución. La superficie dorsal es pardo bronce con un brillo satinado, con numerosas manchas negras visibles sólo al inspeccionarse de cerca. Los lados son más oscuros que el dorso y una franja negra empieza a cada lado por detrás de las fosas nasales, pasa a través del ojo y la región temporal y el cuello y se vuelve difusa en el lado del cuerpo. Hay una línea de color crema pálido debajo del ojo y se extiende posteriormente hasta el costado del cuerpo, donde gradualmente desaparece. La superficie ventral es amarilla en el cuerpo y en la base de la cola y se torna gris hacia el extremo. Las escamas son lisas y romboidales y dispuestas en hileras regulares, de sesenta y dos a setenta dorsalmente, a partir del occipucio hasta el final del cuerpo (como promedio hay unas pocas más en las hembras que en los machos) y treinta o treinta y dos hileras alrededor del cuerpo. La longitud hocico/ano en los adultos varía desde 48 a 66 mm (promedio de 54.6). Aunque las hembras alcanzan un tamaño promedio un poco mayor, el promedio es el mismo en machos y hembras —una relación poco común. En la mayoría de las escúcelas, por ejemplo, las hembras son mayores que los machos. Hay diferencias promedio en las proporciones. El macho tiene una cabeza relativamente más ancha y la base de la cola está relativamente hinchada (ya que aloja los hemipenes). También hay una diferencia en la longitud relativa de los miembros. Si el miembro posterior se extiende hacia adelante a lo largo del costado y el miembro delantero se extiende hacia atrás, las puntas de los dedos generalmente se traslapan ligeramente en los machos adultos pero generalmente fallan en traslaparse por un pequeño margen en las hembras. En los individuos con la cola intacta, ésta es de una y media a una y dos tercias mayor que la longitud hocico/ano. La longitud relativa de la cola tiene un promedio un poco mayor en los machos y es mayor en los adultos que en los juveniles.

La distribución geográfica se extiende desde Tabasco al sur de México hacia el sur a través de la mayor parte de América Central hasta Panamá. *S. cherriei* se encuentra en una variedad de climas a elevaciones bajas y medias pero, principalmente en las tierras bajas húmedas con una vegetación de bosque pluvial. Prefiere las orillas del bosque y áreas perturbadas, sobre el bosque tropical primario. Probablemente, alcance densidades máximas en los cacaotales donde se le ve más a menudo y ahí se le captura con más facilidad. La sombra y el mantillo grueso le proporcionan algunos de los requisitos principales del hábitat.

Su actividad es estrictamente diurna y se concentra en unas pocas horas del ciclo diario. Generalmente alcanza un pico de actividad alrededor de la media mañana cuando el aire se ha calentado a su nivel preferido. Las escúcelas son activas principalmente a temperaturas ambientales entre 23 y 27°C y su temperatura corporal generalmente se aproxima a la del ambiente, pero tiende a ser un poco mayor. Al igual que otras lagartijas del bosque, éstas, por lo general, no se asolean pero pueden descansar por unos pocos momentos en los terrenos soleados y por lo tanto, rápidamente alzan su temperatura corporal sobre la del aire y la del sustrato. Generalmente en estos momentos sólo parte del cuerpo está expuesto al sol. De hecho, las lagartijas tienden a mantenerse bajo cubierta, ya sea si están descansando o moviéndose y, por lo general, las temperaturas corporales durante la actividad son de 25 a 27°C. Al mediodía cuando es mayor el calor, las escúcelas generalmente se retiran al refugio y no se les ve. Hay un segundo pico de actividad diaria alrededor de la media tarde pero, es menor que el de la mañana. Quizá, consista en una minoría de lagartijas que no ha podido llenar por completo su estómago durante el transcurso del forrajeo de la mañana.

El alimento consiste principalmente de pequeños artrópodos y consume una gran cantidad de insectos, incluyendo muchas larvas y pupas. Al igual que otras escúcelas, éstas se orientan por el olfato y pueden encontrar y reconocer la presa aun cuando está inmóvil. Su lengua extensible y en horquilla sirve para probar el sustrato constantemente y transmite sensaciones olfatorias al órgano de Jacobson en el paladar. Sólo consume presas de cierto tamaño, que traga enteras (después de aplastarlas en sus mandíbulas, golpearlas contra el suelo, o ambas cosas, lo que a veces da como resultado que salten los apéndices). La ingestión de la presa completa impone un límite superior en el tamaño de los objetos consumidos. Sin embargo, prefieren los objetos alimenticios relativamente grandes y un estómago lleno puede contener solo uno o pocos artículos. Los adultos grandes son capaces de tragarse a sus crías y el canibalismo puede ayudar a mantener estables las poblaciones.

S. cherriei es ovovivípara, mientras que la viviparidad parece que es la forma de reproducción más frecuente entre las especies de *Sphenomorphus* del Viejo Mundo. Su nidada es pequeña, de sólo uno a tres huevos; dos es el número más frecuente. Las hembras más grandes tienden a poner más huevos por nidada y también pueden producir nidadas con más frecuencia. Los folículos del ovario crecen despacio durante períodos de varias semanas. En las tierras bajas y húmedas del Caribe la reproducción se lleva a cabo durante todo el año, pero, probablemente, su nivel esté influenciado por la cantidad y la distribución de las lluvias. Por ejemplo, en Turrialba, donde el clima es más fresco y más seco que en las tierras bajas adyacentes, la puesta de huevos finaliza en noviembre y se reinicia en abril. No se sabe cuántas nidadas puede producir una hembra durante el transcurso de un año, ya que no se han descrito los nidos naturales. En el mantillo donde viven las

lagartijas, las madrigueras excavadas por la mayoría de ellas para sus huevos, parecen superfluas y quizá los huevos sean puestos por separado sin que la hembra excave una madriguera para ellos.

Las crías de *S. cherriei* son relativamente grandes; con una longitud hocico/año de 22 mm (son como 40% de la longitud del adulto). Pocos reptiles tienen una proporción tan alta de crías y de adultos y en algunos es mucho más baja. Las crías tienen su crecimiento más rápido en el primer mes y cuando tienen 7 meses de edad, han alcanzado una longitud hocico/año de 48 mm, el tamaño mínimo para la madurez sexual y las hembras pueden tener folículos ováricos agrandados. Se necesita un tamaño adicional para que maduren los huevos y para la postura para que haya varias semanas de incubación. El tiempo promedio de una generación puede ser cerca de un año. La reposición de la población es bastante rápida y no se ha recapturado a ningún individuo marcado después de intervalos de más de 7 meses.

Esta escíncela tiene numerosos y variados enemigos naturales. Las serpientes pueden ser las más importantes y, probablemente, incluyan a la mayoría de las especies que coexistan con ella, pero no incluyen a las clases más grandes o a las más pequeñas o a algunas otras adaptadas a dietas especializadas, además de las de las lagartijas. Entre los mamíferos, son muy importantes algunos depredadores como el pizote (*Nasua narica*), el armadillo (*Dasypus novemcinctus*) y la zarigüeya (*Didelphis marsupialis*). Las lagartijas más grandes también son depredadores; en una ocasión una anolis (*Anolis lemurinus*) en cautiverio, se había tragado a una escíncela, excepto la cola que todavía sobresalía por su boca. Las aves también pueden ser depredadores importantes, aunque no hay registros específicos disponibles. Más que las rapaces, las aves forrajeras del suelo como tinamús, chachalacas, pavas y aún los yigüirros, pueden consumirlas con frecuencia. Además las ranas y los sapos más grandes que forrajean en el piso del bosque deben comérselas, por lo menos, en ocasiones.

La armadura corporal de los osteodermos es efectiva sólo contra los enemigos naturales más pequeños. De otra manera, las escíncelas tienen que depender de sus movimientos bruscos y en especial en la densa cobertura del hábitat escogido para escapar de los depredadores. La cola, a menudo, le sirve como un efectivo mecanismo de escape a través de la autotomía. Las vértebras caudales, excepto por aquellas cerca del cuerpo, tienen planos transversales de fractura a través de la mitad de su centro y la cola se desprende con facilidad al atrapar por ella a la escíncela. La cola desprendida se mueve vigorosamente al principio y, a menudo, distrae la atención del depredador, durante el instante que le toma a la escíncela para alcanzar un refugio. La alta incidencia de colas regeneradas (a menudo con varios segmentos regenerados), entre los individuos más viejos, confirma la efectividad de la autotomía como un mecanismo de escape.

La cola además funciona en el equilibrio y en la locomoción. La evasión de la escíncela se debe a su habili-

dad para girar rápidamente y para escabullirse y no sólo a su velocidad. Estas maniobras son llevadas a cabo parcialmente con ayuda de la cola. Con un rápido golpe de su pesada cola, una escíncela asustada puede instantáneamente darse vuelta en un arco de 180° y tomar un nuevo rumbo. En el mantillo, estos repentinos cambios de dirección son efectivos para burlar a un depredador y la escíncela puede escaparse y esconderse sin moverse más que unos cuantos centímetros. Además, otra función de la cola es el almacenamiento de grasas. Generalmente, la cola es gruesa y redondeada y constituye una parte sustancial del peso total. Obviamente, la pérdida de la cola por medio de la autotomía implica una seria pérdida de energía almacenada y de agilidad en la locomoción.

Cuando las condiciones no son favorables para su actividad, las escíncelas se abren camino debajo de la capa del mantillo y descansan escondidas y aisladas. No tienen una cueva ni tampoco un refugio regular como base, pero tienen a su disposición un número casi infinito de lugares para ocultarse, aunque tienden a permanecer dentro de una pequeña área familiar o una extensión del refugio. En cuarenta y cuatro casos, donde los individuos marcados y liberados fueron recapturados después de intervalos sustanciales, su radio promedio de acción fue de 13.4 m. Si se considera que esta distancia representa un radio de la extensión del refugio, su territorio cubriría una área circular de 417 m². Sin embargo, los movimientos de las hembras tuvieron un promedio mayor que el de los machos; los seis radios mayores fueron de las hembras. Los movimientos de las veintinueve hembras indican un promedio en la extensión del refugio de 476 m², mientras que los movimientos de quince machos señalan extensiones del refugio de solo 295 m². Por lo tanto, *S. cherriei* difiere de la mayoría de las demás lagartijas cuyas relaciones espaciales han sido estudiadas y de hecho, de los vertebrados en general, ya que las hembras deambulan a mayores distancias que los machos.

En resumen, *S. cherriei* es de importancia ecológica porque alcanza una biomasa alta para un consumidor secundario y a la vez es una fuente alimenticia para los depredadores grandes. Sin embargo, debido a sus hábitos escurridizos, la mayor parte de los detalles de su reproducción, la dinámica de poblaciones y las interacciones con los asociados de la comunidad permanecen poco conocidos. Deben hacerse estudios a gran escala acerca de las poblaciones naturales. Se necesitan diseños de trampas eficientes para capturar animales vivos en suficiente cantidad, y sin dañarlos; además, investigar los hábitos alimenticios por medio de la recolección de grandes cantidades de estómagos y la identificación de su contenido por comparación con el material de referencia. Además, son necesarias observaciones adicionales sobre los individuos en cautiverio, examinados con una variedad de animales como presa potencial para determinar las limitaciones impuestas por el tamaño, por los colores y las manifestaciones aposemáticas y por las secreciones nocivas. Es más fácil comprender los detalles de la reproducción,

como el intervalo usual entre las nidadas y el período general de incubación en los individuos mantenidos en colonias en el laboratorio. Por último, se necesita reexaminar las relaciones de *S. cherriei* con las especies de *Sphenomorphus* y los géneros emparentados del Viejo Mundo y con otros ligosóminos del Nuevo Mundo.

- Fitch, H. S. 1973. A field study of Costa Rican lizards. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 50:39–126.
- Greer, A. E. 1974. The generic relationships of the scincid lizard genus *Leiolopisma* and its relatives. *Australian J. Zool.*, suppl. ser. 31:1–67.
- Taylor, E. H. 1956. A review of the lizards of Costa Rica. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 38, pt. 1:1–322.



LAMINA 1

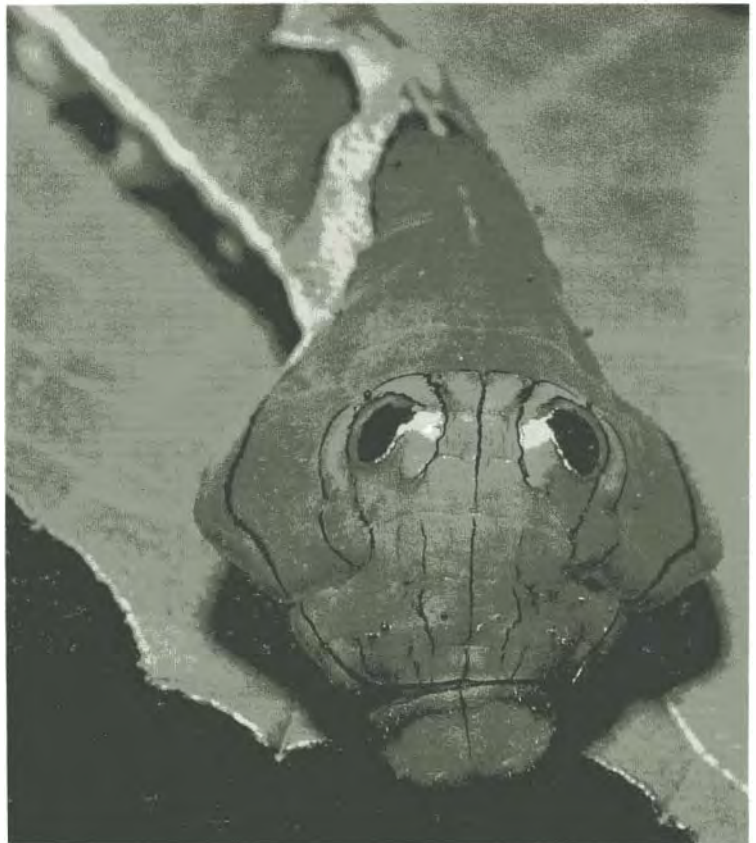
Momotus común o bobo durmiendo bajo la lluvia en el sotobosque. El bobo hace sus nidos en el suelo en la cara de una pendiente, y es experto en capturar lagartillos, ranas, culebritas, larvas de mariposas y otros insectos (vea pág. 588). Parque Nacional Santa Rosa (foto: D. H. Janzen).



LAMINA 2

ARRIBA: La mariposa nocturna *Agrilus cingulata* (Sphingidae) llegando a la flor, como polinizador, del cactus (*Hylocereus costaricensis*). La flor es nocturna y solamente se abre por la noche (vea pág. 255). Produce un olor fuerte y dulce, que la mariposa usa para localizarla. Parque Nacional Santa Rosa (foto: F. Joyce, Jr.).

ABAJO: La larva de la mariposa nocturna *Oxytenis modestia* (Oxytenidae) comiendo la hoja del guaitil (*Genipa americana*, Rubiaceae). Los ojos falsos de la larva se asemejan lo suficiente a los de una culebra lo cual permite que los depredadores potenciales la dejen en paz. Parque Nacional Santa Rosa (foto: D. H. Janzen). Ver pág. 255.





LAMINA 3

ARRIBA: Un adulto del guarda camino (*Conopsis lineatus*, Colubridae, vea págs. 397-398) constriñendo y mordiendo fatalmente un sapo adulto (*Bufo leutkenii*). Una hora después la culebra tragó el sapo entero, acto que duró otros 45 minutos. Parque Nacional Santa Rosa (foto: D. H. Janzen).

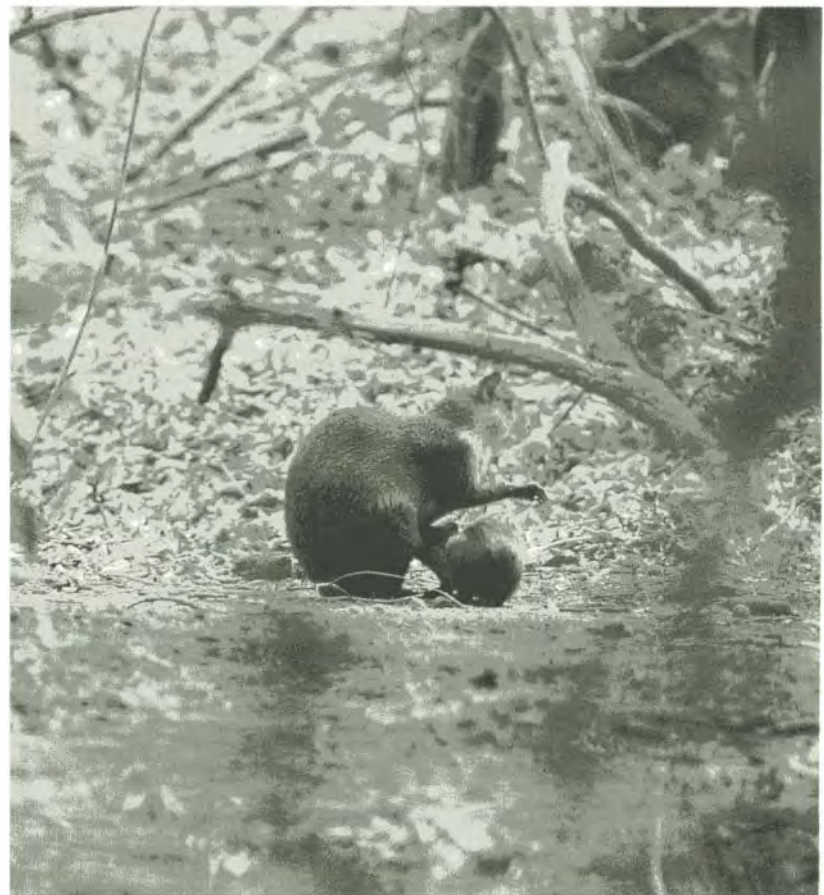
ABAJO: Un par de monos cara blanca (*Cebus capucinus*, Cebidae, vea págs. 472-74) comiendo un panal de la avispa social "lengua de vaca" (*Polistes* sp., Vespidae, vea págs. 772-774). Los insectos son la mayor parte de la dieta de estos monos, y durante el verano, cuando son escasos, estos monos predan en los nidos de varias especies de avispas sociales. Parque Nacional Santa Rosa (foto: W. Hallwachs).



LAMINA 4

ARRIBA: Dos muelas fosilizadas de un gonfotérico (*Gomphotheriidae*) animal que parece un elefante (vea capítulo 2). Estos restos fueron descubiertos en 1986 cerca de San Ramón. Los gonfotéricos fueron aniquilados por cazadores en Costa Rica hace 10.000 mil años. Fungieron como dispersadores importantes de semillas grandes. Museo Nacional de Costa Rica (foto: D. H. Janzen e I. Chacón).

ABAJO: Un cachorro de guatusa (*Dasyprocta punctata*, Dasyproctidae, vea págs. 477-78) amamantándose. La guatusa es dispersor de muchas semillas grandes de varias especies de árboles, árboles que anteriormente fueron dispersadas por gonfotéricos y otros mamíferos gigantes. Parque Nacional Santa Rosa (foto: W. Hallwachs).





LAMINA 5

ARRIBA: Playa Potrero Grande, sus manglares y bosque secundario (verde), y los cerros de la península de Santa Elena, totalmente deforestados por infinidad de incendios antropogénicos. Un resto del bosque caducifolio que originalmente cubrió esos cerros es evidente en la quebrada a la izquierda de la foto. La foto, tomada en enero, es antes de que las gramíneas (color beige) sean quemadas. Parque Nacional Santa Rosa (foto: D. H. Janzen y Operación LighHawk).

ABAJO: Volcán Orosí (1400 m) y la parte norte del Volcán Cacao (visto desde Cerro Pedregal, 1100 m), cubierto con bosque virgen de 1 m de altura (pico volcán) a 45 m de altura (fondo de la foto). Este bosque siempreverde (foto en marzo) y estacionalmente lluvioso, soporta un verano de 4 a 6 meses de duración, y está a 8 km al este del bosque seco de las tierras calientes de Guanacaste (vea Lámina 6). Reserva Forestal Orosí (foto: D. H. Janzen).

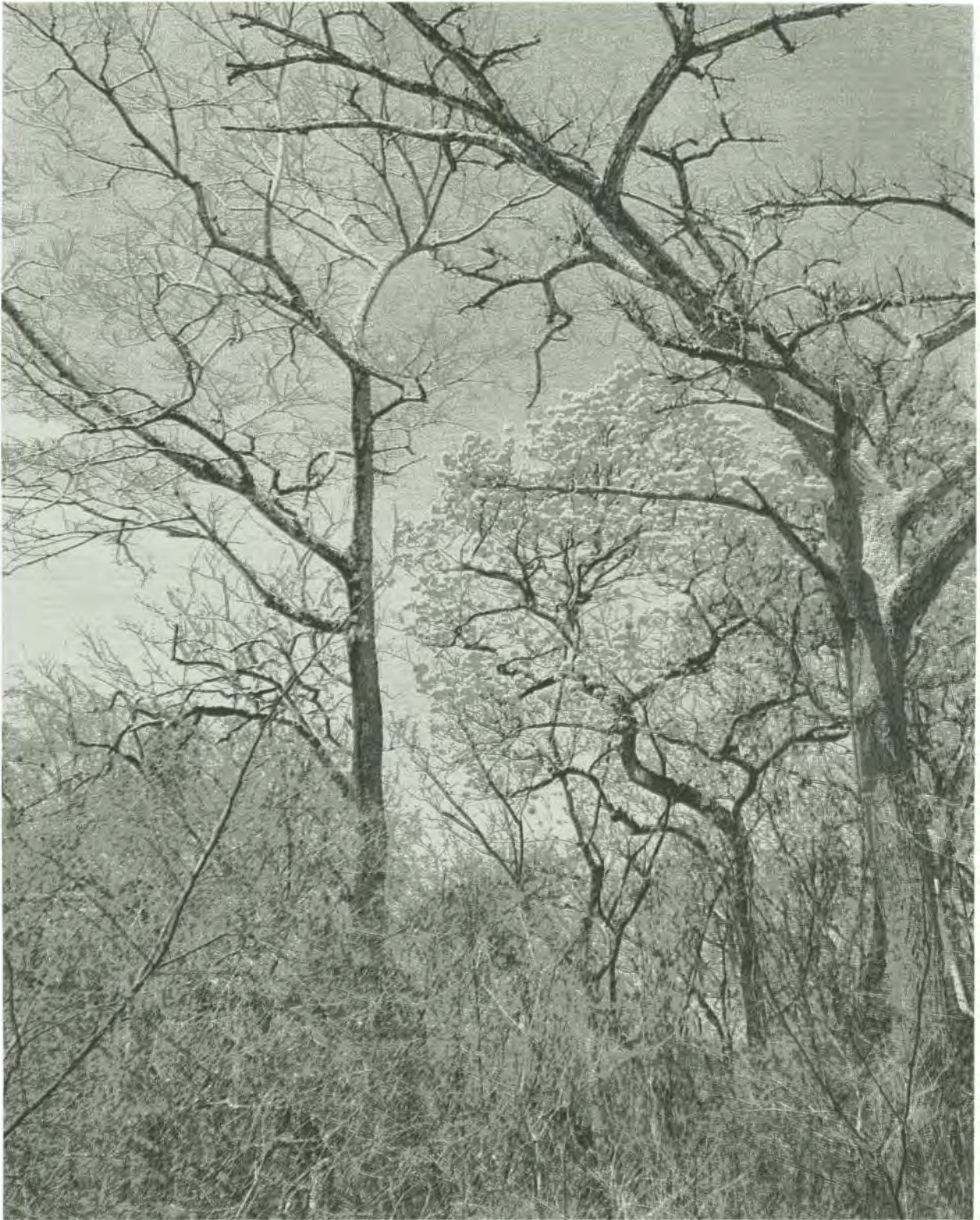


LAMINA 6

ARRIBA. *Izquierda*: Bosque seco (caducifolio) aproximadamente 100 años de edad, al final de la estación lluviosa (diciembre). *Derecha*: La misma foto de la izquierda, hacia el fin de la estación seca (abril). Cambios estacionales tan radicales como estos son aumentados por el hecho de que el bosque seco secundario, como este, es más caducifolio de lo que fue el bosque original que ocupó el sitio. Parque Nacional Santa Rosa (fotos: D. H. Janzen).

ABAJO: Decenas de larvas de la mariposa nocturna *Arsenura armida* (Saturniidae) comiendo una hoja del guácimo (*Guazuma ulmifolia*, Sterculiaceae). Estas larvas tienen un día de edad, 8mm de largo y proceden de una misma bola de huevos. Se mantienen juntas aparentando una señal grande de precaución, en forma de un super-estimulante al temor que tienen los pájaros ante los colores de una culebra coral (rojo, amarillo y negro en anillos) (vea págs. 411-12).





LAMINA 7

Un árbol de cortés (*Tabebuia ochracea*, Bignoniaceae, vea págs. 338-379) en plena floración 8 días después de una lluvia en verano. La población de cortés es sincronizada por el hecho de que todos los árboles abren sus flores 8 días después de una lluvia en el verano. Los parches amarillos muy evidentes son, entonces, fácilmente localizados y competentes para los polinizadores que normalmente visitan otras especies de flores. Las otras especies de árboles caducifolios de este bosque seco, igual que el cortés, están sin hojas en el verano. Parque Nacional Santa Rosa (foto: D. H. Janzen).



LAMINA 8

ARRIBA: Un nido de gallina de monte (*Tinamus major*, Tinamidae, vea págs. 583-84) en la hojarasca del bosque lluvioso del Parque Nacional Corcovado. Los huevos, del tamaño de los de gallina domesticada, fueron depositados por varias hembras. El macho los empolla y cuida los polluelos.

ABAJO: Un par de pichones del cuyeo (*Nyctdiromus albicollis*, Caprimulgidae, vea págs. 601-2) en su nido, en la hojarasca del bosque seco del Parque Nacional Santa Rosa. Los pichones se mantienen inmóviles en presencia de un depredador potencial, para imitar simplemente más hojarasca. (foto: D. H. Janzen).



CAPITULO 9 MAMÍFEROS

INTRODUCCION

D. H. Janzen y D. E. Wilson

La fauna actual de mamíferos de Costa Rica (Goodwin 1946) no es excepcional, ni por las especies que contiene ni en su diversidad ecológica, si se la compara con la fauna del resto de Centro América o aun con la de las bajas tropicales de México. Las distribuciones de casi todos los mamíferos encontradas en Costa Rica es extensiva al resto de Centro América y, en muchos casos, sus ámbitos se expanden hasta Sur y Norte América. Así, aunque este trabajo se limita a Costa Rica, su aplicación es más amplia.

Los mamíferos silvestres que han sido más intensamente estudiados en Costa Rica incluyen el murciélago frugívoro, *Carollia perspicillata* (Heithaus y Fleming 1978), el vampiro *Desmodus rotundus* (Turner, 1975), el murciélago de ventosa, *Thyroptera tricolor* (Findley y

Wilson 1974; Wilson y Findley 1977), el mono aullador o congo, *Alouatta palliata* (Glander 1975), y los ratones *Liomys salvini* y *Heteromys desmarestianus* (Fleming 1974), 1977 a, b; Fleming y Brown 1975; Vandermeer 1979; Janzen 1982 b, c; Bonoff y Janzen 1980; Hallwachs y Janzen 1983). Como grupo, los murciélagos han recibido la mayor atención (Brown 1968; Gardner, LaVal, y Wilson 1970; Gardner y Wilson 1971; LaVal 1970, 1977; Fleming, Hooper, y Wilson 1972; Fleming, Heithaus, y Sawyer 1977; Mares y Wilson 1971; Howell y Burch, 1974; Heithaus, Opler y Baker 1974; Heithaus, Fleming, y Opler 1975; Bradbury y Vehrencamp 1967 a, b, 1977 a, b; LaVal y Fitch 1977; Vehrencamp, Stiles, y Bradbury 1977 y no así los mamíferos grandes, que han sido poco menos o nada estudiados (Janzen 1981 a, b, 1982 a). Las vacas y los caballos que deambulan libremente, han sido muy poco estudiados, a pesar de su fácil observación, su importancia ecológica contemporánea, y su semejanza con los grandes



Vista frontal del cráneo de un paca adulto (*Cuniculus paca*) este roedor nocturno del piso del bosque de 10 kg de peso vive en cuevas y troncos huecos durante el día. Si se le molesta gruñe como un perro; los huesos agrandados de las mejillas le sirven como cámaras de resonancia aumentando el sonido. Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica (foto D. H. Janzen)

herbívoros del Pleistoceno que una vez tuvieron influencia sobre la vegetación de Costa Rica (Janzen y Martin (1982).

Excepto en los parques nacionales, todas las poblaciones de pequeños y grandes mamíferos silvestres están sujetas a presiones extremas por caza o por la destrucción de su hábitat. Es hasta ahora que las densidades de mamíferos grandes en los parques nacionales empiezan a recuperarse luego de la caza intensiva y la competencia de la ganadería durante los últimos 100 a 200 años. Un informante confiable, relató a Franklin Chaves, Director del Parque Nacional Santa Rosa, que en 1947-49, cuando aún no era parque, mató a treinta y seis dantas en las bajuras del área. Se dice que, en este mismo lugar, un cazador nicaragüense, a mediados de la década de los sesenta, con perros y en un año, dieciséis jaguares y pumas.

Afortunadamente, la concientización de la población de Costa Rica, diseminada rápidamente, está aliviando la presión de la caza, dando como resultado la conservación de importantes áreas y de los hábitats. Costa Rica ha segregado no menos de veinticuatro parques nacionales y reservas, con un total de 2.093 km² (4,1% del país) N. del E. En julio de 1987 el área protegida suma 9.733,15 km², bajo diversas categorías equivalente al 19.5% del territorio nacional, en los últimos diecinueve años (Bonilla 1979). Sin embargo, en las áreas no protegidas de Costa Rica hay varios aspectos, sutiles y poco comprendidos, sobre la extinción y la reducción poblacional de mamíferos locales. En la mayoría de los hábitats, muchas especies aún existen como individuos muy dispersos, en tránsito de áreas más protegidas, o como individuos que se han ajustado a nuevas dietas. Sin embargo, sus interacciones con fuentes y tipos de alimentos locales, con otros mamíferos y congéneres, han sido interrumpidas, extinguidas, o distorsionadas heterogéneamente hasta un grado muy difícil de reconocer. Las presiones selectivas que cambian rápidamente han producido repertorios ecológicos y de comportamiento que contienen mezclas indescifrables de limitaciones históricas y demandas ambientales. Se requiere mucho cuidado, por ejemplo, en la interpretación de la naturaleza adaptativa del comportamiento de murciélagos tales como: *Artibeus*, *Glossophaga*, y *Carollia* en relación con los ciclos de flor-fruta-insecto, en los potreros y bosques remanentes de las bajuras de Guanacaste. Sin embargo, la descomposición de grandes cosechas de frutas de guapinol (*Hymenaea courbaril*), bajo árboles aislados en cercas de potreros, no es una gran incógnita ecológica, ya que la guatusa o agutí (*Dasyprocta punctata*), que come estas frutas, desapareció de esos pastizales desde hace doscientos años. En resumen, al igual que con otros organismos, las interacciones mamífero-mamífero y mamífero otros grupos, se extinguen antes que sus participantes. Esto es especialmente conspicuo en los hábitats, ricos en interacciones, de Costa Rica (Janzen 1974; Janzen y Martin 1982).

Aunque los estudiosos de la sistemática han estado contribuyendo a nuestro conocimiento de la mastozoología de Centro América por más de cien años, ha sido solo en los últimos veinte que los ecólogos han estado

formulando preguntas y respuestas parciales. Hemos escogido orientar este ensayo alrededor de unas cuantas de esas preguntas ecológicas, aunque tal vez, en algunos casos, la especulación tenga que servir en lugar de las pruebas.

¿Cuán diversa es la fauna de mamíferos de Costa Rica?

Simpson (1964) encontró que la riqueza de especies de mamíferos por unidad de área aumenta desde Canadá hacia Panamá. Posteriormente, Fleming (1973a) y Wilson (1974) analizaron independientemente, al mismo gradiente de riqueza de especies y encontraron que, si se excluyen del análisis a los murciélagos, ese número de especies de mamíferos permanece, aproximadamente igual, desde el centro de Estados Unidos hasta Panamá. En resumen, el aumento en la riqueza de especies con la disminución en la latitud se atribuye, casi exclusivamente, a un aumento en el número de especies de murciélagos. Además, el aumento en la diversidad de especies de murciélagos se debe, primordialmente, a la gran cantidad de especies no insectívoras. Los frugívoros, nectarívoros, piscívoros, hematófagos y carnívoros son esencialmente inexistentes en regiones templadas, pero están bien representados en la fauna de Costa Rica. Sin embargo, un análisis reciente del mismo gradiente (McCoy y Connor 1980) sugiere que, si las unidades de área estudiadas son más grandes, la riqueza de otras especies de mamíferos aumenta a medida que disminuye la latitud.

También, los marsupiales son razonablemente diversos en Costa Rica. La zarigüeya de Virginia. Un "zorro pelón", *Didelphis virginiana*, tiene a Guanacaste como el límite sur de su distribución. Su pariente más tropical, *Didelphis marsupialis*, se encuentra en todo el país (Gardner 1973). Estas dos especies son esencialmente animales carroñeros. Hay dos omnívoros trepadores de mediano tamaño, las zarigüeyas "de cuatro ojos", *Philander oposum* y *Metachirus nudicaudatus*. Morfológicamente, *Metachirus* aparenta estar mejor adaptado a una existencia arbórea, por sus extremidades y cola largas. El marsupial más arbóreo es la zarigüeya lanosa, *Caluromys derbianus*. Este precioso animalito es también omnívoro. Tres especies de pequeñas zarigüeyas, del género *Marmosa*, se encuentran en tierra y en la maleza. Su apariencia es la de musarañas y, probablemente, son equivalentes ecológicos de esos insectívoros. El marsupial más notoriamente diferente es una zarigüeya acuática, *Chironectes minimus*. A estos animales se les puede ver alimentándose, en riachuelos de las bajuras de todo el país y, hace tan sólo diez años, se encontraban todavía en el riachuelo de la Universidad de Costa Rica, en San José.

El orden Insectívora está pobremente representado en los trópicos. Solamente se encuentran tres especies de musarañas (*Cryptotis*), en Costa Rica restringidas a las tierras altas del interior. Pueden existir simpátricamente hasta diez especies de monos y simios, en un bosque pluvial de África Occidental (Booth 1956; Gartlan y Struhaker 1972), incluyendo cinco especies de prosimios

pequeños (Charles-Dominique 1974). Wilson ha visto tres especies de prosimios sobre una misma enredadera en Camerún. De los dieciséis géneros y aproximadamente cincuenta especies de monos del Nuevo Mundo (Mittermeier y Coimbra-Filho 1977), en Costa Rica sólo se encuentran cuatro. Una de estas, el mono ardilla, *Saimiri oerstedii*, está restringido a las tierras bajas del Pacífico al SO del país. Los carablanca o capuchinos (*Cebus capucinus*) son insectívoros, pero se alimentan, en forma oportunista, de una gran variedad de otras cosas. Los monos araña (*Ateles geoffroyi*) son acróbatas aéreos de amplia distribución que, esencialmente, viven en árboles frutales. Los monos aulladores o congos, (*Alouatta palliata*), los más conspicuos de la fauna de primates, son bulliciosos y sedentarios ramoneadores del dosel, alimentándose de hojas y frutas. La riqueza en especies de primates aumenta rápidamente hacia el sur, culminando en la Amazonia brasileña, donde se han identificado veintidós especies en una superficie de 250.000 km² (Mittermeier y Coimbra-Filho 1977).

De las tres especies de conejos en Costa Rica, solamente una (*Sylvilagus brasiliensis*), tiene amplia distribución. Otra especie (*S. floridanus*) tiene el límite sur de su extensión en Guanacaste, y la tercera es endémica de las tierras altas (*S. dicei*).

Aunque unos pocos kilómetros cuadrados de desierto, en el sureste de los Estados Unidos o del Norte de México, pueden tener veinte o más especies de roedores (Findley *et al.* 1975), aun el bosque pluvial de Costa Rica, más abundante en especies, contiene únicamente unas catorce. Esta cifra casi se iguala con las áreas ricas en hábitats del bosque caducifolio del este de los Estados Unidos (Fleming 1973b). El Parque Nacional Santa Rosa, una mezcla de pastizales, bosques caducifolios, colinas rocosas, y bosques perennifolios ribereños, ostenta solamente dos caviomorfos (agutí y paca), un puercoespín (*Coendou mexicanum*), una ardilla (*Sciurus variegatoides*), dos ratas arroceras (*Oryzomys*), una rata trepadora (*Ototylomys phyllotis*), una rata espinosa (*Liomys salvini*), y una rata algodónera (*Sigmodon hispidus*), un total de nueve especies (Bonoff y Janzen 1980). Los bosques boreales de coníferas de zonas templadas pueden tener hasta diez esciuromorfos (Findley *et al.* 1975), y los bosques pluviales tropicales del Viejo Mundo pueden tener desde nueve (Emmons 1975) hasta veintitrés (Muul y Liat 1975). En toda Costa Rica hay solamente cinco especies de ardillas, con un máximo de tres en cualquier bosque en particular.

Las taltuzas (*Macrogeomys*) están representadas por únicamente cuatro especies, todas endémicas restringidas. Los heterómidos, más numerosos en regiones árido-templadas y subtropicales, están representadas en Costa Rica por *Heteromys desmarestianus* en los bosques muy húmedos y por *Liomys salvini* en los bosques secos. A pesar de que han sido registrados veintiocho especies de roedores cricétidos en Costa Rica, casi ninguna es abundante o ampliamente distribuida. La mayor diversidad se encuentra en el género *Oryzomys*, con al menos diez especies. Varias de estas diez especies son arbóreos, como

TABLE 9.1 Marine Mammals Expected in Costa Rican Waters

Scientific Name	Common Name
<i>Tursiops truncatus</i>	Bottle-nose dolphin
<i>Stenella attenuata</i> ^a	Spotted dolphin
<i>S. longirostris</i> ^a	Spinner dolphin
<i>S. coeruleoalbus</i> ^a	Striped dolphin
<i>Delphinus delphis</i> ^a	Common dolphin
<i>Steno bredenesis</i>	Rough-toothed dolphin
<i>Lagenodelphis hosei</i>	Fraser's dolphin
<i>Feresa attenuata</i>	Pygmy killer whale
<i>Peponocephala electra</i> ^a	Melon-headed whale
<i>Lagenorhynchus obliquidens</i>	Pacific white-sided dolphin
<i>Globicephala macrorhyncha</i>	Pilot whale
<i>Pseudorca crassidens</i>	False killer whale
<i>Orcinus orca</i> ^c	Killer whale
<i>Grampus griseus</i> ^a	Risso's dolphin
<i>Physeter catodon</i> ^a	Sperm whale
<i>Kogia simus</i>	Dwarf sperm whale
<i>K. breviceps</i>	Pygmy sperm whale
<i>Ziphius cavirostris</i> ^b	Cuvier's beaked whale
<i>Mesoplodon densirostris</i>	Blainville's beaked whale
<i>M. ginkgodens</i>	Ginkgo-toothed beaked whale
<i>M. carlhubbsi</i> ^c	Hubb's beaked whale
<i>Megaptera novaeanglia</i> ^b	Humpback whale
<i>Balaenoptera acutorostrata</i>	Minke whale
<i>B. physalus</i>	Fin whale
<i>B. edeni</i>	Bryde's whale
<i>B. borealis</i> ^c	Sei whale
<i>B. musculus</i> ^c	Blue whale
<i>Eubalaena glacialis</i> ^c	Right whale

^a Recorded from Costa Rica.

^b Recorded from Panama.

^c Rare possibility.

Tylomys, *Ototylomys*, y *Nyctomys*. Los ratones acuáticos están representados por dos especies de *Rheomys*. Los *Reithrodontomys* de Costa Rica (siete especies) están restringidos en mayoría a las tierras altas, como lo son las dos especies de *Peromyscus*. *Scotinomys*, ratones de tierras altas, son activos durante el día y tienen vocalizaciones perceptibles.

Costa Rica, al igual que otros países neotropicales parece tener una fauna de mamíferos marinos pobre. No es sorprendente la falta de pinnípedos, ya que están esencialmente restringidos a las aguas árticas y templadas (lo cual es probablemente un reflejo de la mayor abundancia de peces en aguas costeras norteñas). Las únicas excepciones son una población de leones marinos (*Zalophus californianus*) en las Galápagos y focas fraile en Hawaii y el Mediterráneo. La foca fraile del Caribe, *Monachus tropicalis*, que se encontraba en las islas cerca de la costa de Honduras, está extinta (Kenyon 1977). Estas focas son un ejemplo clásico de animales, grandes y majestuosos, que no son capaces de ajustarse a la dominación del ambiente por el hombre.

El cuadro 9.1 enumera las especies de cetáceos que podrían esperarse en aguas de Costa Rica (J. G. Mead, com. pers.). Únicamente hay siete especies registradas en sus aguas costeras, y dos más en Panamá.

Una población viable de delfines nariz de botella (*Tursiops truncatus*) parece existir en el Caribe. En octubre de 1976, encallaron en masa más de doscientas ballenas cabeza de melón (*Peponocephala electra*) en Playa Tambor, Bahía Ballena, en la Península de Nicoya. Wilson visitó el lugar y recogió material para estudios posteriores, incluyendo estómagos que contenían "picos" de calamar y pequeñas partes de peces, indicio de que los animales habían comido recientemente. Las razones de estas encalladuras en masa, de animales aparentemente saludables, permanecen desconocidas. Esta especie es una forma pelágica, aparentemente, de amplia distribución, de la cual se conoce poco. Una encalladura similar, de aproximadamente quinientos de estos animales, se presentó en Japón en 1965 (Nishiwaki y Norris 1966).

Los murciélagos, edentados, carnívoros y artiodáctilos se discutirán en secciones posteriores con énfasis en los particulares problemas ecológicos que cada grupo presenta. En resumen, la lista de mamíferos de Costa Rica contiene doscientas especies, de la cual la mitad son murciélagos. Probablemente, la fauna no está en el equilibrio numérico de especies que podría haber albergado la diversidad del hábitat actual antes de la intervención humana. El asunto de la intervención humana, que se discutirá con mayor detalle en una sección posterior, es probablemente más antiguo y complejo de lo que se había pensado.

¿Cómo hacen los mamíferos tropicales para hacerle frente al estrés estacional?

Los rigores climáticos del invierno han jugado un gran papel en moldear las respuestas ecológicas de los mamíferos extratropicales, a las estaciones de fuerte estrés. El problema principal de estas áreas es el enfrentarse con existencias de alimento muy abundantes durante parte del año o muy reducidas o inexistentes durante otra. Las dos adaptaciones más notables de esta estacionalidad son la hibernación y la migración.

En Costa Rica, las temperaturas de una zona cualquiera varían muy poco durante el año, y los recursos alimenticios de la mayoría de los mamíferos, probablemente, son poco afectados por esta variación. Los regímenes de humedad son mucho más variables, y los patrones estacionales de lluvia, sin duda, afectan algunas clases de mamíferos. Para la mayoría de estos animales, el período de estrés es la estación seca, especialmente, en áreas como Guanacaste, que tiene una época seca muy pronunciada de cinco meses. Las respuestas a la estación seca son variables, pero la latencia no es una alternativa viable para mamíferos tropicales por varias razones:

1. Aunque un mamífero de Costa Rica podría entrar en letargo para la época seca, sus depredadores y parásitos

no lo harían, porque su fuente alimenticia (el mamífero en latencia) estaría aún a su alcance. Los mamíferos en letargo serían presa fácil para las serpientes y otros vertebrados adaptados para cazar presas en madrigueras subterráneas y en troncos huecos. Las hormigas arrieras (*Eciton* spp.) y las hormigas de fuego (*Solenopsis* spp.) probablemente consumirían rápidamente a un ratón o a un murciélago en latencia. Los ectoparásitos poiquilotermos sin duda aumentarían su población enormemente si se les liberara de las tareas normales de limpieza y acicalamiento de un anfitrión activo. Estos son problemas que no enfrenta una marmota hibernante en una madriguera cubierta de nieve en Colorado —el invierno está de su lado, aunque haya algunos vertebrados de sangre caliente que continúan activos en el invierno.

2. El letargo requiere el almacenamiento de reservas alimenticias y, cuanto mayor sea la temperatura, más se necesitan reservas diarias (v.g., ver Janzen y Wilson 1974). Puede ser físicamente imposible para un mamífero de cierto tamaño acumular suficiente grasa para sobrevivir un período extenso de letargo, en temperaturas tropicales. Esto puede ser el motivo del porqué algunas poblaciones de murciélagos de zonas templadas de hecho migran hacia el norte en busca de invernáculos más fríos, y del porqué *Myotis velifer*, de las tierras bajas de México, se traslada hacia las tierras altas para invernar (Villa-R. 1966). McNabb (1973) postuló que los murciélagos vampiro no soportan los climas más al norte porque no pueden acumular suficiente grasa para la hibernación.

3. La acumulación de grasa depende de que los recursos sean producidos de tal manera que haya una superabundancia disponible inmediatamente antes de la temporada o estación de estrés. Las densidades de insectos están en su punto más alto al comienzo de la estación lluviosa, tropical y en su punto más bajo al final de la estación lluviosa cuando los mamíferos insectívoros necesitarían la mayor cantidad de alimento para la acumulación de grasa. Aunque más variables, los recursos frutales muestran, aproximadamente, el mismo patrón, y la mayoría de las frutas son tan pobres en nutrientes que harían que la acumulación de grasa fuera fisiológicamente difícil. Las semillas están disponibles durante la época seca, pero hay una merma en su disponibilidad al comienzo de la estación lluviosa, cuando los grandes aguaceros pueden volver inapropiados los lugares subterráneos para una ocupación prolongada. Los mamíferos herbívoros tienen abundantes recursos disponibles al final de la estación lluviosa, aunque probablemente también menos escasez durante la estación seca de lo que parece, ya que los refugios ribereños retienen cantidades sustanciales de vegetación frondosa.

Algunos mamíferos tropicales de hecho acumulan grasa y la usan como una reserva en períodos de mayor estrés. Ejemplos de esto los camellos, las ovejas de cola gorda, el ganado Brahma, y los humanos con esteatopigia. Un toro Brahma puede subsistir en una temporada seca de

tres meses en Africa Oriental, metabolizando la grasa de su joroba, y la habilidad legendaria del camello para sobrevivir en el desierto puede deberse, en gran medida, a las reservas de grasa en su giba. Probablemente, no es un accidente que la grasa esté almacenada en un bulto en vez de estar esparcida como un abrigo tibio justo debajo de la piel.

4. Las tierras altas, con temperaturas más bajas, posiblemente alivien algunos de los problemas asociados con el letargo tropical, especialmente durante la estación lluviosa cuando es común que haya períodos de una semana donde hay poca o ninguna insolación o de actividad de insectos. Sin embargo, es sabido que solamente los heterotermos facultativos, como algunos murciélagos, entran en períodos de letargo en tales situaciones. McNab (1969) encontró que la mayoría de los murciélagos neotropicales que examinó, incluyendo *Artibeus jamaicensis*, son homeotérmicos (temperatura profunda constante del cuerpo endotérmicos). En contraste, Studier y Wilson (1970), encontraron que muchas especies tropicales, incluyendo *A. jamaicensis* y otras especies estudiadas por McNab (1969), eran altamente variables en cuanto a capacidades termorreguladoras; la mayoría de las especies mostraron patrones característicos de endotermos no homeotérmicos. Recientemente, Studier y Wilson (1979) mostraron que estas diferencias son el resultado de la duración en cautiverio. *Artibeus jamaicensis* que era heterotermo al ser capturado, rápidamente se vuelve homeotérmico en cautiverio. Estos autores sugirieron que la regulación térmica depende del estado nutricional de estos animales. En la naturaleza, *A. jamaicensis* se alimenta de frutas que varían, según las estaciones, de escasas a abundantes; unos murciélagos individuales pueden sufrir un período natural de letargo diurno, mientras que animales que tienen acceso libre a alimentos constantes y abundantes nunca entran en letargo.

El almacenamiento de alimento a granel conduce a la acumulación de reservas para un estrés futuro, evitando a su vez los problemas asociados con el letargo. Sin embargo, el almacenaje de semillas y otros recursos, una práctica común entre muchos heterómidos y esciúridos del norte, no es común entre los mamíferos de Costa Rica. *Heteromys desmarestianus* guarda semillas en el bosque pluvial de la Finca La Selva (Vandermeer 1979); y *Liomys salvini* hace lo mismo en los bosques caducifolios de Guanacaste (Fleming y Brown 1975). Sin embargo, ambos pertenecen a una familia de acumuladores (Heteromyidae) que probablemente adquirió este comportamiento por evolución en hábitats desérticos. Son los únicos heterómidos en una fauna de roedores pequeños de cuarenta y cinco especies. Además, probablemente, pierden una parte mucho más grande de sus semillas almacenadas debido a hongos (Janzen 1979) que sus parientes que habitan el desierto y probablemente dependen más de la cosecha diaria de semillas que de sus escondites, (Fleming 1977b). Ciertamente, una proporción mucho más pequeña de las semillas que se encuentran en cualquier hábitat de

Costa Rica, pueden ser escondidas en la tierra sin pérdidas grandes por fungosis y germinación que lo que sucedería en áreas más al norte o más áridas.

De hecho, el estrés de la estación seca tropical probablemente se considera menor que el producido por un invierno del norte. Los recursos alimenticios pueden disminuir o cambiar, pero no se eliminan totalmente para la mayoría de los mamíferos. Durante el año, muchos tipos de recursos alimenticios especializados están continuamente disponibles. Las termitas y las hormigas están disponibles para los osos hormigueros (aunque varían en cuanto a cantidad y calidad con las estaciones), hay sangre de vertebrados para los vampiros, como hay disponibilidad de peces para los murciélagos ictiófagos (*Noctilio leporinus*).

Los mamíferos con dietas más limitadas, a menudo, varían sus recursos alimenticios estacionalmente. Los roedores que se alimentan de semillas durante la época seca, pueden convertirse a insectívoros durante la estación lluviosa o, quizás, pueden adaptar una combinación de frutos, retoños, flores, y hojas. *Micronycteris hirsuta*, un murciélago que se alimenta de insectos grandes en el follaje durante la mayor parte del año, cambia a una gran variedad de frutos del sotobosque durante la estación seca (Wilson 1971b). A menudo, la escasez de alimentos en un área puede estar sincronizada con la abundancia en otra. Las poblaciones de insectos en las colinas abiertas son numerosas durante la época lluviosa, pero muy pobres durante la estación seca. Sin embargo, en hábitats ribeños, sombreados, adyacentes, los insectos son abundantes durante la estación seca (Janzen 1973).

Algunos mamíferos de Costa Rica, al igual que otros animales, sin duda, migran localmente para escaparse de los efectos estacionales. En las áreas de bosque caducifolio atravesadas por franjas de vegetación perennifolia a lo largo de ríos permanentes (v.g., Ríos Cañas, Corobicí, Tempisque, y Potrero que fluyen desde la cordillera volcánica a través de Guanacaste hasta el mar), los congos habitan el bosque caducifolio durante la estación lluviosa y se retiran a la vegetación ribericina durante la época seca. Cuando aún había bosques (y ríos), en la estación experimental de Finca Taboga del Ministerio de Agricultura y Ganadería (1965-70), los vimos en grupos de quizás una tropa por cada 0,5 km o menos, a lo largo del Río Higuierón, en marzo. Aparentemente, los murciélagos frugívoros y nectarívoros que aparecen en grandes números en ciertas especies de árboles en flor y con frutos en Guanacaste, (*Hymenaea courbaril*, *Crescentia alata*, *Bauhinia unguilata* y *B. pauletia*, *Anacardium excelsum*, *Spondias mombin*, *Brosimum alicastrum*, *Piper* spp., *Andira inermis*, y *Ficus* spp.) pueden trasladarse hasta decenas de km en busca de poblaciones de estos árboles que estén con frutos. Las dantas y los pecaríes se trasladan a los pantanos alrededor de la Laguna de Corcovado donde hay *Raphia taedigera* en el Parque Nacional Corcovado durante la estación seca, cuando están cayendo los frutos de esta palmera.

¿Por qué son frugívoros tantos carnívoros costarricenses?

Los carnívoros costarricenses comprenden seis félidos, dos cánidos, seis prociónidos, y siete mustélidos. Se sabe o se supone que todos, excepto la nutria (*Lutra longicaudus*) y el puma (*Felis concolor*) consumen grandes cantidades de frutas. N. del E. se ha documentado el consumo de frutos de *Persea schiedeii* por pumas de Talamanca. Las mofetas en cautiverio (*Mephitis macroura*) cuando se les ofrece bananos, huevos y carne, en el Parque Nacional Santa Rosa, comen los bananos con la misma frecuencia que los otros cebos. Las heces del coyote (*Canis latrans*) en Santa Rosa están llenas de semillas de *Chomelia spinosa*, *Cissus rhombifolia*, *Alibertia edulis*, *Manilkara zapota*, *Ficus* spp., y *Genipa americana*. Las heces de *Eira barbara* y de *Procyon lotor* casi siempre están llenas de semillas de una gran variedad de especies. Los pizotes (*Nasua narica*), las martillas (*Potos flavus*) y los olingos (*Bassaricyon sumichrasti*) son conocidos ampliamente como frugívoros; los pizotes se tragan frutos enteros tan grandes como *Spondias Mombin* (1-2 cm de largo, 1,5-2 cm de diámetro) y defecan las semillas enteras. Por no tener estos animales estómagos complejos ni ciegos digestivos, probablemente, todos son agentes de dispersión que muy raras veces digieren las semillas, y sospechamos que las retienen menos de 72 horas. Probablemente, se tragan la pulpa sin masticar el fruto, y por lo tanto las frágiles semillas, que serían molidas por las muelas de un herbívoro, pueden sobrevivir el viaje a través del sistema digestivo de un carnívoro. Los carnívoros a menudo se tragan semillas grandes que un herbívoro rechazaría. Si son "buenos o malos" agentes de dispersión, depende de la biología de la planta.

El hecho de que los carnívoros pueden convertirse fácilmente en consumidores de frutos maduros (pero no de follaje o de frutos verdes, ni son depredadores de semillas) probablemente se basa en que los frutos maduros dispersados por animales son diseñados, evolutivamente, para ser consumidos por vertebrados, como aves, murciélagos, monos, dantas, caballos y guatusas. Por ser similares los sistemas digestivos de los vertebrados, es probable que al haber una fruta que puede ser consumida por un agente de dispersión específico, esta fruta también sea comestible para muchas otras especies. Además, parte del diseño de una fruta "buena" no es sólo incluir en ella azúcares, vitaminas, proteínas y lípidos como recompensa, sino también que estos ingredientes deben estar en "envases celulares" desde los cuales puedan ser fácilmente extraídos por los animales adecuados. Por tener los carnívoros tractos digestivos evolucionados para la extracción de nutrimentos de tejidos casi digeridos en su totalidad (debe compararse la facilidad con que se digiere un kilo de carne y grasa con la dificultad de digerir un kilo de ramas y hojas), algunas clases de frutos deben ser similares en lo posible a los alimentos consumidos originalmente por los carnívoros.

Desde luego, debemos considerar otro enfoque y especular que si la multitud de especies de árboles o de

frutos que son consumidos por carnívoros costarricenses (y de otros lugares tropicales) fueran nativos del sur de Canadá, quizá los carnívoros nortefños serían tan frugívoros como sus parientes tropicales. Es un hecho que los osos, zorros, mapachines, y coyotes de las zonas templadas consumen algunas especies de frutos jugosos o carnosos cuando están disponibles. Quizás, el término "carnívoros" está equivocado; aunque obviamente tienen rasgos especializados para capturar y consumir animales de presa; es probable que en algún momento fueron altamente frugívoros.

Una explicación del aumento en la frugivoría entre los carnívoros, es el incremento en el número de formas arbóreas. La zorra gris o tigrillo (*Urocyon cinereoargenteus*), y el toluco (*Eira barbara*) generalmente se alimentan en los árboles. Hasta cierto grado todos los prociónidos son arbóreos, y las martillas y olingos son totalmente arbóreos. Todos los gatos también son arbóreos hasta cierto punto, aunque no sabemos de qué modo adquieren los frutos (v.g., *Manilkara zapota*) cuyas semillas aparecen en sus heces.

¿Por qué los cazadores de ratones se convierten en cazadores de murciélagos en los trópicos?

Los primeros veinticinco años de este siglo fueron de intensa labor dedicados a la descripción de la fauna de roedores de Norteamérica templada. Los mastozoólogos de esta época, como C. Hart Merriam, Vernon Bailey, Edgar Mearns, E. A. Goldman, y E. W. Nelson, fueron primordialmente sistemáticos con una inclinación hacia la historia natural. La diversidad de la fauna de roedores y la facilidad para capturarlos produjo un período de estudios ecológicos, descriptivos, durante los siguientes veinticinco años del siglo. Los últimos treinta años han sido del gran florecimiento de estudios que tratan de la dinámica de poblaciones y de la ecología de la comunidad.

Durante la primera mitad del siglo, los trabajos o los estudios sobre murciélagos estuvieron esencialmente limitados a la sistemática y a estudios menores, anecdóticos. La dificultad de estudiar a los animales, de voladores nocturnos, se obvió en parte por el descubrimiento de que se podía capturar a los murciélagos con las redes finas ("de niebla") que se utilizan para capturar aves.

Aunque los antiguos naturalistas pudieron obtener grandes cantidades de murciélagos neotropicales, a menudo tenían únicamente pocos especímenes, que fueron enviados a los museos europeos para su descripción por los taxónomos. Estos primeros naturalistas no conocían en su totalidad, las adaptaciones poco comunes de los murciélagos neotropicales —prueba de ello es la profusión de nombres genéricos asignados a las especies frugívoras que equivocadamente creían eran vampiros (*Vampyrum*, *Vampyrops*, *Vampyressa*, *Vampyriscus*, *Vampyrodes*).

La práctica de captura de especímenes con redes ya se había establecido cuando los mastozoólogos empezaron sus ensayos ecológicos con animales tropicales. Los interesados en el estudio ecológico de los pequeños mamíferos tropicales pequeños encontraron una fauna de

roedores muy pobre que a su vez era más difícil de muestrear que su contraparte de las zonas templadas. También encontraron una fauna, muy numerosa e interesante, de murciélagos que se podría estudiar muy fácilmente con el uso de las redes.

Aunque esas añagazas abrieron nuevas vías de investigación, de ninguna manera constituyen una técnica perfecta de muestreo. Ya que los murciélagos no se distribuyen en el ambiente al azar, deben colocarse las redes en los lugares en donde probablemente se encuentren, cerca de sus refugios, a través de sus corredores y cerca de fuentes de agua y de alimentos. Las redes se colocan a nivel de suelo, de modo que las especies que, generalmente, vuelan en o cerca del dosel, no sean atrapadas. Muchas especies, principalmente, de insectívoros, tienen sistemas muy sofisticados de ecolocalización capaces de detectar las redes. La mayoría de las especies pueden memorizar la ubicación de la red y, por lo tanto, esquivarla. A menudo, los depredadores son atraídos a una red llena de murciélagos bulliciosos, de modo que una zarigüeya puede obtener una comida fácil en las redes que no están bien vigiladas. Los estudiantes que no están acostumbrados a trabajar con murciélagos son fácilmente mordidos al tratar de quitarlos de las redes y la posibilidad de contraer rabia por uno de estos mordiscos, aunque poco probable, preocupa a mucha gente.

A pesar de todos estos problemas, el uso de las redes ha adelantado el conocimiento de la fauna de murciélagos en Costa Rica, que cuenta con nueve familias, cincuenta y dos géneros, y ciento tres especies. En comparación, los números para los Estados Unidos son, cuatro, quince, y cuarenta. Ecológicamente, la diversidad es aún más sorprendente, debido a que todas las especies de los Estados Unidos son insectívoras, con excepción de unas pocas frugívoras e insectívoras que migran hacia el extremo suroeste del país durante el verano. La fauna costarricense incluye cerca de cuarenta y tres insectívoros, veinticinco frugívoros, once nectarívoros, tres que se alimentan de sangre, dos carnívoros, uno que come pescado, y dieciocho que se alimentan de una combinación de todos estos alimentos. Conforme se conoce mejor los detalles de los hábitos alimenticios, la mayoría de las especies son relegadas a esta última categoría (Gardner 1977).

La técnica de forrajeo mejor conocida de los murciélagos en todo el mundo es la caza de insectos al vuelo (Wilson 1973a). Estos murciélagos, incluyendo los miembros costarricenses de las familias Emballonuridae, Mormoopidae, Natalidae, Furipteridae, Tyropteridae, Vespertilionidae y Molossidae, tienen sistemas de ecolocalización tan evolucionados que les permite perseguir y capturar los insectos al vuelo (Novick 1977). Quizás, se conoce más acerca de la organización social y del forrajeo en los murciélagos de la familia Emballonuridae que de cualquier otro grupo en Costa Rica, gracias al excelente trabajo de Bradbury y Vehrencamp (1976a, 1977a, b). Estos autores estudiaron cinco especies (*Rhynchonycteris naso*, *Saccopteryx leptura*, *Saccopteryx bilineata*, *Balantiopteryx plicata*, *Peropteryx kappleri*) que clasifican los recursos alimenticios según el tamaño de

la presa y la división del hábitat. Las especies más pequeñas tienden a forrajear en grupos mientras que las más grandes lo hacen solitariamente; todas acomodan sus áreas de búsqueda según cambian los patrones estacionales de abundancia de insectos. La regla fue de grupos pequeños de dos a diez murciélagos para *S. leptura* y *P. kappleri*; de cinco a cincuenta para *R. naso* y *S. bilineata* y de grandes colonias de cientos de individuos de *B. plicata*.

Rhynonycteris naso es una de las especies de murciélagos costarricenses más pequeñas (4,5 g) y sus nidos en troncos expuestos y en farallones, generalmente cerca de suministros de agua, son notables. En sus refugios se colocan de 2 a 4 cm uno de otro, a menudo en una columna vertical. Están marcados crípticamente con un pelaje grisáceo con líneas blancas en zigzag, y cuando se les molesta vuelan a cualesquiera de los tres a seis sitios que cada colonia usa para descansar. La colonia mantiene una territorialidad sobre los cursos de agua adyacentes y subdividen el área socialmente. Las hembras adultas forrajean juntas en el centro del territorio, mientras que las menores y los machos ocupan la periferia y defienden el territorio contra los congéneres de otras colonias. Las colonias están compuestas de números iguales de machos y hembras aproximadamente, aunque puede haber una dominación jerárquica entre los machos.

Saccopteryx bilineata fue la primera especie de murciélagos en que se documentó y se describió claramente una organización social basada en forma de serrallo (Bradbury y Emons 1974). Los machos defienden el territorio, que en general, se encuentra entre las gambas de los grandes árboles. Cada territorio, de cerca de 2 m² contiene de una a ocho hembras. Los machos tienen un gran repertorio de despliegues vocales, visuales y de olfato que por lo regular ponen en juego en los sitios de descanso.

La familia Mormoopidae es endémica de los neotrópicos, emparentadas tan ligado con Phyllostomidae que anteriormente se consideraba como una subfamilia de esta (Smith 1972). Estos murciélagos, representados en Costa Rica por cuatro especies del género *Pteronotus*, por mucho tiempo han sido los sujetos favoritos para los estudios de ecolocalización (Novick 1977) debido, en parte, a sus sistemas de alta intensidad, muy especializados.

Las familias Natalidae, Furipteridae, y Thyropteridae también son endémicas de los Neotrópicos. El murciélago de ventosas (*Thyroptera*) descansa arrollado en el interior de hojas de *Heliconia* y para esto está especialmente adaptado, pues se adhiere en el interior de estas hojas por medio de ventosas que tiene en sus muñecas y en sus tobillos (Findley y Wilson 1974; Wilson y Findley 1977). Estos murciélagos pequeños (4g) forman colonias de uno a nueve individuos de ambos sexos y de edades variadas, con una densidad de cerca de cuatro colonias por hectárea en la Península de Osa. Las colonias son socialmente cohesivas, y debido a la naturaleza efímera de sus lugares de descanso, cada murciélago puede ocupar una hoja solo unos pocos días, debiendo trasladarse a una nueva, de tamaño apropiado (50 a 100 mm de apertura), muy a menudo.

La familia Vespertilionidae es cosmopolita y en ella se encuentran la mayoría de los miembros de la fauna de murciélagos de las zonas templadas. Aunque en Costa Rica hay doce especies, rara vez se les encuentra debido, probablemente, a la combinación de sus escasos números y a la dificultad para capturarlos en redes de niebla. La mitad de las especies costarricenses pertenecen al género *Myotis*, que cuenta con cerca de sesenta especies en todo el mundo, y es el mamífero más ampliamente distribuido, a excepción de *Homo*. Las dos especies de *Lasiurus* son migratorias, pero, se les ha estudiado tan poco en Costa Rica que no sabemos de la existencia de poblaciones que residan aquí. Todos los vespertilionidos de Costa Rica son insectívoros aéreos y deben forrajear dentro del dosel del bosque o debajo de éste.

La familia de cola libre, Molossidae, es también insectívora aérea, y se caracteriza por su vuelo rápido a grandes alturas (Findley, Studier, y Wilson 1972) y generalmente forrajea por encima del dosel del bosque o sobrevolando cursos de agua. Rara vez se pueden ver las once especies costarricenses, aunque en los áticos de las casas son comunes algunos de estos molosidos. Aunque ninguna de estas especies ha sido estudiada en forma intensiva, en Costa Rica, el murciélago mexicano *Tadarida brasiliensis* es migratorio y se le ha estudiado en forma extensiva en los Estados Unidos e intensivamente en las cavernas de Carlsbad (Constantine 1967; Geluso, Altenbach, y Wilson 1976; Wilson, Geluso, y Altenbach 1978; Altenbach, Geluso, y Wilson 1979).

Otro patrón de forrajeo común de los murciélagos insectívoros es el de volar a ras del follaje y los insectos grandes se capturan las hojas o en el suelo. Algunos filostómidos, de la subfamilia Phyllostominae, también se alimentan de esta manera. Todos estos murciélagos tienen una gran cantidad de características morfológicas en común, que incluyen las orejas largas, las alas cortas y anchas. Pueden moverse a través del follaje lentamente y con gran maniobrabilidad, aunque se desconoce cómo pueden diferenciar entre los insectos y el substrato.

Las dos especies de murciélagos noctilionidos, *Noctilio albiventris* y *N. leporinus*, tienen patrones de forrajeo que pueden incluir alguna combinación de insectivoria aérea y rastreo de follaje. *Noctilio albiventris* forrajea solitario a lo largo de rutas, cerca de 1 m sobre la superficie de cursos de agua. Aparentemente, estos murciélagos cazan insectos en el aire, aunque sus grandes patas traseras sugieren que ocasionalmente pueden atrapar insectos y peces pequeños en la superficie del agua. El filostómido *Macrophyllum macrophyllum* puede forrajear en sitios similares con los mismos resultados (Gardner 1977). El murciélago pescador, *N. leporinus*, ha llevado este comportamiento un paso más allá y se especializa en atrapar peces pequeños en la superficie del agua o muy cerca de ella: forrajea sobre agua dulce o salada.

Otros filostómidos han desarrollado un comportamiento de forrajeo similar sobre la tierra. *Tonatia* y *Mimon* rasan el follaje en busca de insectos aunque, en ocasiones, capturan vertebrados pequeños como lagartijas. *Trachops cirrhosus* también rasa el follaje aunque su especialidad es

la captura de ranas del piso del bosque (M. Tuttle, com. per.). El próximo paso lógico es el de los carnívoros, *Phyllostomus hastatus*, *Chrotopterus auritus* y especialmente *Vampyrus spectrum*, Vehrencamp, Stiles, y Bradbury, encontraron, por medio de rastreo por radio, que la presa principal de *V. spectrum* en los bosquecillos caducifolios en Guanacaste, lo constituyen aves dormidas, se cree que usan el olfato para localizar la presa. Los murciélagos, aparentemente, se concentran en los pájaros dormidos en la vegetación y no en huecos en los árboles; sus víctimas pesaron de 20 a 150 g. Muchos de los objetos de presa descansan en comunidades o tienen un fuerte olor.

El último tipo principal de forrajeo se encuentra en los murciélagos vampiros, de la familia Desmodontidae, de la cual hay tres representantes en Costa Rica. El vampiro común *Desmodus rotundus*, ha recibido la mayor atención (McNab 1973; Turner 1975). Aunque, originalmente, quizás, se adaptó para alimentarse de mamíferos grandes, como venados, dantas y pecaríes, los vampiros han encontrado nuevas y abundantes fuentes de alimentos en los ganados domésticos. El estudio de Turner (1975), en La Pacífica, describe los detalles básicos de su historia y documenta las presas más apetecidas, que incluyen terneros y hembras en celo, con preferencia del ganado suizo sobre el Brahma. Estas preferencias se deben probablemente a la disponibilidad prolongada de las presas elegidas, mientras están dormidas o quizás también a su química sanguínea.

Debido a su extraordinario modo de vida, *Desmodus* muestra una gran variedad de adaptaciones interesantes, incluyendo sus habilidades locomotoras en el suelo, inigualadas por otros murciélagos (Altenbach 1979). Estos murciélagos tienen el sentido del olfato sumamente desarrollado (Schmidt 1973), así como el de la vista (Chase 1972) pero su sistema de ecolocalización es de baja intensidad (Novick 1977). Su dentición es altamente especializada; los incisivos son agrandados para poder sacar pequeños trozos de carne y los carnasiales cremolares son casi vestigiales (Phillips, Grimes, y Forman 1977). La saliva contiene anticoagulantes para que la sangre de sus víctimas continúe fluyendo, una vez que muerde el murciélago (DiSanto 1960). El tracto digestivo está modificado para poder recibir grandes cantidades de sangre (15 ml por día), que es baja en carbohidratos y grasa, pero alta en proteínas. Esto causa una rápida excreción de orina altamente concentrada después que los murciélagos llegan a sus lugares de descanso, con los consecuentes problemas del equilibrio de líquidos (McFarland y Wimsatt 1969).

Los vampiros constituyen un problema para los ganaderos, debido tanto a los efectos directos de la pérdida de sangre de los animales y a las complicaciones indirectas, como las infecciones de los mordiscos y al peligro de contraer otras enfermedades, especialmente la rabia paralítica. Por ello se han iniciado programas de control de rabia en muchos países de América Latina que normalmente incluyen la destrucción de poblaciones de vampiros. De este modo, el hombre ha dado al vampiro una dosis doble de determinismo ambiental—primero por haber introduci-

do el ganado que hizo que aumentaran grandemente las poblaciones de vampiros y luego controlando poblaciones selectas que interfieren con sus actividades ganaderas. En una población cautiva, en los Jardines Zoológicos de Cincinnati, Milles (1980) vio a los compañeros de una colonia alimentando a una hembra que acababa de dar a luz, llevándole sangre de una vasija y luego regurgitándola. En una ocasión, cuando la cría tenía apenas unas pocas semanas y aún estaba amamantándose, la misma madre regurgitaba la sangre, permitiendo que el pequeño la tomara de su hocico.

Diaemus youngii, pariente cercano de *Desmodus*, se alimenta principalmente de sangre de aves (Sazima y Uleda 1980). Estos murciélagos son expertos en llegar sigilosamente por el lado inferior de una rama hasta un pájaro en su percha, mordiéndolo en un dedo o en la pierna. Aparentemente, esta especie es poco común en Costa Rica, aunque se han capturado algunos ejemplares en la Finca La Pacífica en Guanacaste (Gardner, Laval, y Wilson 1970) y en el Parque Nacional Santa Rosa (T. Fleming com. pers.).

La tercera especie de vampiros *Diphylla ecaudata*, también es poco común en Costa Rica, aunque se le conoce de la Península de Osa (Starrett 1976); nosotros hemos capturado individuos en la Finca Paloverde en Guanacaste. Esta especie también se alimenta de sangre de aves (Gardner 1977).

Las especies frugívoras de Costa Rica pertenecen principalmente a las subfamilias de filostómidos Stenodermatinae y Carolliinae. La mayoría de estas especies tienen sus lugares de descanso en el follaje en grupos pequeños o solitariamente. Algunas especies cortan hojas para construir techos sobre sus lugares de descanso. En este grupo se incluye a *Uroderma bilobatum*, *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus phaeotis*, *A. Watsoni*, y *Ectophylla alba* (Foster y Timm 1976). *Ectophylla alba* es una de las pocas especies que son, casi totalmente, blancas. Estos murciélagos diminutos descansan en grupos pequeños en el lado inferior de las hojas de *Heliconia*, las que modifican para formar como tiendas de campaña cortando huecos a ambos lados de la vena central (Timm y Mortimer 1976). Tienen una capa no común de melanina subcutánea que cubre el cráneo y que ofrece la protección que de otro modo obtendrían de una piel más oscura (Gardner y Wilson 1971).

Artibeus jamaicensis es uno de los murciélagos neotropicales mejor estudiados (Morrison 1978a,b, 1979; Janzen et al. 1976; Fleming 1971). Los higos constituyen un alimento muy apreciado para estos murciélagos, y mucha de su historia natural ha sido estudiada en la Isla Barro Colorado de Panamá, en donde hay gran cantidad de higuerones (*Ficus* sp.). Los machos defienden sus harenas en cuatro a once árboles huecos. Morrison (1978a) usó la radio para seguir su patrón de vuelo de rutina hasta un árbol de higo, de donde tomaban el fruto y volaban hasta cientos de metros para colgarse y consumir su alimento. Luego, vuelven por otro fruto, consumiendo hasta 10 higos por noche de este modo. Se puede reconocer un comedero por la cantidad de fragmentos masticados de *Ficus* que se

acumula debajo. Hemos visto áreas en Barro Colorado en donde la tierra está llena de estos desechos cubriendo varios metros cuadrados. Estos murciélagos comen más higos que los requeridos con fines calóricos, y producen orina muy diluida en comparación con la de la mayoría de los mamíferos (E. H. Studier, com. pers.). Esto sugiere que están digiriendo cantidades excesivas de frutos para obtener suficientes minerales menores u otros nutrimentos escasos, como sal y proteínas. No se sabe por qué se alejan del árbol para consumir las frutas.

En la subfamilia Carollinae hay solamente un género, *Carollia*, con cuatro especies en Costa Rica. *Carollia perspicillata* ha sido objeto de estudios intensivos con respecto al comportamiento de forrajeo en el Parque Nacional Santa Rosa (Heithaus y Fleming 1978). Estos murciélagos tienden a descansar en colonias de más de cien individuos en cuevas pequeñas, aunque algunos individuos descansan en árboles huecos y solitariamente en la vegetación. De estos abrigos diurnos, los murciélagos vuelan un promedio de 1,6 km hacia sus comederos, y tienen un promedio de 1,5 km en ir y venir entre dos a seis comederos. *Piper* spp. Constituye más del 50% de su dieta, y sus abrigos nocturnos se encuentran generalmente de 30 a 40 m de distancia de las fuentes de alimento. Estos murciélagos efectúan hasta 40 viajes por noche entre sus comederos y los sitios nocturnos de descanso. Este patrón es parecido al descrito para *Artibeus jamaicensis*, que se alimenta de higos (Morrison 1978a), excepto que *Artibeus* hace menos viajes con frutos más grandes y a mayores distancias (también ver Janzen et al. 1976).

Los murciélagos nectarívoros de Costa Rica pertenecen principalmente a la subfamilia de filostómidos Glossophaginae. Estos murciélagos, de rostro y lengua característicamente alargados y dentición reducida, revolotean frente a las flores para alimentarse de su néctar y polen. La especie más común del país es *Glossophaga soricina* de los bosques de crecimiento secundario, que se alimenta de frutas y, ocasionalmente, de insectos y de néctar (Howell y Burch 1974; Gardner 1977). Por lo menos un filostómido *Phyllostomus discolor*, también se alimenta principalmente de néctar y de polen (Gardner 1977). Heithaus, Fleming y Opler (1975) encontraron cantidades considerables de polen en las especies frugívoras *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. phaeotis*, *Sturnina lilium*, y *Carollia perspicillata*. Sus datos sugieren que hay cambios estacionales entre frugivoría en la estación húmeda y nectarivoría en la seca. Los patrones de visitas que encontraron Heithaus, Opler y Baker (1974) varían entre el murciélago grande *Phyllostomus discolor* y el pequeño *Glossophaga soricina* y entre las manchas de *Bauhinia pauletia* en la Finca La Pacífica. Los individuos de *Phyllostomus discolor* forrajean en grupos, agarran las ramas altas de la planta y tiran las flores hacia abajo, beben el néctar y, aparentemente, se concentran en *Bauhinia*. Los individuos de *Glossophaga soricina* forrajean solitariamente, revolotean frente a las flores altas como las bajas, toman pequeñas cantidades de néctar y, aparentemente, se especializan menos sobre *Bauhinia*.

Esta diversidad, en el uso de los recursos por los murciélagos, hace posible comparar y contrastar las faunas de distintas partes del mundo. Los zoogeógrafos analíticos normalmente comparan los valores de traslape calculados sobre la base de los taxa que comparten diferentes regiones (Simpson 1964; Wilson 1964). Este tipo de análisis muestra que la fauna neotropical de murciélagos es la más íntimamente emparentada con la Neártica, resultado que no es sorprendente, ya que el patrón común en todo el mundo es para áreas contiguas más semejantes (Wilson 1973a). Sin embargo, un análisis similar basado en la diversidad trófica revela que los resultados ecológicos más satisfactorios en la fauna neotropical son más parecidos a la australiana, la oriental, y la etíope, y menos a las neárticas y paleárticas (Wilson 1973a).

La diversidad trófica de los murciélagos se correlaciona con varios aspectos morfológicos. Una de las más interesantes correlaciones es entre los hábitos alimenticios o el tipo de forrajeo y el tamaño del cerebro (Eisenberg y Wilson 1979). Las relaciones más bajas entre el peso del cerebro y el peso corporal se encuentran en los insectívoros aéreos y las más altas en los frugívoros y nectarívoros. El tamaño del cerebro en los rasadores de follaje, los pescadores, los vampiros y en los carnívoros, es más bien intermedio.

El cerebro de los insectívoros aéreos es tan pequeño como el de los miembros primitivos y existentes del orden Insectívora. Supuestamente, los murciélagos han evolucionado de insectívoros terrestres y el tamaño del cerebro ha correlacionado parejamente a los comportamientos de forrajeo y de hábitos alimenticios. Quizás, la captura de insectos voladores se puede llevar a cabo meramente por un patrón (de comportamiento) estereotipado basado en la ecolocalización. Por otro lado, los frugívoros pueden necesitar de cerebros más grandes para acomodar los impulsos de una gran cantidad de modalidades sensoriales que se usan en la localización y el consumo de recursos alimenticios, que a su vez están programados estacionalmente. No solamente deben saber en dónde encontrar su alimento en el momento actual, sino que también deben elaborar un censo del hábitat suficientemente bueno para saber adónde encontrar el alimento la semana próxima. Este mismo procedimiento fue postulado para los orangutanes (Hardy y Bennett 1979).

Estas correlaciones atraviesan las líneas filogenéticas de tal manera que el paralelismo resulta poco probable. La relación entre el peso del cerebro y el corporal en los filostómidos costarricenses es comparable con el de los pteropódidos del Viejo Mundo los zorros voladores, que también se alimentan de frutas y de néctar. De igual manera, las relaciones de peso cerebro/cuerpo bajas, que se ven en los insectívoros aéreos del Nuevo Mundo se encuentran también en los grupos endémicos del Viejo Mundo.

Antes de abandonar el tema de los murciélagos, debemos repasar, brevemente, algunos de los patrones demográficos interesantes que están siendo descubiertos. Los mamíferos terrestres pequeños tienden a alcanzar la madurez sexual en unos pocos meses y tienen períodos de

gestación cortos y camadas grandes, varias de ellas por año y viven, únicamente, uno o dos años. Al contrario, la mayoría de los murciélagos necesitan de varios meses a un año para alcanzar la madurez sexual, tienen períodos de gestación de 2 a 6 meses, un solo hijo por camada, únicamente una o dos camadas por año, y alcanzan una edad hasta de 30 años (Keen y Hitchcock 1980).

El comportamiento reproductivo de los murciélagos costarricenses muestra cuatro patrones básicos que se cree son un proceso continuo (Wilson 1973b). El ciclo básico en las especies de la zona templada es para producir únicamente una camada por año en una época en que los recursos alimenticios son abundantes. Este patrón se ve en Costa Rica en muchas especies insectívoras (Wilson y Findley 1971; Mares y Wilson 1971; Fleming, Hooper, y Wilson 1972; Bradbury y Vehrencamp 1977b). Estos murciélagos tienden a programar sus esfuerzos reproductivos de modo que se destetan las crías cuando hay mayor disponibilidad de alimentos (generalmente a la entrada de la estación lluviosa).

La mayoría de las especies frugívoras y nectarívoras tienen dos camadas por año (Wilson 1979). Algunas de las especies insectívoras puede seguir este patrón si en sus hábitats hay recursos alimenticios estables (Bradbury y Vehrencamp 1977b). El patrón típico de las especies frugívoras y nectarívoras es el de destetar la primera cría al principio de la estación lluviosa, luego tienen un estro postparto, y destetan la segunda cría al final de esta época. Luego sigue un período de diapausa sexual, que generalmente dura unos pocos meses, para comenzar de nuevo el ciclo. Una variación interesante de este patrón se ve en *Artibeus jamaicensis* (Fleming 1971), que tienen un estro postparto después de la segunda camada pero el blastocisto implantado se desarrolla muy lentamente durante toda la época lluviosa, hasta entrada la época seca. Luego se acelera el desarrollo y la cría está lista para el destete durante el tiempo en que normalmente se destetan las primeras crías del año en otras especies de murciélagos.

Myotis nigricans, un vespertiliónido insectívoro pequeño, sigue el tercer patrón del poliestro estacional. Se producen hasta tres camadas sucesivamente cada año, con una diapausa sexual corta al final de la estación lluviosa (Wilson y Findley 1970; Wilson 1971a).

El cuarto patrón, poliestro no estacional, se ve en los vampiros, *Desmodus rotundus* (Wilson 1979). Estos murciélagos gozan de una fuente de alimentos relativamente estable, y en la mayoría de los lugares tienden a reproducirse durante todo el año; sin embargo, los períodos largos de gestación (6-7 meses) y de lactancia (3-9 meses) quizás implican que las hembras, individualmente, producen menos crías por año (Schmidt y Manske 1973).

En resumen, los ciclos reproductivos en los murciélagos parecen estar fuertemente influenciados por la disponibilidad de alimentos, lo que a su vez se correlaciona fuertemente con los patrones estacionales de precipitación. En apariencia, en la mayoría de los casos, los patrones de reproducción se encauzan hacia el destete en las épocas más favorables, y el estrés de la gestación y de la lactancia son menos críticos de lo que se suponía

anteriormente (Fleming, Hooper, y Wilson 1972; Bradbury y Vehrencamp 1977b; Wilson 1979).

¿Qué es especialmente tropical de la fauna de mamíferos costarricenses?

Los monos, los osos hormigueros, los perezosos y los murciélagos no insectívoros son mamíferos ecológicamente especiales que se encuentran en Costa Rica. Los pequeños roedores costarricenses pequeños no parecen ser especialmente diferentes de sus contrapartes extratropicales. Las guatusas y los tepezcuintes parecen no ser de los trópicos, aunque su gran tamaño, sus camadas pequeñas, el prolongado cuidado de las crías y su gran longevidad constituyen, hasta cierto punto, rasgos paralelos con los de roedores de las zonas templadas, como los castores y puercoespines, armadillos, saínos, prociónidos frugívoros y marsupiales que también invaden los hábitats extratropicales. Aparte de una pequeña tendencia hacia una frugivoría incrementada ya discutida, los carnívoros tropicales son poco excepcionales.

HORMIGUEROS

Los mamíferos que comen principalmente hormigas y termitas se encuentran en todos los trópicos del mundo y rara vez fuera de ellos (cf. Bequaert 1922), aunque los osos se aproximan a este hábito dietético con respecto a las hormigas en ciertas épocas del año. Cada tipo principal de hormiguero— equidnas, pangolines, hormigueros africanos, y osos hormigueros —probablemente evolucionó independientemente. Casi todos carecen de dientes, tienen lenguas largas, pegajosas, garras grandes y patas fuertes. Probablemente, los osos hormigueros están excluidos de las regiones extratropicales debido a la ausencia de grandes colonias de termitas (Y. Lubin, com. per.) y también porque las grandes colonias de hormigas generalmente son inaccesibles durante el invierno.

Los tres osos hormigueros costarricenses son muy diferentes entre sí. El oso hormiguero gigante (*Myrmecophaga tridactyla*) es un habitante terrestre, del bosque grande (20 kg). *Tamandua mexicana* de tamaño medio, es trepador. Es el oso hormiguero que se encuentra con más frecuencia en Costa Rica, tanto en el suelo como en los árboles. La especie más pequeña, el hormiguero sedoso, (*Cyclopes didactylus*), es casi totalmente arbóreo y rara vez se deja ver.

PEREZOSOS

Las dos especies son *Bradypus variegatus*, perezoso de tres dedos, y *Choloepus hoffmani*, el de dos dedos. Ambos están especializados para poder ingerir pequeñas cantidades de alimentos muy difíciles de digerir, principalmente hojas maduras de árboles. Los perezosos ocupan menos recursos por día que la mayoría de los mamíferos y tienen una serie de características propias, tales como su

proverbial comportamiento letárgico, períodos largos entre defecaciones y una temperatura corporal variable, casi poiquilotérmica (Goffart 1971; Montgomery y Sundquist 1978).

Generalmente, es más fácil ver a *Bradypus* porque está activo durante el día, mientras que *Choloepus* es nocturno y pasa el día durmiendo, a menudo entre grandes montones de hojas (Montgomery y Sundquist 1978). Ambos tienen piel excepcionalmente gruesa. En la Isla Barro Colorado hay 8,5 individuos de *Bradypus* por hectárea, lo que se considera una densidad alta para un mamífero tropical grande (Montgomery y Sundquist 1975). Cada animal ocupa un territorio de menos de 2 ha y puede comer tanto las hojas maduras como las tiernas de cincuenta árboles de hasta treinta especies. Su digestión es tan lenta, que las tasas deben medirse en días y no en horas. Los perezosos descienden del dosel aproximadamente una vez por semana para defecar. Aunque no hay análisis de sus heces, éstas, probablemente, contienen residuos altamente concentrados de compuestos secundarios no digeridos (ligninas, taninos, etc.).

Las madres cargan sus crías destetadas durante algunos meses, dándoles así la oportunidad de conocer los árboles que brindan sustento y luego se aleja dejándoles el territorio hogareño. Este sistema de dispersión probablemente reduce al mínimo la competencia intraespecífica por los recursos alimenticios (Montgomery y Sundquist 1978).

Aunque no hay perezosos en el Viejo Mundo, la folivoria arbórea existe en una gran cantidad de primates. La ausencia de perezosos en la zona templada puede ser el resultado de problemas termorregulatorios que, a su vez, son condicionados por sus hábitos alimenticios.

MONOS

Las cuatro especies de monos costarricenses fueron discutidas anteriormente. Los primates son otro grupo esencialmente restringido a los trópicos, y su presencia en las zonas templadas no es sorprendente ya que los humanos son los únicos primates contemporáneos que se adaptan conspicuamente a muchos hábitats extratropicales y, obviamente, emplean otros recursos, además de su propia carne y sangre para contrarrestar su ambiente. Uno de los rasgos verdaderamente especiales de la humanidad es la propensión y la habilidad para almacenar y distribuir grandes cantidades de alimento para épocas de escasez. Es tentador argumentar que los inviernos nortefíos serían demasiado traumáticos para los monos arbóreos en términos del alto riesgo de exposición a las inclemencias climáticas, la poca disponibilidad de alimentos y por los peligros de la depredación; sin embargo, hay una población de monos aulladores que con muy poca ayuda externa, aparentemente prosperan en un bosque caducifolio, en Francia. Aunque los bosques nortefíos, carentes de bejucos, pueden constituir un sustrato inadecuado, los monos, en apariencia se movilizan bastante bien en los bosques tropicales sin bejucos. Sospechamos que la escasez de alimentos durante todo el año sería el verdadero

problema para un primate arbóreo extratropical. Un mono muy gordo podría muy bien resistir un invierno norteño, pero su movilidad arbórea se vería severamente reducida y sus sitios de refugio serían muy escasos.

Entre todos los mamíferos mencionados, anteriormente, es obvio que no hay un factor único que les impida existir en hábitats extratropicales, ni hay un solo hábitat característico que constituya una barrera absoluta. Por ejemplo, todos estos grupos de mamíferos muestran en algunas de sus especies o poblaciones la habilidad de poder resistir algún grado de enfriamiento o de desecación. Se cree que la competencia con otros animales constituye una explicación del porqué no se encuentran en los hábitats extratropicales. En verdad, no se ha ahondado en el problema de la competencia en la naturaleza ya sea directa, indirecta o difusa.

Dándole otro sesgo a este asunto, también vemos que hay una gran cantidad de mamíferos terrestres que no penetran en los trópicos en general, tampoco en Costa Rica, en particular. Los osos no están representados, y es fácil explicar su ausencia en vista de la poca disponibilidad de grandes cantidades de recursos alimenticios (grandes cosechas de bellotas de roble, arribadas de salmónes, frutos, venados muertos a causa del invierno, etc.). Los carnívoros sociales ambulantes, aparentemente, necesitan poblaciones más grandes de presas que las que se encuentran en actualidad en los bosques costarricenses. Los roedores sociales (castores, ratas almizcleras, marmotas, etc.), aparentemente, carecen de grandes suministros naturales de plantas comestibles (aunque el capibara es la contraparte de castores y ratas almizcleras). Lo mismo puede decirse de los cérvidos mayores. Sin embargo, si la megafauna del Pleistoceno no hubiera desaparecido, hubiera ayudado a mantener abiertas más áreas de pastizales, generando así hábitats para su propio sustento y para el de las formas más pequeñas.

¿Cuál fue el destino de la megafauna del Pleistoceno?

Hay varias razones para creer que la fauna de mamíferos grandes que deambulaban por Norte América hace unos diez a sesenta millones de años también se encontraban en los bosques de Costa Rica. En primer lugar, hay fósiles de caballos del Pleistoceno (*Equus fraternus*) en varios lugares de Costa Rica, incluyendo la Provincia de Guanacaste (L. Gómez, com. pers.) en donde prosperan los caballos contemporáneos, al igual que sucede con los gonfotéridos (Snarskis, Gamboa, y Fonseca 1977; L. Gómez, com. pers.), y hay un único registro de un perezoso de terrestre de la región de San Carlos en el Norte de Costa Rica (L. Gómez, com. pers.). La presencia de estos animales hace posible creer que también algunos de los carnívoros y herbívoros asociados también se encontraban aquí. En segundo lugar, en Venezuela y en México hay más fósiles de estos grupos, incluyendo los sitios en donde fueron cazados y muertos por los antiguos humanos (Bryan et al. 1978). A juzgar por la amplia extensión del hábitat de los grandes animales contemporáneos en África, es probable que los animales que había en el sur de Norte

América y en el norte de América del Sur, también se encontraban en Costa Rica. En tercer lugar, los caballos y el ganado mantienen poblaciones reproductivas fuertes en varios lugares de Costa Rica, aun cuando se les abandona a su suerte (incluyendo el bosque casi virgen del Parque Nacional Corcovado y en Guanacaste).

Suponiendo que hubo mamíferos grandes aquí, ¿adónde se fueron? No hay razón para creer que Costa Rica en su totalidad sufrió un dramático cambio climático hace diez mil años. Martín (1973) postuló que los cazadores del Pleistoceno, al descender, rápidamente, sobre poblaciones de mamíferos grandes y mansos, prontamente, dieron cuenta de ellos, ya que eran lerdos para aprender cómo defenderse de sus enemigos, además sus conductas eran especialmente vulnerables a los métodos de caza de los humanos. La escasez de depósitos de fósiles, en los trópicos, hace que este tipo de especulación sea difícil de verificar. Sin embargo, parte del problema es que aparentemente los trópicos por lo general no son apropiados para la conservación de fósiles. En menos de un año lo único que queda, en el bosque pluvial, del cadáver de un caballo o de una vaca es el cráneo y poco después únicamente los dientes. Lo mismo sucede con los mamíferos más grandes una vez que ha comenzado la estación lluviosa. Uno de nosotros (Janzen) comprobó que únicamente quedaban los dientes y fragmentos de la calavera de un elefante en un bosque pluvial de Camerún después de 7 meses de haber muerto; solo fue visitado por los carroñeros naturales. En un lugar similar únicamente los molares en descomposición quedaban de una elefante que tenía dos años de muerta. Los trópicos húmedos son lugares notoriamente pobres para la preservación de restos de animales, lo cual es obvio por la rápida tasa de descomposición, tanto en tierra como en el agua. ¿Y esto cómo nos afecta? Es cierto que en todo tiempo se están extinguiendo animales y que éste cambio es una parte integral del proceso evolutivo. Sin embargo, parece posible que los hábitats "naturales" que se estudian actualmente en Costa Rica han soportado diez mil años de ajustes ecológicos junto a la flora y la fauna sobrevivientes, aunque muchos de estos cambios ecológicos aún no han ocurrido. Los hábitats deben estar liberalmente provistos de anacronismos, tales como grandes cosechas de frutos carnosos de grandes semillas, que no sean consumidos por los mamíferos contemporáneos. Además, las espinas y otras defensas mecánicas y químicas de las partes vegetativas están ampliamente distribuidas, pero, ¿de cuáles enemigos se están protegiendo las plantas (Janzen y Martín 1982)? Por ejemplo, los frutos grandes, de *Enterolobium cyclocarpum*, *Pithecellobium saman*, *Hymenaea courbaril*, *Annona purpurea*, *Sapranthus palanga*, *Cassia grandis* *Acacia farnesiana*, *Crescentia alata*, y *Guazuma ulmifolia* son únicamente partes de las especies de Guanacaste que son consumidas por caballos y ganado y que probablemente fueron dispersadas por la megafauna del Pleistoceno. Estas plantas es probable que tengan distribuciones y densidades diferentes entre los hábitats actuales que sus principales agentes anteriores de dispersión. Ciertamente, una mezcla de pastizales y bosques, poblada

por caballos y ganado deambulando libremente, es quizás un hábitat más "natural" que aquel de los bosques inalterados precolombinos, que en la actualidad están protegiendo los parques naturales de Costa Rica.

¿Cuán eficientes son los mamíferos costarricenses como dispersores de semillas?

La dispersión de semillas por mamíferos costarricenses parece ser sencilla. Los mamíferos consumen los frutos y desechan o defecan las semillas en otras partes, o se las llevan lejos para luego comerlas (escondites, comederos y almacenes), pero por varias razones no las comen o destruyen. Sin embargo, para demostrar la engañosa naturaleza de aspecto simplista, a continuación se mencionan algunos de los puntos claves del estudio actual sobre los caballos, los ratones espinosos, y las semillas de guanacaste en el Parque Nacional Santa Rosa.

Los caballos consumen ávidamente los frutos del árbol de guanacaste (*Enterolobium cyclocarpum*), recién caídos y luego las semillas sin germinar aparecen en su estiércol (Janzen 1981c), las que luego germinan para producir robustas plántulas. Sin embargo, cuando el caballo está masticando los frutos, escupe 40 a 60% de las semillas (Janzen 1981b). Algunas de estas semillas son escarificadas por los molares del caballo lo que eleva inmediatamente el porcentaje de germinación al entrar en contacto con el suelo húmedo, desde cerca de 3 a 10 a 15% en la mayoría de los casos. Sin embargo, las semillas escupidas permanecen debajo del árbol progenitor, en donde serán consumidas por los ratones espinosos (*Liomys salvini*) en casi su totalidad si el árbol se encuentra en el bosque. A partir del segundo día después que las semillas han sido consumidas por el caballo, comienza a aparecer un porcentaje muy pequeño de ellas cada día en la boñiga, hasta cerca del día 10-15, según el caballo. Luego, después de varias semanas, aparecen aún más semillas, esporádicamente. Las semillas en el estiércol se encuentran en tres estados. Cerca del 90% está sin germinar y no germinan si se les pone en agua. Están vivas pero sin escarificar. Cerca de 1 a 3% están suaves, a punto de germinar, aún viables; estas semillas producen plántulas que brotan de la boñiga (su destino se determina por el hábitat, la estación, la actividad de los escarabajos coprófagos, y por la exposición y el microambiente de la boñiga). Un porcentaje igual de las semillas defecadas es suave, recientemente germinadas y muertas por los procesos digestivos del caballo. La mayoría de las semillas tragadas por los caballos nunca aparecen en la boñiga y aparentemente son digeridas o permanecen (¿en el ciego?) durante muchos meses. Los fragmentos de la testa se encuentran con frecuencia en la boñiga, aunque botones no digeribles, usados como controles, permanecen dentro del caballo durante varios meses.

De acuerdo con lo expresado anteriormente, aun la defecación de más semillas en la boñiga no es indicio de que el caballo sea un "buen" agente de dispersión de las semillas de guanacaste. Cuando la boñiga de caballo que contiene semillas de guanacaste permanece en el bosque

caducifolio de Guanacaste, los ratones espinosos la encuentran en 1-2 noches y se comen las semillas. La tasa de localización de semillas libres de boñiga es bastante menor. Sin embargo, si la boñiga se deposita en un potrero abierto a varios cientos de metros del bosque, las semillas que se encuentran en ella germinan sin ningún impedimento (aunque las plántulas a veces son consumidas por *Sigmodon hispidus*). Aún no sabemos el destino de estas plántulas de guanacaste en pastizales abiertos, aunque deben morir en grandes cantidades a causa del fuego y la deshidratación durante la estación seca. Cuando el ganado consume los frutos de guanacaste, escupe menos del 5% de las semillas y pasa casi el total del resto sin germinar en los siguientes 10 días; hasta la mitad de estas semillas puede aparecer en su boñiga entre los días 4-5. La danta *Tapirus bairdii*, aunque consume menos frutos de guanacaste, escupe casi tantas semillas como los caballos, digiere por lo menos 70% de ellas, pero defeca en el agua (Janzen 1981a), lo que coloca las semillas en un hábitat fuera del alcance de *Liomys salvini*, lo que aumenta bastante la probabilidad de que la plántula vaya a parar a un suelo de grava, libre de competencia y bien irrigada, o a la orilla de un río, un hábitat a menudo ocupado por árboles de guanacaste.

Si no hay animales que consuman los frutos de guanacaste recién caídos, permanecen indehiscentes durante los siguientes 1-2 meses de la estación seca y luego se pudren durante los primeros dos meses de la estación lluviosa. En los pastizales, las semillas pueden formar parte del banco de suelos y quizás germinen en años venideros al escarificarse la dura testa por reacciones químicas del suelo. En el bosque, la población residente de *Liomys* abre los frutos y lleva las semillas a sus escondrijos subterráneos (aunque consumen algunas de ellas al instante). Si las semillas están empezando a germinar, estos ratones remueven la testa y se las comen directamente. En el laboratorio, un ratón adulto puede mantener su peso con una dieta única de cerca de 10-13 semillas germinadas, por lo menos durante un mes (Hallwachs y Janzen 1983). Al igual, si un ratón roe la testa en un extremo y se come el contenido duro de la semilla, puede mantener su peso corporal con una dieta única de 6-7 semillas por día, igualmente durante un mes. Un gran número de estas semillas duras tiene muescas en 1-4 lugares en el extremo; estas semillas germinan inmediatamente cuando se les coloca en agua o en suelo húmedo, y luego se las come el ratón (W. Hallwachs com. pers.). Lo que no sabemos es el destino de las semillas de guanacaste que el ratón esconde bajo tierra y que ahí permanecen, ya sea porque el ratón muere o porque no las puede encontrar de nuevo.

Como se dijo, anteriormente, el ratón espinoso es un ávido recolector de semillas de guanacaste, al igual que de otras especies, que recoge de la boñiga de caballo (Janzen 1972b,c). Si se colocan cuarenta masas de boñiga (una deposición normal de un caballo adulto pesa cerca de 1,5 kg) en el bosque, cada una con veinte semillas de guanacaste, generalmente *Liomys* de los bosques altos del Parque Nacional Santa Rosa, recaudan las semillas durante la primera noche. El tamaño del montón de boñiga

no tiene importancia; si se entierran de veinte a quinientas semillas en el centro de algunos de estos montones de hasta 15 kg de boñiga de caballo, los ratones descubren y remueven de 99 a 100% de ellas durante la primera o la segunda noche. La boñiga de ganado, que es más líquida y más cáustica, a veces retiene las semillas hasta por cuatro días, a pesar de las actividades de *Liomys*, las semillas de guanacaste colocadas en el mismo bosque, pero sin estar dentro de boñiga, a menudo permanecen hasta una semana antes de que sean removidas. En algunas ocasiones es más efectivo para atrapar ratones la boñiga de caballo que la avena o la mantequilla de maní, aunque para esta se necesita que haya semillas de guanacaste.

Todos los mamíferos consumidores de semillas y frugívoros probablemente son dispersores de semillas para algunas especies de plantas costarricenses. Sin embargo, hay muchas variables particulares a cada semilla y a cada animal. Los pizotes, los monos ardilla y los congos consumen los frutos de *Spondias Mombim* enteros, y defecan las nueces grandes en 1 ó 2 días. Los caballos, y una danta cautiva, sin embargo, mastican ávidamente la pulpa del fruto y desechan la nuez (en la naturaleza, bajo el árbol madre). Los tepeizcuintes también se comen la pulpa y, a menudo, entierran las nueces (Smythe 1978).

Muchos animales consumen higos y, aparentemente, no muelen las semillas, quizás, por ser demasiado pequeñas. Los murciélagos *Artibeus* son los campeones consumidores de higos (Morrison 1978a; Janzen 1979), pero, la dispersión de las semillas es complicada. Se llevan el higo desde el árbol madre hacia comederos a decenas de metros de distancia (ver comportamiento similar con frutos de *Andira* en Guanacaste, Janzen *et al.* 1976) y muerden la pared exterior del higo y el flósculo interior. Después de masticar esta mezcla y de consumir los jugos, desechan la fibra. Estos rechazos se pueden acumular en cientos debajo del comedero de un solo murciélago, y cada uno de ellos contiene un promedio de cerca de una semilla viable (las demás semillas son cápsulas vacías, ya abandonadas por las avispas). Sin embargo, mientras el murciélago se está alimentando de higos, de algún modo está removiendo una pequeña cantidad de semillas viables, junto con los jugos. Estas semillas aparecen en las heces y un único bolo fecal puede contener hasta cincuenta de ellas. Estos bolos fecales son ampliamente diseminados sobre la vegetación y el suelo, así como alrededor de los comederos.

Después de recoger excremento de muchas especies de mamíferos en Costa Rica y en muchos hábitats, nos queda la impresión general de que los mamíferos generan semilleros muy amplios y difusos cuyos números, a menudo, contienen picos pequeños o intensos y líneas de contorno (v.g., 55.000 semillas de *Piper auritum* debajo de un comedero de murciélagos del Parque Nacional; (Janzen 1978a). Es corriente encontrar en un montículo de heces de mono varios cientos de semillas de *Genipa americana*, *Chomelia spinosa*, y *Alibertia edulis* en el Parque Nacional Santa Rosa. Por otro lado, sospechamos que hay una mayor cantidad de mortalidad de semillas en la dispersión por mamíferos de lo que se creía anteriormente. Los saínos

casi nunca pasan las semillas enteras y son duchos en abrir aquellas que requieren una presión de cientos de libras para quebrarlas (v.g, Janzen y Higgins 1979; Kiltie 1979). La boñiga de las dantas casi nunca contiene semillas viables, aunque en ella son comunes los fragmentos de la testa. Los venados, generalmente, escupen las semillas, excepto las muy pequeñas. Aun los ratones como *Oryzomys*, *Sigmodon*, y *Liomys* muelen las semillas diminutas de frutos como *Muntingia calabura* y *Ficus* spp., mientras que defecan algunas enteras (W. Hallwachs, com. pers.).

Se debe ser muy cauteloso al interpretar la dispersión de semillas por mamíferos por otras dos razones. En primer lugar, como se mencionó anteriormente, en la interacción de los mamíferos con las semillas de guanacaste, es muy importante describir detalladamente el lugar de defecación, así como el hecho que las semillas están marcadas con un olor conspicuo durante un tiempo después de la defecación. En segundo lugar, muchos mamíferos consumen semillas inmaduras, lo que los convierte en depredadores en lugar de dispersores. Los monos y las ardillas son muy dañinos, pues además de matar las semillas directamente al comer los frutos inmaduros y algunas de las semillas, las semillas restantes, a menudo, mueren aun sin estar dañadas.

¿Cuáles son los obstáculos especiales que ofrece Costa Rica a un mamífero?

Con respecto a los rasgos generales de su ambiente físico, Costa Rica es casi tan hospitalaria, como cualquier otro país tropical. Nunca se ha registrado una nevada aquí y aunque durante la noche la temperatura puede bajar hasta 3°C en las cimas de los montes más altos, las temperaturas más bajas durante el día oscilan entre 5°C y 15°C N. del E. Se han registrado menores mínimas y oscilaciones más severas en el país, cf. Herrera, W. 1986. Clima de Costa Rica. EUNED. Estos extremos, aparentemente no son un reto instantáneo para un animal de sangre caliente. Sin embargo, un reto ambiental, como una baja en la temperatura, es también una función del régimen de temperatura en la que el animal en forma normal vive. Muy bien, puede ser que los extremos, aparentemente pequeños, en la temperatura que encuentra un mamífero costarricense al trasladarse a través de los gradientes de elevación sean exigencias severas, extremos que quizá parezcan menores a nosotros que estamos acostumbrados a las fluctuaciones extratropicales, (Janzen 1967).

Aunque en Costa Rica hay (y hubo) áreas extensas de bosque caducifolios, éstos son muy diferentes a los bosques caducifolios de México y de Venezuela, ya que las bajuras de Guanacaste están cruzadas a intervalos frecuentes por ríos permanentes desde las vertientes de los volcanes hacia el Pacífico, los que constituyen oasis durante la estación seca, en donde los mamíferos encuentran concentraciones de agua, sombra, frutos y follaje, además de animales de presa. Durante el Pleistoceno, esta vegetación riberrina, probablemente, sostuvo la misma carga concentrada que en la actualidad experimenta la vegetación riberrina del Africa Oriental durante la época seca. Es obvio

que la estación seca signifique una escasez de agua para la mayoría de los mamíferos y lógicamente limite sus movimientos, aunque el reto no sea tan severo como sería si no hubiera hábitats húmedos cercanos y si no hubiera algunos recursos permanentes de la estación lluviosa. Hay huecos en los árboles que contienen agua potable (Glander 1978), muchos árboles con frutos jugosos (producto del agua subterránea acumulada durante las lluvias), y fuentes locales y afloramientos de aguas subterráneas. Durante esta época hay en el Parque Nacional Santa Rosa una fuente que contiene un volumen de cerca de 8 litros de agua en cualquier momento y la visitan diariamente varios venados, de cinco a quince pizotes, de cinco a quince saínos, de dos a cinco taltuzas, de cinco a veinte monos cara blanca y gran cantidad de pájaros.

Por otro lado, las frecuentes lluvias durante la estación húmeda, hacen que muchas cavidades subterráneas sean inhabitables como nidos y refugios de mamíferos. Los troncos y los árboles muertos en pie se pudren rápidamente, y hay escasez de refugios secos, especialmente grandes, en muchos lugares.

Contrastando con el ambiente físico, hay gran cantidad de retos bióticos drásticos para los mamíferos costarricenses, si se les compara, por ejemplo, con aquellos de los bosques caducifolios del este de Norte América, siendo el de las hormigas uno de los peores. Tanto las hormigas arrieras como varias de las solenopsinas (v.g., las hormigas de fuego, *Solenopsis*) matan los roedores pequeños que quedan vivos en las trampas en los bosques pluviales y pueden ser los causantes principales de la mortalidad de los pichones de las aves que anidan en el suelo o cerca de éste; aun en sus refugios arbóreos no se liberan del ataque de las hormigas arrieras tales como *Eciton burchelli*. Las hormigas ocupan rápidamente los pequeños cadáveres (Cornaby 1974) y quizá alejan a los carnívoros pequeños. Es obvio que las culebras son una amenaza para los mamíferos pequeños y medianos en todos los bosques, y los bosques de Costa Rica mantienen un número mucho mayor y una gama mucho más amplia de tamaños y tipos de culebras que los bosques extratropicales. Las boas consumen animales de mayor tamaño como son los pizotes (v.g., Janzen 1970), y las vipéridas grandes se alimentan de animales del tamaño de las taltuzas y menores. Se desconoce si la presión de depredación por aves y mamíferos es más intensa en el bosque de Costa Rica que en un bosque extratropical. Aunque a menudo se ha considerado a los trópicos como "malsanos y cargados de enfermedades" para los humanos y su ganado, no existen datos fidedignos en la historia natural que indique que también lo son para los mamíferos ferales de Costa Rica. Nunca ha habido una encuesta comparativa de los parásitos o las enfermedades de los animales tanto en los hábitats nortefños como los de Costa Rica. N. del E. Excepto en Panamá, donde se han estudiado los endo y ectoparásitos de sus mamíferos. En Costa Rica, el ICRMT ha estudiado esos aspectos en todos los mamíferos excepto Chiroptera.

Es fácil creer que el alimento de los herbívoros en general es menos comestible en los bosques de Costa Rica que en los extratropicales, pero esta generalización proba-

blemente es muy amplia para que sea cierta. Los grandes bosques nortefños de coníferas y fagáceas producen grandes cosechas de semillas comestibles en comparación con la mezcla de semillas compuestas—secundarias—ricas que se encuentran en el piso del bosque tropical. Sin embargo, es difícil comparar estos bosques debido a la alta intensidad de la naturaleza de las semillas nortefñas comparadas con una producción más uniforme de las semillas tropicales (Janzen 1971, 1978b). Ciertamente hay grandes cantidades de especies de follaje que los herbívoros grandes ramoneadores rechazan en los bosques tropicales (v.g., Janzen 1982a; Glander 1975), aunque los bosques nortefños igualmente tengan especies de plantas que consistentemente son rechazadas por venados, cabros, alces, etc. Quizá, después de recaudar mayor información sobre el ramoneo de los tapires tropicales, caballo, saínos y el venado de cola blanca, podremos formular hipótesis mejor documentadas.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por la Asignación NSF DEB 77-04889 (Janzen) y por el Servicio de Pesca y Vida Silvestre de los Estados Unidos (Wilson). El manuscrito fue criticado constructivamente por W. Hallwachs, M. A. Bogan y A. L. Gardner. Especial agradecimiento al Dr. Alfonso Mata por su colaboración en la traducción de esta sección.

- Altenbach, J. S. 1979. *Locomotor morphology of the vampire bat, Desmodus rotundus*. Special publication 6, American Society of Mammalogists.
- Altenbach, J. S.; Geluso, K. N.; and Wilson, D. E. 1979. Population size of *Tadarida brasiliensis* at Carlsbad Caverns in 1973. In *Biological investigations in the Guadalupe Mountains National Park, Texas*, pp. 341–48. United States National Park Service Proceedings and Transactions, no. 4.
- Bequaert, J. 1922. Ants in their diverse relations to the plant world. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 45:333–584.
- Bonilla, A. 1979. Servicio de Parques Nacionales. *Ascona Bul.* 5:5–6.
- Bonoff, M. B., and Janzen, D. H. 1980. Small terrestrial rodents in 11 habitats in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Brenesia* 17:163–74.
- Booth, A. H. 1956. The distribution of primates in the Gold Coast. *J. W. Afr. Sci. Ass.* 2:122–33.
- Bradbury, J. W., and Emmons, L. 1974. Social organization of some Trinidad bats. I. Emballonuridae. *Z. Tierpsychol.* 36:137–83.
- Bradbury, J. W., and Vehrencamp, S. L. 1976a. Social organization and foraging in emballonurid bats. I. Field studies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1:337–81.
- . 1976b. Social behavior and foraging in emballonurid bats. II. A model for the determination of group size. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1:383–404.

- . 1977a. Social organization and foraging in emballonurid bats. III. Mating systems. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2:1–17.
- . 1977b. Social organization and foraging in emballonurid bats. IV. Parental investment patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2:19–29.
- Brown, J. H. 1968. Activity patterns of some Neotropical bats. *J. Mamm.* 49:754–57.
- Bryan, A. L.; Casamiquela, R. M.; Crucent, J. M.; Gruhn, R.; and Ochsenius, C. 1978. An El Jobo mastodon kill at Taima-taima, Venezuela. *Science* 100:1275–77.
- Charles-Dominique, P. 1974. Ecology and feeding behavior of five sympatric lorises in Gabon. In *Prosimian biology*, ed. R. D. Martin, G. A. Doyle, and A. C. Walker, pp. 131–50. London: Duckworth.
- Chase, J. 1972. Role of vision in echolocating bats. Ph.D. diss., Indiana University.
- Constantine, D. B. 1967. Activity patterns of the Mexican free-tailed bat. *University of New Mexico Publications in Biology* 7:1–79.
- Cornaby, B. W. 1974. Carrion reduction by animals in contrasting tropical habitats. *Biotropica* 6:51–63.
- DiSanto, P. E. 1960. Anatomy and histochemistry of the salivary glands of the vampire bat *Desmodus rotundus murinus*. *J. Morphol.* 106:301–35.
- Eisenberg, J. F., and Wilson, D. E. 1979. Relative brain size and feeding strategies in the chiroptera. *Evolution* 32:740–51.
- Emmons, L. 1975. Ecology and behavior of African rainforest squirrels. Ph.D. diss., Cornell University.
- Findley, J. S.; Studier, E. H.; and Wilson, D. E. 1972. Morphologic properties of bat wings. *J. Mamm.* 53:429–44.
- Findley, J. S., and Wilson, D. E. 1974. Observations on the Neotropical disk-winged bat, *Thyroptera tricolor* Spix. *J. Mamm.* 55:562–71.
- Findley, J. S.; Harris, A. H.; Wilson, D. E.; and Jones, C. 1975. *Mammals of New Mexico*. Albuquerque: University of New Mexico Press.
- Fleming, T. H. 1971. *Artibeus jamaicensis*, delayed embryonic development in a Neotropical bat. *Science* 171:402–4.
- . 1973a. Numbers of mammal species in North and Central American forest communities. *Ecology* 54:555–63.
- . 1973b. The number of rodent species in two Costa Rican forests. *J. Mamm.* 54:518–21.
- . 1974. The population ecology of two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Ecology* 55:493–510.
- . 1977a. Growth and development of two species of tropical heteromyid rodents. *Am. Mid. Nat.* 98:109–23.
- . 1977b. Response of two species of tropical heteromyid rodents to reduced food and water availability. *J. Mamm.* 58:102–6.
- Fleming, T. H., and Brown, G. J. 1975. An experimental analysis of seed hoarding and burrowing behavior in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *J. Mamm.* 56:301–15.
- Fleming, T. H.; Heithaus, E. R.; and Sawyer, W. B. 1977. An experimental analysis of the food location behavior of frugivorous bats. *Ecology* 58:619–27.
- Fleming, T. H.; Hooper, E. T., and Wilson, D. W. 1972. Three Central American bat communities: Structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53:555–69.
- Foster, M. S., and Timm, R. M. 1976. Tent-making by *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomatidae) with comments on plants used by bats for tents. *Biotropica* 8:265–69.
- Gardner, A. L. 1973. *The systematics of the genus Didelphis (Marsupialia: Didelphidae) in North and Middle America*. Special Publications of the Museum, Lubbock: Texas Tech University.
- . 1977. Feeding habits. In *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*, part 2, ed. R. J. Baker, J. K. Jones, Jr., and D. C. Carter, pp. 293–350. Special Publications of the Museum, Lubbock: Texas Tech University.
- Gardner, A. L.; Laval, R. K.; and Wilson, D. E. 1970. The distributional status of some Costa Rican bats. *J. Mamm.* 51:712–29.
- Gardner, A. L., and Wilson, D. E. 1971. A melanized subcutaneous covering of the cranial musculature in the phyllostomid bat, *Ectophylla alba*. *J. Mamm.* 52:854–55.
- Gartlan, J. S., and Struhsaker, T. T. 1972. Polyspecific associations and niche separation of rainforest anthropoids in Cameroon, West Africa. *J. Zool.* 168:221–66.
- Geluso, K. N.; Altenbach, J. S.; and Wilson, D. E. 1976. Bat mortality: Pesticide poisoning and migratory stress. *Science* 194:184–86.
- Glander, K. E. 1975. Habitat and resource utilization: An ecological view of social organization in mantled howler monkeys. Ph.D. diss., University of Chicago.
- . 1978. Drinking from arboreal water sources by mantled howling monkeys (*Alouatta palliata* Gray). *Folia Primat.* 29:206–17.
- Goffart, M. 1971. *Form and function in the sloth*. Oxford: Pergamon Press.
- Goodwin, G. G. 1946. Mammals of Costa Rica. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 87:275–458.
- Hallwachs, W., and Janzen, D. H. 1983. *Enterolobium cyclocarpum* seeds as food for Costa Rican *Liomys salvini* (Heteromyidae). *Brenesia*, in press.
- Heithaus, E. R., and Fleming, T. H. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). *Ecol. Monogr.* 48:127–43.
- Heithaus, E. R.; Fleming, T. H.; and Opler, P. A. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841–54.
- Heithaus, E. R.; Opler, P. A.; and Baker, H. G. 1974. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: Plant-pollinator coevolution. *Ecology* 55:412–19.

- Howell, D. J., and Burch, D. 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Rev. Biol. Trop.* 21:281-94.
- Hrdy, S. B., and Bennett, W. 1979. The fig connection. *Harvard Mag.* 82:25-30.
- Janzen, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *Am. Nat.* 101:233-49.
- . 1970. Altruism by coatis in the face of predation by *Boa constrictor*. *J. Mamm.* 51:387-89.
- . 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2:465-92.
- . 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: Effect of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54:687-708.
- . 1974. The deflowering of Central America. *Nat. Hist.* 83:48-53.
- . 1977. Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *Am. Nat.* 111:691-713.
- . 1978a. The size of a local peak in a seed shade. *Biotropica* 10:78.
- . 1978b. Seeding patterns of tropical trees. In *Tropical trees as living systems*, ed. P. B. Tomlinson and M. H. Zimmerman, pp. 83-128. New York: Cambridge University Press.
- . 1979. How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:13-51.
- . 1981a. Digestive seed predation by a Costa Rican Baird's tapir. *Biotropica* 13 (suppl.):59-63.
- . 1981b. Seed swallowing by Costa Rican range horses. *Ecology* 62:587-92.
- . 1981c. *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican Pleistocene seed dispersal agents. *Ecology* 62:593-601.
- . 1982a. Wild plant acceptability to a captive Costa Rican Baird's tapir. *Brenesia*, in press.
- . 1982b. Attraction of *Liomys* mice to horse dung and the extinction of this response. *Anim. Behav.* 30:483-89.
- . 1982c. Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: Influence of habitat and amount of dung. *Ecology* 63:1887-1900.
- Janzen, D. H., and Higgins, M. L. 1979. How hard are *Enterolobium cyclocarpum* (Leguminosae) seeds? *Brenesia* 16:61-67.
- Janzen, D. H., and Martin, P. S. 1982. Neotropical anachronisms: Fruits the gomphotheres ate. *Science* 215:19-27.
- Janzen, D. H.; Miller, G. A.; Hackforth-Jones, J.; Pond, C. M.; Hooper, K.; and Janos, D. P. 1976. Two Costa Rican bat-generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology* 57:1068-75.
- Janzen, D. H., and Wilson, D. E. 1974. The cost of being dormant in the tropics. *Biotropica* 6:260-63.
- Keen, R., and Hitchcock, H. B. 1980. Survival and longevity of the little brown bat (*Myotis lucifugus*) in southeastern Ontario. *J. Mamm.* 61:1-7.
- Kenyon, K. W. 1977. Caribbean monk seal extinct. *J. Mamm.* 58:97-98.
- Kiltie, R. A. 1979. Seed predation and group size in rain forest peccaries. Ph.D. diss., Princeton University.
- LaVal, R. K. 1970. Banding returns and activity periods of some Costa Rican bats. *Southwest. Nat.* 15:1-10.
- . 1977. Notes on some Costa Rican bats. *Brenesia* 10/11:77-83.
- LaVal, R. K., and Fitch, H. S. 1977. Structure, movements and reproduction in three Costa Rican bat communities. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas.* 69:1-28.
- McCoy, E. D., and Connor, E. F. 1980. Latitudinal gradients in the species diversity of North American mammals. *Evolution* 34:193-203.
- McFarland, W. N., and Wimsatt, W. A. 1969. Renal function and its relation to the ecology of the vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 28:985-1006.
- McNab, B. K. 1969. The economics of temperature regulation in Neotropical bats. *Comp. Biochem. Physiol.* 31:227-68.
- . 1973. Energetics and the distribution of vampires. *J. Mamm.* 54:131-44.
- Mares, M. A., and Wilson, D. E. 1971. Bat reproduction during the Costa Rican dry season. *Bioscience* 21:471-77.
- Martin, P. S. 1973. The discovery of America. *Science* 179:969-74.
- Mills, R. S. 1980. Parturition and social interaction among captive vampire bats, *Desmodus rotundus*. *J. Mamm.* 61:336-37.
- Mittermeier, R. A., and Coimbra-Filho, A. F. 1977. Primate conservation in Brazilian Amazonia. In *Primate conservation*, ed. H.S.H. Prince Rainier III and G. H. Bourne, pp. 117-66. New York: Academic Press.
- Montgomery, G. G., and Sunquist, M. E. 1975. Impact of sloths on Neotropical forest energy flow and nutrient cycling. In *Tropical ecological systems: Trends in terrestrial and aquatic research*, ed. F. B. Golley and E. Medina, pp. 69-98. New York: Springer-Verlag.
- . 1978. Habitat selection and use by two-toed and three-toed sloths. In *The ecology of arboreal folivores*, ed. G. G. Montgomery, pp. 329-60. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Morrison, D. W. 1978a. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59:716-23.
- . 1978b. Lunar phobia in a Neotropical fruit bat *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Anim. Behav.* 26:852-55.
- Muul, I., and Liat, L. B. 1979. Comparative morphology, food habits, and ecology of some Malaysian arboreal rodents. In *The ecology of arboreal folivores*, ed. G. G. Montgomery, pp. 361-68. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Nishiwaki, M., and Norris, K. S. 1966. A new genus, *Peponocephala* for the odontocete cetacean species *Electra electra*. *Sci. Rept. Whales Res. Inst., Tokyo* 20:95-100.
- Novick, A. 1977. Acoustic orientation. In *Biology of bats*, vol. 3, ed. W. A. Wimsatt, pp. 73-286. New York: Academic Press.

- Phillips, C. J.; Grimes, G. W.; and Forman, G. L. 1977. Oral biology. In *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*, part 2, ed. R. J. Baker, J. K. Jones, Jr., and D. C. Carter, Special Publication of the Museum, no. 13. Lubbock: Texas Tech University.
- Pond, C. M. 1978. Morphological aspects and the ecological significance of fat distribution in wild vertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9:519–70.
- Sazima, I., and Uieda, W. 1980. Feeding behavior of the white-winged vampire bat, *Diaemus youngii*, on poultry. *J. Mamm.* 61:102–4.
- Schmidt, U. 1973. Olfactory threshold and odour discrimination of the vampire bat (*Desmodus rotundus*). *Period. Biol.* 75:89–92.
- Schmidt, U., and Manske, U. 1973. Die Jugendentwicklung der vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*). *Z. Säugetierk.* 38:14–33.
- Simpson, G. G. 1964. Species density of North American recent mammals. *System. Zool.* 13:57–73.
- Smith, J. D. 1972. Systematics of the chiropteran family Mormoopidae. Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 56:1–132.
- Smythe, N. 1978. The natural history of the Central American agouti (*Daryprocta punctata*). *Smithsonian Contrib. Zool.* no. 257.
- Snarskis, M. J., Gamboa, H.; and Fonseca, O. 1977. El mastodonte de Tibas, Costa Rica. *Vinculos* 3:1–12.
- Starrett, A. 1976. Comments on bats newly recorded from Costa Rica. *Contrib. Sci., Los Angeles County Mus. Nat. Hist.* 277:1–5.
- Studier, E. H., and Wilson, D. E. 1970. Thermoregulation in some Neotropical bats. *Comp. Biochem. Physiol.* 34:251–62.
- . 1979. Effects of captivity on thermoregulation and metabolism in *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Comp. Biochem. Physiol.* 62A: 347–50.
- Timm, R. M., and Mortimer, J. 1976. Selection of roost sites by Honduran white bats, *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Ecology* 57:385–89.
- Turner, D. C. 1975. *The vampire bat*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Vandermeer, J. H. 1979. Hoarding behavior of captive *Heteromys desmaretianus* (Rodentia) on the fruits of *Welfia georgii*, a rainforest dominant palm in Costa Rica. *Brenesia* 16:107–16.
- Vehrencamp, S. L.; Stiles, F. G.; and Bradbury, J. W. 1977. Observations on the foraging behavior and avian prey of the Neotropical carnivorous bat, *Vampyrus spectrum*. *J. Mamm.* 58:469–78.
- Villa-R., B. 1966. *Los murciélagos de México*. Mexico, D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Wilson, D. E. 1971a. Ecology of *Myotis nigricans* (Mammalia: Chiroptera) on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. *J. Zool.* 163:1–13.
- . 1971b. Food habits of *Micronycteris hirsuta* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalia* 35:107–10.
- Wilson, D. E. 1973a. Bat faunas: A trophic comparison. *Syst. Zool.* 22:14–29.
- . 1973b. Reproduction in Neotropical bats. *Period. Biol.* 75:215–17.
- . 1979. Reproductive patterns. In *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*, part 3, ed. R. J. Baker, J. K. Jones, Jr., and D. C. Carter, pp. 317–78. Special Publications of the Museum, no. 16. Lubbock: Texas Tech University.
- Wilson, D. E., and Findley, J. S. 1970. Reproductive cycles of a Neotropical insectivorous bat, *Myotis nigricans*. *Nature* 225:1155.
- . 1971. Spermatogenesis in some Neotropical species of *Myotis*. *J. Mamm.* 52:420–26.
- . 1977. *Thyroptera tricolor*. *Mamm. Species*, no. 71.
- Wilson, D. E.; Geluso, K. N.; and Altenbach, J. S. 1978. The ontogeny of fat deposition in *Tadarida brasiliensis*. *Proc. 4th Int. Bat Res. Conf., Kenya Nat. Acad. Adv. Arts Sci. Nairobi*, pp. 15–20.
- Wilson, J. W., III. 1974. Analytical zoogeography of North American mammals. *Evolution* 28:124–40.

LISTA DE MAMIFEROS

D. E. Wilson

La organización de esta lista es para los lugares que los biólogos visitan con más frecuencia, aunque a nuestro entender (D. W. Wilson y D. H. Janzen) contienen todas las especies de mamíferos terrestres que se conocen para Costa Rica, excepto el manatí en el Parque Nacional Tortuguero en la Costa del Caribe (pp. 498-500).

Cuando se menciona "La Selva", se refiere a las vecindades de Puerto Viejo de Sarapiquí, en las bajas del Atlántico, en el interior de la Provincia de Heredia. "Osa" se refiere a la región de Rincón, en las cabeceras del Golfo Dulce y del Parque Nacional Corcovado, ambos en la Península de Osa en las bajas costeras del suroeste. "Guanacaste" se refiere a los bosques caducifolios y a la vegetación riberrina acompañante en elevaciones inferiores a 400 m, del norte de la Provincia de Guanacaste y el norte

de la Provincia de Puntarenas (incluyendo la Península de Nicoya) "San José" se refiere al Valle Central con sus fincas pequeñas y a sus áreas urbanas (900 a 1200 m de altura). "San Vito" se refiere a la región de San Vito de Coto Brus y Finca Las Cruces, 7 kilómetros al sur, y alturas de 900 a 1.800 metros sobre la Vertiente del Pacífico en la Cordillera de Talamanca, justo al norte de la frontera con Panamá. "Cerro de La Muerte" se refiere a los charrales en regeneración (generalmente mal llamados "páramo") que resultaron de las rozas e incendios en el Cerro de La Muerte y en el Cerro Asunción, a lo largo de la Carretera Interamericana entre Cartago y San Isidro de El General, y los bosques de roble y potreros alrededor de la Pensión La Georgina y Villa Mills (2.800 a 3.300 m de altura). "Monteverde" se refiere a los bosques perennifolios y sus potreros y campos alrededor de Santa Elena, Monteverde, y la Reserva Forestal de Monteverde a una elevación de 1.500 a 1.900 sobre la vertiente del Pacífico en la Cordillera de Guanacaste (Provincia de Puntarenas).

X = positively identified observation or collection of species;

E = species to be expected at site on basis of its known occurrence in similar or contiguous areas.

Taxon	La Selva	Osa	Guanacaste	San José	San Vito	Cerro de la Muerte	Monteverde
Marsupialia							
Didelphidae							
<i>Didelphis marsupialis</i>	X	X	X	X	X	—	X
<i>D. virginiana</i>	—	—	X	—	—	—	E
<i>Chironectes minimus</i>	E	X	X	X	E	—	E
<i>Philander opossum</i>	X	X	X	X	X	—	X
<i>Marmosa alstoni</i>	E	X	E	X	—	—	E
<i>M. mexicana</i>	—	X	—	—	X	—	—
<i>M. robinsoni</i>	—	E	—	—	—	—	—
<i>Caluromys derbianus</i>	X	X	X	X	E	—	X
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	E	X	E	—	—	—	—
Insectivora							
Soricidae							
<i>Cryptotis gracilis</i>	—	—	—	—	—	X	X
<i>C. nigrescens</i>	—	—	—	X	—	X	—
<i>C. parva</i>	—	—	—	X	—	—	X
Chiroptera							
Emballonuridae							
<i>Balantiopteryx plicata</i>	—	—	X	—	—	—	—
<i>Saccopteryx bilineata</i>	X	X	X	E	—	—	—
<i>S. canescens</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. leptura</i>	X	X	X	—	—	—	—
<i>Peropteryx kappleri</i>	X	E	X	X	—	—	—
<i>P. macrotis</i>	E	X	X	X	—	—	—
<i>Cormura brevirostris</i>	X	X	—	—	—	—	—
<i>Rhynchonycteris naso</i>	X	X	X	—	—	—	—
<i>Centronycteris maximiliani</i>	X	X	—	—	—	—	—
<i>Diclidurus virgo</i>	E	X	E	X	—	—	—
<i>Cyttarops alecto</i>	X	E	—	—	—	—	—
Noctilionidae							
<i>Noctilio albiventris</i>	X	E	X	—	—	—	—
<i>N. leporinus</i>	X	X	X	—	—	—	—

MAMIFEROS

Taxon	La Selva	Osa	Guanacaste	San José	San Vito	Cerro de la Muerte	Monteverde
Mormoopidae							
<i>Pteronotus davyi</i>	E	E	X	E	—	—	—
<i>P. gymnonotus</i>	E	X	X	—	—	—	X
<i>P. parnelli</i>	X	X	X	X	X	—	X
<i>P. personatus</i>	E	X	X	E	—	—	—
Phyllostomidae							
Phyllostominae							
<i>Micronycteris brachyotis</i>	X	E	X	—	—	—	—
<i>M. hirsuta</i>	X	X	X	—	X	—	E
<i>M. nicefori</i>	X	—	X	—	—	—	—
<i>M. megalotis</i>	X	X	X	—	E	E	X
<i>M. minuta</i>	X	E	X	X	—	—	—
<i>M. schmidtorum</i>	X	E	X	X	—	—	—
<i>M. sylvestris</i>	—	E	X	—	—	—	—
<i>Barticonycteris daviesi</i>	X	—	—	—	—	—	—
<i>Tonatia bidens</i>	X	X	E	—	—	—	—
<i>T. minuta</i>	X	X	E	—	—	—	—
<i>T. sylvicola</i>	X	E	X	—	—	—	—
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	X	X	X	—	—	—	—
<i>Lonchorhina aurita</i>	E	E	X	—	X	—	—
<i>Mimon cozumelae</i>	X	E	E	—	—	—	—
<i>M. crenulatum</i>	X	E	—	—	—	—	—
<i>Trachops cirrhosus</i>	X	X	X	—	—	—	X
<i>Phylloderma stenops</i>	X	—	—	—	—	—	—
<i>Phyllostomus discolor</i>	X	X	X	X	X	—	E
<i>P. hastatus</i>	X	X	X	E	X	—	—
<i>Chrotopterus auritus</i>	E	E	X	E	—	—	—
<i>Vampyrum spectrum</i>	X	X	X	—	—	—	X
Glossophaginae							
<i>Glossophaga alticola</i>	—	—	X	—	—	—	—
<i>G. comissarisi</i>	X	X	X	X	X	—	X
<i>G. soricina</i>	X	X	X	X	X	—	X
<i>Lonchophylla mordax</i>	E	X	—	E	X	—	—
<i>L. robusta</i>	X	X	—	E	X	—	—
<i>Anoura cultrata</i>	—	—	—	X	X	E	X
<i>A. geoffroyi</i>	—	—	—	E	X	X	X
<i>A. werckleae</i>	—	—	—	—	E	X	—
<i>Choeroniscus godmani</i>	X	—	X	X	—	—	X
<i>Hylonycteris underwoodi</i>	X	E	X	E	X	E	X
<i>Lychonycteris obscura</i>	X	—	—	X	—	—	—
Carolliinae							
<i>Carollia brevicauda</i>	X	X	X	X	X	—	X
<i>C. castanea</i>	X	X	X	—	—	—	—
<i>C. perspicillata</i>	X	X	X	X	X	E	—
<i>C. subrufa</i>	—	—	X	—	—	—	—
Stenodermatinae							
<i>Vampyrops helleri</i>	X	X	X	X	X	—	—
<i>V. vittatus</i>	—	—	—	X	X	—	X
<i>Vampyroides major</i>	X	X	E	—	—	—	—
<i>Uroderma bilobatum</i>	X	X	X	X	X	—	—
<i>Artibeus aztecus</i>	—	—	—	—	X	X	X
<i>A. jamaicensis</i>	X	X	X	X	X	E	X
<i>A. lituratus</i>	X	X	X	X	X	E	X
<i>A. phaeotis</i>	X	X	X	—	X	—	—
<i>A. toltecus</i>	—	—	X	X	X	—	X
<i>A. watsoni</i>	X	X	X	X	X	—	—

Taxon	La Selva	Osa	Guanacaste	San José	San Vito	Cerro de la Muerte	Monteverde
<i>Enchisthenes hartii</i>	E	X	E	X	X	—	X
<i>Vampyressa nymphaea</i>	X	E	—	—	—	—	—
<i>V. pusilla</i>	X	X	—	X	X	—	—
<i>Ectophylla alba</i>	X	E	—	—	—	—	—
<i>Mesophylla macconnellii</i>	—	—	—	—	E	—	—
<i>Chiroderma salvini</i>	—	E	E	—	X	—	—
<i>C. villosum</i>	X	X	X	X	X	—	E
<i>Sturnira lilium</i>	X	X	X	X	X	—	X
<i>S. ludovici</i>	X	—	—	E	X	X	X
<i>S. mordax</i>	—	—	—	E	X	—	X
<i>Centurio senex</i>	E	X	X	X	—	—	—
Desmodontinae							
<i>Desmodus rotundus</i>	X	X	X	X	X	E	E
<i>Diaemus youngii</i>	E	E	X	—	—	—	—
<i>Diphylla ecaudata</i>	E	X	X	E	—	—	—
Natalidae							
<i>Natalus stramineus</i>	—	—	X	—	—	—	—
Furipteridae							
<i>Furipterus horrens</i>	X	E	—	—	—	—	—
Thyropteridae							
<i>Thyroptera tricolor</i>	X	X	E	—	E	—	X
Vespertilionidae							
<i>Myotis albescens</i>	X	E	X	—	—	—	—
<i>M. elegans</i>	X	—	X	—	—	—	—
<i>M. keaysi</i>	X	X	X	E	E	E	X
<i>M. nigricans</i>	X	X	X	X	X	X	X
<i>M. oxyotus</i>	—	—	—	E	E	X	X
<i>M. riparius</i>	X	E	X	E	—	—	X
<i>Rhogeessa tumida</i>	X	X	X	X	—	—	—
<i>Eptesicus andinus</i>	X	X	—	X	X	X	X
<i>E. furinalis</i>	X	E	X	X	E	—	—
<i>E. fuscus</i>	X	—	E	X	E	—	—
<i>Lasiurus borealis</i>	E	E	X	X	E	E	—
<i>L. ega</i>	E	X	E	X	E	—	X
Molossidae							
<i>Molossops greenhalli</i>	E	E	X	X	—	—	—
<i>Tadarida brasiliensis</i>	E	E	E	X	—	—	—
<i>Molossus ater</i>	X	X	X	X	—	—	—
<i>M. bondae</i>	X	E	E	E	—	—	—
<i>M. molossus</i>	E	E	X	E	E	—	—
<i>M. pretiosus</i>	E	E	X	E	—	—	—
<i>M. sinaloae</i>	X	X	E	X	—	—	—
<i>Eumops auripendulus</i>	E	X	E	—	—	—	—
<i>E. glaucinus</i>	E	E	E	X	—	—	—
<i>E. hansae</i>	—	E	—	—	—	—	—
<i>E. perotis</i>	—	—	X	—	—	—	—
Primates							
Cebidae							
<i>Saimiri oerstedii</i>	—	X	—	—	—	—	—
<i>Alouatta palliata</i>	X	X	X	E	E	—	X
<i>Ateles geoffroyi</i>	X	X	X	—	E	—	X
<i>Cebus capucinus</i>	X	X	X	X	X	—	X
Hominidae							
<i>Homo sapiens</i>	X	X	X	X	X	X	X

Taxon	La Selva	Osa	Guanacaste	San José	San Vito	Cerro de la Muerte	Monteverde
Edentata							
Myrmecophagidae							
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	—	E	—	—	—	—	—
<i>Tamandua mexicana</i>	X	X	X	X	—	—	X
<i>Cyclopes didactylus</i>	E	X	—	E	—	—	—
Bradypodidae							
<i>Bradipus variegatus</i>	E	X	X	X	E	—	X
<i>Choloepus hoffmani</i>	X	X	X	X	E	—	—
Dasypodidae							
<i>Cabassous centralis</i>	E	E	X	E	—	—	X
<i>Dasypus novemcinctus</i>	X	E	X	E	E	—	X
Lagomorpha							
Leporidae							
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	X	X	E	X	—	—	X
<i>S. dicei</i>	—	—	—	—	X	X	—
<i>S. floridanus</i>	—	—	X	—	—	—	—
Rodentia							
Sciuridae							
<i>Sciurus granatensis</i>	X	X	—	X	X	E	—
<i>S. deppei</i>	X	X	X	—	—	—	X
<i>S. variegatoides</i>	X	E	X	X	—	—	X
<i>Syntheosciurus brochus</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Microsciurus alfari</i>	X	X	—	—	X	—	X
Geomyidae							
<i>Orthogeomys cavator</i>	—	E	—	—	—	—	—
<i>O. cherriei</i>	E	—	—	—	—	—	E
<i>O. heterodus</i>	—	—	—	X	—	X	—
<i>O. underwoodi</i>	—	—	—	—	—	—	—
Heteromyidae							
<i>Liomys salvini</i>	—	—	X	X	—	—	—
<i>Heteromys desmarestianus</i>	X	X	—	X	X	—	X
<i>H. oresterus</i>	—	—	—	—	—	—	—
Erethizontidae							
<i>Coendou mexicanum</i>	X	E	X	X	—	X	X
Dasypodidae							
<i>Agouti paca</i>	X	X	X	—	—	—	X
<i>Dasypodactylus punctata</i>	X	X	X	X	E	—	X
Echimyidae							
<i>Hoplomys gymnurus</i>	X	X	X	—	—	—	—
<i>Proechimys semispinosus</i>	X	X	X	—	—	—	—
Muridae							
<i>Oryzomys albigularis</i>	X	—	—	X	—	X	—
<i>O. alfari</i>	X	—	—	—	—	—	—
<i>O. alfaroi</i>	—	—	X	—	E	—	—
<i>O. aphrastus</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>O. bombycinus</i>	X	—	—	—	—	—	—
<i>O. caliginosus</i>	X	X	—	X	—	—	—
<i>O. capito</i>	—	X	—	—	—	—	—
<i>O. concolor</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>O. fulvescens</i>	E	E	X	X	E	X	—
<i>O. palustris</i>	—	X	X	—	—	—	—
<i>Tylomys watsoni</i>	—	X	—	—	—	—	X
<i>Otorylomys phyllotis</i>	—	X	X	X	—	—	—
<i>Nyctomys sumichrasti</i>	X	X	—	—	—	—	X

Taxon	La Selva	Osa	Guanacaste	San José	San Vito	Cerro de la Muerte	Monteverde
<i>Zygodontomys brevicauda</i>	—	X	—	—	X	—	—
<i>Sigmodon hispidus</i>	—	X	X	X	—	—	X
<i>Rheomys hartmanni</i>	—	—	—	—	—	X	—
<i>R. underwoodi</i>	—	—	—	—	—	—	E
<i>Peromyscus mexicanus</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. nudipes</i>	—	—	X	X	X	X	X
<i>Scotinomys teguina</i>	—	—	—	—	E	—	X
<i>S. xerampelinus</i>	—	—	—	—	—	X	—
<i>Reithrodontomys brevirostris</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>R. creper</i>	—	—	—	X	—	X	E
<i>R. gracilis</i>	—	—	X	—	—	—	—
<i>R. mexicanus</i>	—	—	—	X	E	—	X
<i>R. paradoxus</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>R. rodriguezi</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>R. sumichrasti</i>	—	—	—	X	—	E	—
<i>Mus musculus</i> (introduced)	Possible almost anywhere—not always close to human buildings						
<i>Rattus rattus</i> (introduced)	Possible almost anywhere—not always close to human buildings						
<i>R. norvegicus</i> (introduced)	Possible almost anywhere—more associated with towns, fincas, etc.						
Carnivora							
Canidae							
<i>Canis latrans</i>	—	—	X	X	—	E	E
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	—	X	X	X	E	—	X
Mustelidae							
<i>Mustela frenata</i>	X	—	E	X	E	X	X
<i>Eira barbara</i>	X	X	X	—	X	—	X
<i>Galictis vittata</i>	X	X	X	—	—	—	—
<i>Spilogale putorius</i>	—	—	X	X	—	—	—
<i>Conepatus semistriatus</i>	E	X	X	X	—	—	X
<i>Lutra longicaudus</i>	X	X	X	X	—	—	—
<i>Mephitis macroura</i>	—	—	X	—	—	—	—
Procyonidae							
<i>Procyon cancrivorus</i>	—	X	E	—	E	—	—
<i>P. lotor</i>	E	X	X	X	X	—	X
<i>Nasua narica</i>	X	X	X	E	—	E	X
<i>Potos flavus</i>	X	X	X	—	X	—	X
<i>Bassaricyon gabbii</i>	E	E	—	—	—	—	X
<i>Bassariscus sumichrasti</i>	—	E	E	X	—	—	—
Felidae							
<i>Felis concolor</i>	—	X	X	—	—	E	X
<i>F. onca</i>	X	X	X	E	E	E	X
<i>F. pardalis</i>	E	X	X	E	E	E	X
<i>F. tigrina</i>	—	E	—	—	—	E	—
<i>F. wiedi</i>	E	X	X	—	E	—	X
<i>F. yaguaroundi</i>	E	X	X	X	E	—	X
Artiodactyla							
Tayassuidae							
<i>Tayassu pecari</i>	X	X	X	—	—	—	—
<i>Dicotyles tajacu</i>	X	X	X	—	—	—	X
Cervidae							
<i>Odocoileus virginianus</i>	—	X	X	—	—	—	X
<i>Mazama americana</i>	E	X	—	—	—	E	X
Perissodactyla							
Tapiridae							
<i>Tapirus bairdii</i>	X	X	X	—	—	X	X

DESCRIPCION DE ESPECIES

***Alouatta palliata* (Congo, Howling Monkey, Howler Monkey)**
K. E. Glander

Este gran primate del Nuevo Mundo es mejor conocido por las vocalizaciones estentóreas de los machos adultos (fig. 9.1), que se pueden oír a distancias mayores de 1 kilómetro, en los bosques densos, al amanecer o al anochecer generalmente, y son, quizá, también, una respuesta a estímulos pequeños tales como la presencia de gente, el paso de aviones, lluvia, truenos, y el llamado de otros aulladores. Se cree que estas vocalizaciones son un mecanismo de territorialismo (Jolly 1972) y que pueden servir también como medios de comunicación dentro de un grupo social (Jones 1978).

Un congo masculino pesa de 6 a 7; las hembras (fig. 9.1b) pesan de 4-5 kg. Los adultos son negros, con el lomo pardo oscuro o rubio y tienen pelos guías en los flancos. Estos pelos guías les dan el nombre común de monos aulladores velludos. Al nacer, las crías pesan cerca de 0,4 kg y son de color plateado a pardo dorado, y adquieren el pelo adulto a la edad de 12 semanas, cuando comienzan a apartarse de sus madres.



Fig. 9.1 *Alouatta palliata*: a) Macho adulto. Isla Barro Colorado, Panamá (foto J. H. Kaufmann). b) Hembra adulta cargando su cría a la espalda. Finca La Pacífica, cerca de Cañas, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto K. E. Glander).

Las hembras de los aulladores alcanzan la madurez sexual cerca de los 36 meses de edad y tienen su primera cría entre los 40 y los 46 meses (Glander 1981). Antes de la preñez, las hembras tienen un estro regular cuyo ciclo es de 16 días, demuestran cambios en la piel sexual, y participan en acoplamientos múltiples. La gestación dura 6 meses; en algunos años los nacimientos son espaciados y en otros son seguidos. El tiempo promedio entre un parto y otro es de 23 meses y la lactancia puede durar 18 meses (Glander 1980).

Los grupos de aulladores velludos por lo general están conformados por varios machos y hembras, así como los respectivos juveniles e infantiles. El promedio del tamaño del grupo de La Pacífica es de once animales (Glander 1975) y diez y ocho para los grupos de Barro Colorado (Carpenter 1934). Existen dominaciones jerárquicas lineales, dominando todos los machos adultos a todas las hembras (Glander 1975). El rango y la edad se correlacionan negativamente o sea que el adulto menor de cualesquiera de los dos sexos ocupa la posición alfa para su sexo (Jones 1978; Glander obs. pers.). Los juveniles, tanto machos como hembras, generalmente, abandonan el grupo materno (Glander 1980); los machos a más temprana edad que las hembras (15-36 meses contra 24-40 meses, respectivamente).

Se considera que los congos son consumidores de hojas (Jolly 1972), pues durante un estudio de un año de duración, el 63,6% de un grupo de congos costarricenses fue de hojas (Glander 1975), y 30,7% de frutos y flores. Más específicamente, la dieta anual fue de 19,4% de hojas maduras, 44,2% de hojas nuevas, 12,5% de frutas, 18,2% de flores y 5,7% de pecíolos y pulvínulos (Glander 1975). Es importante separar las hojas maduras de las nuevas en la dieta, ya que tienen valores alimenticios diferentes. Las hojas nuevas comparadas con las maduras son de producción limitada, contienen más agua, menos fibra, menos compuestos secundarios y requieren más tiempo para la cosecha (Glander 1981).

Los promedios anuales de las partes ingeridas de los árboles, descritas anteriormente, involucran una gran variabilidad en la dieta diaria. Los congos son extremadamente selectivos, pues ingieren partes específicas de algunos árboles. Por ejemplo, el grupo de estudio de congos consumió hojas nuevas de *Andira inermis*, *Ficus glabrata*, e *Hymenaea courbaril*, pero nunca las hojas maduras de ninguna de estas tres especies. En algunos casos, consumen las hojas maduras de ciertos árboles individuales, pero no las de otros de la misma especie (*Gliricidia sepium*, *Bursera Simaruba*) (Glander 1975). Las hojas maduras de *Andira inermis*, *F. glabrata*, y *H. courbaril* contienen taninos condensados, mientras que las hojas nuevas de estas especies los taninos son hidrolizables o carecen de ellos (Glander 1981); esto sucede dentro de una misma especie de árboles. Las hojas maduras de *G. sepium* y de *B. simaruba* que fueron ingeridas o no contenían taninos o eran hidrolizables, mientras que aquellas no consumidas por los congos tenían taninos condensados. Además, las hojas no consumidas contenían alcaloides,

mientras que aquellas sin alcaloides fueron consumidas por los aulladores (Glander 1981).

Los análisis nutricionales muestran que las hojas maduras que fueron consumidas contenían más proteínas, más metionina y menos fibra que las no consumidas (Glander 1981). Además, tanto las hojas maduras y nuevas consumidas eran significativamente similares.

En apariencia, el grupo de estudio seleccionó una dieta óptima, por lo menos para aprovechar al máximo el total de proteínas y de ciertos aminoácidos, a la vez de mantener al mínimo el consumo de fibra y de los compuestos secundarios de la planta (Glander 1981). Al verse frente a una gran variedad de hojas maduras (noventa y seis especies de árboles en 9,9 ha del territorio hogareño) los congos son capaces de seleccionar, y así lo hacen, los mejores alimentos disponibles (con respecto al mayor valor nutricional y al mínimo de contenido de compuestos secundarios). La disponibilidad de fases fenológicas cambia durante el año, lo que se refleja en la composición de la dieta diaria. La preferencia del grupo de estudio fue por las hojas nuevas y por las flores sobre las maduras. Así, durante la última parte de la estación seca y el comienzo de las lluvias, cuando estas fases fenológicas están disponibles, las hojas nuevas y las flores pueden constituir el 100% de la dieta diaria. Del mismo modo, al final de la época lluviosa, la mayor parte de la dieta diaria está compuesta por frutas y hojas maduras.

Alouatta palliata habita tanto las bajas como los bosques de montano (hasta 2.500 m) desde el sur de México hasta el noroeste de América del Sur (Napier y Napier 1967). En Costa Rica, son los únicos primates no humanos que quedan en muchos parches vestigiales del bosque.

Carpenter, C. R. 1934. A field study of the behavior and social relations of howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Comp. Psychol. Monogr.* 10:1-168.

Glander, K. E. 1975. Habitat and resource utilization: An ecological view of social organization in mantled howling monkeys. Ph.D. diss., University of Chicago.

———. 1980. Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *Am. J. Phys. Anth.* 53:25-36.

———. 1981. Feeding patterns in mantled howling monkeys. In *Foraging behavior: Ecological, ethological, and psychological approaches*, ed. A. C. Kamil and T. D. Sargent, pp. 231-57. New York: Garland Press.

Jolly, A. 1972. *The evolution of primate behavior*. New York: Macmillan.

Jones, C. 1978. Aspects of reproductive behavior in the mantled howler monkey. Ph.D. diss., Cornell University.

Napier, J. R., and Napier, P. H. 1967. *A handbook of living primates*. London: Academic Press.

Artibeus jamaicensis (Murciélago Frutero Jamaicano, Jamaican Fruit Bat) D. W. Morrison

El murciélago frutero jamaicano (fig. 9.2a) es uno de los que son más comúnmente capturados con redes de niebla en América Central. Los adultos son de cuerpo robusto, de cerca de 50 g de peso, y de una envergadura de alas de 40 cm (brazo 58-65 mm). Se encuentran tanto en los bosques húmedos como los secos, desde México hasta Brasil y a menudo consumen polen e insectos (Heithaus, Fleming y Opler 1975), pero su alimento principal son los frutos de árboles grandes (Gardner 1977). De las 131 muestras fecales de *Artibeus jamaicensis* atrapados con redes de niebla en Panamá (Bonaccorso 1975), 104 contenían *Ficus* spp., 11 *Calophyllum longifolium*, 8 *Quararibea asterolepis*, 6 *Spondias Mombin*, 5 *Cecropia* spp., 2 *Dipteryx panamensis*, y 2 *Piper* spp. En contraste con un murciélago frugívoro más pequeño, *Carollia perspicillata*, *A. jamaicensis* sólo en raras oportunidades consumen *Piper* spp., u otros frutos del subdosel. Los



Fig. 9.2 *Artibeus jamaicensis*: a). Murciélago adulto. Finca La Pacifica, cerca de Cañas, provincia de Guanacaste, Costa Rica. b) Suelo debajo de un supuesto comedero de *Artibeus*, lleno de perdigones masticados de *Ficus* spp. (v.g., ver masa seca abajo de la izquierda con orificio de salida de una avispa en la semilla) y heces llenas de semillas (v.g., "cuerda" húmeda de semillas intactas arriba a la derecha). Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

murciélagos arrancan al vuelo los frutos de los árboles (Jimbo y Schwassman 1967) y usan los músculos bien desarrollados de su pecho y de sus mandíbulas y sus largos dientes caninos para llevar frutos muy grandes (v.g., *Artibeus inermis* de 12 g) a sus comederos (fig. 9.2b) a distancias de 25 m hasta más de 200 metros (Janzen *et al.* 1976; Morrison 1978a) *Artibeus jamaicensis* emite chillidos de ecolocalización de relativa a baja intensidad (al igual que lo hacen otros filostómidos) y probablemente hace uso de sus grandes ojos y de sus estructuras nasales internas complejas para orientarse y encontrar su alimento.

El rastreo por radio de los patrones de forrajeo de *A. jamaicensis* indica que vuelan de 0,2 a 10 kilómetros de sus perchas diurnas a sus comederos, según la densidad y la distribución de los frutos maduros (Morrison 1978a, b). Los vuelos regulares en busca de alimentos y los vuelos prolongados poco frecuentes en busca de árboles listos para fructificar se programan de tal manera con el fin de evitar la luz intensa de la luna. En las noches de luna llena los murciélagos suspenden totalmente sus vuelos de forrajeo y vuelven a sus perchas diurnas durante 1-7 h de la noche cuando la luna está en su punto más alto. Esta "fobia lunar" (y el uso de árboles huecos como descansos diurnos) puede haber evolucionado para reducir las pérdidas a causa de los depredadores que se orientan visualmente como los búhos y las zarigüeyas (Morrison 1978c).

Un murciélago *A. jamaicensis* puede llevar a su comedero más de su peso en higos durante una noche, según el conteo de sus viajes, verificado por radio-rastreo (Morrison 1978a). En su comedero, el murciélago sostiene el fruto entre sus brazos y muerde pedazos pequeños de la cáscara, y después de chupar el jugo, escupe el resto en forma de perdigones, y se traga muchas de las semillas, las que aparentemente pasan intactas en las heces (fig. 9.2b).

Las hembras tienen un estro después del parto y dos embarazos por año, muy seguidos. En Panamá, los óvulos fertilizados durante marzo-abril, época de mayores nacimientos, producen un segundo pico cerca de cuatro meses después. Los óvulos fertilizados durante este segundo estro se implantan en el útero como blastocistos, pero se suspende el desarrollo durante 2,5 meses (Fleming 1971). Aunque algunos murciélagos frugívoros son biestros estacionalmente, únicamente *A. jamaicensis* tiene desarrollo embrionario retardado. En Panamá el período de retardo coincide, quizá al azar, con la estación anual en que la producción de frutos de *Ficus* es baja (Morrison 1978a).

Los registros visuales y de captura (Handley 1978) indican que solamente el 40% de los recién nacidos de *A. jamaicensis* sobreviven su primer año. La tasa de sobrevivencia de los adultos es alrededor de 60% por año y no varía mucho con la edad; cerca de 3% alcanzan la edad de 6 años.

Durante el día *A. jamaicensis* descansa en cuevas, en el follaje y en árboles huecos. Las perchas en el follaje son usadas por machos solitarios o a menudo por dos o tres machos y subadultos. Las perchas en cuevas contienen de tres a once hembras, junto con las crías que están amamantando o recién destetadas (según la estación), e invariablemente por un único macho (Morrison 1979). Las obser-

vaciones con rayos infrarrojos y en los harenos marcados por medio de la radio, mostraron que las perchas en cuevas son defendidas vigorosamente (Morrison y Hagen-Morrison, s.f.). Durante la estación de cría, los machos del harén desarrollan una intensa actividad de vuelos de patrullaje (investigando, persiguiendo y escoltando) en la vecindad de los sitios diurnos de descanso. Para alimentarse los machos llevan frutas a sus descansos diurnos, hasta 1,5 km, de ida y de vuelta por cada fruta. El promedio de vuelo de los machos de harén es de hasta de 3 horas por noche, el doble de aquel de las hembras y de los demás machos.

Algunas observaciones indican que *A. jamaicensis* forrajea en grupos pequeños: (1) las llegadas en grupo a la redes de niebla han sido reportadas para esta especie en México (Dalquest 1953 y en Costa Rica) (Heithaus, Fleming y Opler 1975). (2) Mientras se les remueve de las redes, los individuos frecuentemente emiten un chillido de alarma (una serie de gritos) que puede atraer a otros miembros de *A. jamaicensis* (así como a otras especies de murciélagos frugívoros). En Panamá, sin embargo, los miembros de estos harenos monitoreados por radio forrajean independientemente (Morrison y Hagen-Morrison, s.f.). Aunque las hembras del harén, a menudo, se alimentan en los mismos árboles, durante el curso de la noche no vuelan ni descansan juntas mientras comen. Sin embargo, pueden forrajear en grupo cuando los árboles en fruto se encuentran más dispersos (Ward y Zahavi 1973).

- Bonaccorso, F. J. 1975. Foraging and reproductive ecology of a community of bats in Panama. Ph.D. diss., University of Florida.
- Dalquest, W. W. 1953. Mammals of the Mexican state of San Luis Potosí. *Louisiana State Univ. Biol. Sci. Ser.* 1:1-229.
- Fleming, T. H. 1971. *Artibeus jamaicensis*: Delayed embryonic development in a Neotropical bat. *Science* 171:402-4.
- Fleming, T. H.; Heithaus, E. R.; and Sawyer, W. B. 1977. An experimental analysis of food location behavior of a frugivorous bat. *Ecology* 58:619-27.
- Fleming, T. H.; Hooper, E. T.; and Wilson, D. E. 1972. Three Central American bat communities: Structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53:555-69.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. In *Biology of bats of the New World Phyllostomatidae*, ed. R. J. Baker, J. K. Jones, Jr., and D. C. Carter, pp. 293-350. *Spec. Publications of the Museum*, no. 13. Lubbock: Texas Tech University.
- Handley, C. O., Jr. 1978. BCI Bat Project: A five year report. Mimeographed.
- Heithaus, E. R.; Fleming, T. H.; and Opler, P. A. 1975. Foraging patterns and resource utilization of seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841-54.
- Janzen, D. H.; Miller, G. A.; Hackforth-Jones, J.; Pond, C. M.; Hooper, K.; and Janos, D. P. 1976. Two Costa Rican bat-generated seed shadows of *Artibeus inermis* (Leguminosae). *Ecology* 57:1068-75.

- Jimbo, S., and Schwassman, H. O. 1967. Feeding behavior and daily emergence pattern of *Artibeus jamaicensis*. *Atas Simp. Biota Amazonica* 5:239–53.
- Morrison, D. W. 1978a. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59:716–23.
- . 1978b. Influence of habitat on the foraging distances of the fruit bat *Artibeus jamaicensis*. *J. Mamm.* 59:622–24.
- . 1978c. Lunar phobia in a Neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. *Anim. Behav.* 26:852–55.
- . 1979. Apparent male defense of tree hollows in the bat *Artibeus jamaicensis*. *J. Mamm.* 60:11–15.
- Morrison, D. W., and Hagen-Morrison, S. n.d. Economics of harem defense by a Neotropical bat. In review.
- Ward, P., and Zahavi, A. 1973. The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food finding. *Ibis* 115:517–34.

Ateles geoffroyi (Mono Araña, Mono Colorado, Spider Monkey)

J. F. Eisenberg

El mono araña, del género *Ateles*, se encuentra desde el sur de Tamaulipas, México, hasta Mato Grosso, Brasil. Kellogg y Goldman (1944) dividieron el género *Ateles* en cuatro especies, aunque Hershkovitz (1972) es de la opinión que hay solo un nombre específico válido para *Ateles* (*Ateles paniscus*). Dada la variación morfológica y cromosómica dentro del género y nuestro escaso conocimiento de la historia de la distribución de los primates en los Neotrópicos septentrionales, creoprematuro llegar a la conclusión de que hay una sola especie. Más bien, para el propósito de esta discusión, creo que bien se puede colocar a los monos araña de Centro América dentro de la clasificación de *A. geoffroyi* propuesta por Kellogg y Goldman (fig. 9.3').

Hay nueve subespecies descritas de *Ateles geoffroyi*, basadas en el color del pelaje. En todas ellas, el pelaje de los adultos es oscuro en el dorso de los antebrazos y en el aspecto dorsal de las patas traseras, desde la rodilla hasta el talón. El color del vientre, espalda, hombros y cola es muy variable, desde rubio en la subespecie *A. g. ornatus* hasta casi negro en *A. g. pan.* En Costa Rica, generalmente, se encuentran dos especies, *A. g. ornatus* al norte y *A. g. panamensis* (fig. 9.3) en el sur. *A. panamensis* es un animal mucho más oscuro, con el dorso del tronco del color característico pardo rojizo y las patas traseras, cola y brazos negros. La cabeza y los hombros también son negros. El pelaje natal varía desde totalmente negro en *A. g. panamensis* a rubio en *A. g. ornatus*.

Esta especie es muy abundante en el Parque Nacional Santa Rosa y ahí fue estudiada por Freese (1976). Sus números se han visto grandemente reducidos a lo largo de todo su ámbito en Centro América, resultado tanto de la pérdida del hábitat para la agricultura como por la cacería.



Fig. 9.3 *Ateles geoffroyi*: Hembra adulta y su cría en un árbol de *Ochroma lagopus*. Isla Barro Colorado, Panamá, (foto J. F. Eisenberg).

La cacería de los monos para alimento puede variar grandemente según la localidad en que uno reside. Aunque localmente es prohibido cazar los monos por su carne, en muchas partes de Centro América se les persigue ávidamente para alimento. Por ser *Ateles geoffroyi* una de las especies más grandes del Nuevo Mundo, es muy vulnerable a la cacería, y aquellos que comen su carne dicen que es de muy buena calidad.

Los adultos pueden llegar a tener una longitud total de más de 1,29 m. La longitud de la cabeza y el cuerpo es de 0,42 a 0,59 m, y la longitud de la cola sobrepasa fácilmente esta medida, con un promedio de cerca de 0,675 m. Los adultos pueden pesar más de 8 kg. Hay poco dimorfismo sexual, aunque los machos adultos tienden a ser ligeramente más pesados que las hembras y la longitud de la cabeza y el cuerpo es mayor. La cola de la hembra es proporcionalmente más grande que la del macho.

El mono araña está activo durante el día y se le conoce por su especialización extrema a la forma de vida arbórea. Se mueve rápidamente por los árboles, braceando y usando su cola para ayudarse en la locomoción. La forma de bracear no es completamente homóloga a la del gibón. El nombre común de este mono proviene de las proporciones de su cuerpo, ya que las extremidades son largas y delgadas, su cola es totalmente prensil, pudiendo aguantar el peso entero del animal.

El período de gestación es de aproximadamente 225 días y los intervalos entre los partos pueden variar de 2 a 3 años. Supuestamente la lactancia durante el primer año requiere que haya un período de anestro, y que la hembra generalmente no reinicia su ciclo mientras no se complete el destete.

Al nacer, la cría pesa aproximadamente 500 g y mantiene una asociación íntima con la madre durante los tres primeros meses de vida. Al principio, la madre carga a su pequeño ventralmente y cercano a los dos meses de edad el hijo cabalga sobre el lomo de su madre. La cría continúa amamantando hasta que tiene casi un año de edad, aunque ya por este tiempo ha comenzado a comer alimentos sólidos. El destete es gradual ya que cerca de los 3 meses de edad el hijo comienza a comer alimentos sólidos. La edad del destete es probable que dependa en parte de la condición nutricional de la madre y del hijo, ya que la hembra produce únicamente una cría y el intervalo entre los partos es largo y variable y la tasa de reproducción en la naturaleza es muy baja. Por esta razón, las poblaciones de *Ateles* se reponen muy lentamente cuando son víctimas de la cacería. Aparentemente, el género *Ateles* es muy sensible a la perturbación del hábitat por el hombre; quizá es la primera especie de primates que puede disminuir en sus números a causa de una alteración severa.

Los estudios más extensos sobre la alimentación son los de Hladik y Hladik (1969) para *Ateles geoffroyi* en Panamá, y el de Klein (1972) con *Ateles belzebuth* en Colombia. La especie es, principalmente, frugívora y se alimenta muy selectivamente en el bosque maduro en alturas de moderadas a extremas. Puede consumir hasta 20% de su dieta anual en forma de hojas nuevas, las que sin duda, durante ciertas estaciones del año, sirven para aumentar la proteína vegetal de su dieta. En sus observaciones de campo Hladik y Hladik (1969), Carpenter (1935), y Eisenberg y Kuehn (1966) elaboraron listas de los alimentos de *Ateles geoffroyi*. Klein (1972), aportó datos similares para *Ateles belzebuth* en Colombia. Los Hladik dicen que *Ateles* puede ser un agente dispersor importante para las semillas de *Trichilia* y de *Ficus*, que germinan después de pasar por el tracto digestivo.

Freese (1976) indica que el tamaño del grupo que más comúnmente se encuentra en *Ateles geoffroyi* es de dos animales. Esto, de ninguna manera, da una idea precisa del tamaño total de la tropa, sin embargo, las tropas de *Ateles* tienden a dividirse en numerosos subgrupos, de modo que solo se puede hacer un censo exacto cuando se reúnen en comederos específicos o en los árboles en donde pernoctan. Carpenter notó esta tendencia al fraccionamiento de la tropa ya en 1935.

Los subgrupos de una tropa de *Ateles* no se reúnen necesariamente en la misma unidad social en los árboles de pernoctar a la conclusión de las actividades del día. Además, hay tendencia de formar subgrupos unisexuales en donde los adultos y subadultos se mueven independientemente de las unidades femeninas más pequeñas. En la literatura hay indicios de que en algunos casos, un grupo de *Ateles* puede exhibir una estructura de la tropa simplificada, compuesta por un macho adulto, varias hembras y

sus crías. Freese (1976) vio semejantes estructuras durante un censo en Costa Rica, y Durham (1975) aportó pruebas de tropas de uno y de varios machos de *Ateles paniscus* en Perú. Este autor dice que la tropa que contiene un único macho es una condición típica de las tropas más pequeñas, cuyos hábitats están a grandes elevaciones. Sin embargo, a una capacidad de carga moderada de individuos es aparente que el total de la tropa de *Ateles*, en un área dada, es de varios machos adultos, machos juveniles y hembras adultas con sus respectivas crías. Esta tropa puede reunirse durante varios períodos en sus comederos arbóreos y de pernoctar, pero la tendencia principal es que la tropa se fraccione en subgrupos pequeños que forrajean independientemente. Pueden utilizar aullidos fuertes y largos para coordinar los patrones de movimiento de los subgrupos. Estas vocalizaciones largas pueden promover una reunión de los miembros de la tropa desde grandes distancias, especialmente al encuentro de otras tropas vecinas. Las llamadas largas pueden servir de propósito para una asamblea, así como para proclamar la ocupación de un área (Eisenberg 1976).

El tamaño total de una tropa de *Ateles geoffroyi*, cuando se encuentra reunida en un solo lugar, puede ser de cerca de 20 animales. El territorio de esta tropa depende en gran parte de la capacidad del hábitat, y es lógico suponer que el territorio propio de una tropa puede ser de 2,5 a 4 km². La densidad de *Ateles* es generalmente baja comparada con aquellas de los congos y de los monos cariblanos. Freese (1976) cree que hay una densidad de 6 a 9 individuos por km², en toda la extensión del Parque Nacional Santa Rosa.

El sistema de comunicación de *Ateles* es complejo, y consta de vocalizaciones, expresiones faciales, posiciones del cuerpo y de señales químicas. El comportamiento de señalamiento por los machos adultos, consta de registros de las secreciones de una glándula pectoral sobre las ramas o sobre el follaje. El repertorio vocal es extraordinariamente complejo y el uso de señales intergradadas es común. También, se puede reconocer el uso de patrones discretos de vocalizaciones para definir situaciones específicas. Los ladridos sirven para advertir la presencia de depredadores o de una invasión terrestre. Los aullidos largos, de por lo menos dos tipos, se usan para coordinar los movimientos, especialmente durante los encuentros entre la tropa. La dinámica de *Ateles geoffroyi* fue estudiada en Panamá por Dare (1974) y por Eisenberg y Kuehn (1966), y la comunicación dentro del género fue revisada por Eisenberg (1976).

- Carpenter, C. R. 1935. Behavior of red spider monkeys in Panama. *J. Mamm.* 16:171-80.
- Dare, R. 1974. The social behavior and ecology of spider monkeys *Ateles geoffroyi* on Barro Colorado Island. Ph.D. diss., University of Oregon.
- Durham, N. M. 1975. Some ecological, distributional, and group behavioral features of Atelinae in southern Peru, with comments on interspecific relations. In *Ninth International Congress of Anthropological and Ethnological Sciences*, in manuscript.

- Eisenberg, J. F. 1976. Communication mechanisms and social integration in the black spider monkey, *Ateles fusciceps robustus*, and related species. *Smithsonian Contrib. Zool.* no. 213.
- Eisenberg, J. F., and Kuehn, R. E. 1966. The behavior of *Ateles geoffroyi* and related species. *Smithsonian Misc. Coll.* 151:1–63.
- Freese, C. 1976. Censusing *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi* and *Cebus capucinus* in the Costa Rican dry forest. In *Distribution and abundance of Neotropical primates*, ed. R. W. Thorington and P. G. Heltne. Washington, D.C.: National Academy of Sciences.
- Hershkovitz, P. 1972. The recent mammals of the Neotropical region: A zoogeographic and ecological review. In *Evolution, mammals and southern continents*, ed. Keast, Erk, and Glass, pp. 311–432. Albany: State University of New York Press.
- Hladik, A., and Hladik, C. M. 1969. Rappports trophiques entre vegetation et primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). *Terre et Vie* 23:25–117.
- Kellog, R., and Goldman, E. A. 1944. Review of the spider monkeys. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 96:1–45.
- Klein, L. L. 1972. The ecology and social organization of the spider monkey, *Ateles belzebuth*. Ph.D. diss., University of California, Berkeley.

***Bradypus variegatus* (Perezoso de Tres Dedos, Three-Toed Sloth)**

G. G. Montgomery

El perezoso de tres dedos (fig. 9.4) es legendario por sus lentos movimientos y la falsa premisa de que se alimenta, exclusivamente, de las hojas del árbol de *Cecropia*. Este mamífero, de tamaño mediano es, quizá, el consumidor primario más importante del dosel en los bosques húmedos neotropicales. Hay menos de seis especies de *Bradypus* distribuidos en los bosques húmedos de bajura, desde Honduras hasta el norte de Argentina y Paraguay (Wetzel 1980; Wetzel y Días de Avila-Pires 1980; Walker 1975). *Bradypus variegatus*, que se encuentra en Costa Rica y en Panamá (Wetzel y Kock 1973), ha sido objeto de intensos estudios de campo en la Isla de Barro Colorado, en el Canal de Panamá, desde 1970 (Sunquist y Montgomery 1973; Montgomery y Sunquist 1974, 1975, 1978).

Los perezosos de tres dedos son mamíferos arbóreos que viven, se alimentan y se reproducen a varios metros sobre el piso del bosque, cerca de los niveles superiores del dosel. Se nutren, casi exclusivamente, de hojas, para lo que utilizan su granestómago semejante al de los rumiantes. El largo tracto intestinal es indispensable para poder digerir este alimento, rico en energía, pero relativamente poco digestible (Parra 1973; Bauchop 1978). Quizá, necesitan algunas mezclas de distintas clases de hojas (Freeland y Janzen 1974), por lo que un folívoro arbóreo probablemente debe cambiar de un árbol a otro para obtener una dieta mixta, aunque debe haber varias especies de bejucos



Fig. 9.4 *Bradypus variegatus*; Hembra adulta con su cría (entre ella y el árbol). Isla Barro Colorado, Panamá (foto G. G. Montgomery).

entrelazados en las copas de algunos árboles (Montgomery y Sunquist 1978). La antigua creencia de que los perezosos pasan su vida entera en un solo árbol no es cierta, ya que un perezoso de tres dedos se cambia de un árbol a otro, aproximadamente, cada 1.5 días (Sunquist y Montgomery 1973), pasándose entre las copas, a menudo usando los bejucos entrelazados. Descender al suelo, cada vez que el perezoso cambia de árbol, implicaría un desgaste inútil de energía.

Entonces, ¿por qué será que éstos descienden para orinar y defecar? La respuesta a esto, aún no es clara. Lo que se sabe es que el perezoso acumula orina y heces durante una semana (Montgomery y Sunquist 1975), desciende al piso del bosque y, usando su corta cola, cava una pequeña depresión, defeca, orina y cubre las heces y la orina con hojas, con movimientos automáticos de sus patas traseras, al comenzar a trepar de nuevo hacia el dosel. El procedimiento completo de descender al piso del bosque, defecar y volver al dosel, generalmente, le toma menos de 30 minutos. Durante este período, el perezoso está expuesto a los depredadores terrestres, otros mamíferos que cazan en los árboles, y pájaros que cazan por debajo del dosel. Las fuerzas selectivas que promueven y mantienen este comportamiento, de hecho deben ser fuertes. La hipótesis más acertada, hasta la fecha, es que la descomposición lenta de las heces en la base de los árboles, a los

que tiende a regresar repetidas veces, promueve o provoca un crecimiento diferencial de las hojas de aquellos árboles que quizás le proporcionan al perezoso una fuente más constante o de mejor calidad (Montgomery y Sunquist 1975). Esta hipótesis amerita más estudios.

Una gran cantidad de artrópodos habita como adultos sobre los perezosos de tres dedos y depositan sus huevos en las heces cuando el perezoso defeca en el piso del bosque. Waage y Montgomery (1976) demostraron que el ciclo de vida de las polillas pirálidas, llamadas "polillas del perezoso", comienza cuando una hembra grávida, que probablemente abandona su perezoso mientras este defeca, oviposita en las heces. Las larvas se alimentan de las heces y pupan aquí, en tubos sedosos entre los bolos fecales. Los adultos recién emergidos vuelan hacia un dosel hasta encontrar un perezoso. Los escarabajos de por lo menos tres géneros tienen un ciclo de vida similar (Waage y Best 1980), y los perezosos, individualmente, pueden cargar hasta novecientos o más coleópteros. Por lo menos, tres especies de ácaros también viven sobre los perezosos y utilizan sus heces en sus ciclos reproductivos.

Los perezosos de tres dedos viven en densidades poblacionales altas en los bosques de Panamá. Los resultados de los censos indican que hay de cinco a ocho perezosos de tres dedos por hectárea (Montgomery y Sunquist 1975, 1978). Estos perezosos son relativamente grandes, y tan comunes, que aportan una contribución sustancial a la biomasa de consumidores primarios del dosel del bosque (Montgomery y Sunquist 1975; Eisenberg y Thorington 1973). Los censos se llevaron a cabo midiendo las tasas en que fueron depositados los montones de heces en el piso del bosque por los perezosos que habitaban en parcelas pequeñas de estudio. Sería importante hacer censos similares de los perezosos en los bosques en otras partes de los neotrópicos.

El metabolismo de los perezosos de tres dedos es, aproximadamente, la mitad del de otros mamíferos de su tamaño (4-6 kg). Del mismo modo, la digestión es muy lenta y se mide por días, mientras que en otros rumiantes y similares, la tasa se mide en horas (Parra 1978). Se puede considerar que el perezoso de tres dedos es un compromiso entre un animal lo suficientemente grande para poder andar entre el dosel del bosque, con un aparato digestivo amplio para almacenar y procesar grandes cantidades de alimento, relativamente digerir poco, y lo suficientemente liviano para no quebrar las ramas y bejucos de los que necesariamente tiene que servirse para poder alimentarse. Para aprovechar al máximo el tamaño del cuerpo, a la vez que procurar mantener al mínimo su peso, el perezoso ha tenido que sacrificar la masa muscular. La relación de músculo a esqueleto y tejido conectivo, es mucho más baja que en un mamífero terrestre de tamaño similar (Grand 1978). Una parte del peso que se gana con la reducción de la masa muscular se compensa con su gran capacidad de almacenaje y de digestión. Esta capacidad es aproximadamente el 30% del total de su peso corporal (Goffart 1971).

Para conservar la energía que deriva de su dieta energética, relativamente baja, los perezosos de tres dedos

tienen un pelaje grueso que les proporciona gran aislamiento. Mientras descansan, emplean las posiciones del cuerpo que tienden a conservar el calor. En parte, la lenta tasa de la digestión y paso del alimento se relaciona con el hecho que su temperatura corporal disminuya casi a la del ambiente durante la noche y aumenta hasta casi alcanzar la temperatura normal de los mamíferos, sólo cuando los animales se calientan al sol durante el día (Montgomery y Sundquist 1978; McNab 1978).

Unode los principales depredadores del perezoso de tres dedos, el águila arpía, aprovecha cuando el animal sube a las copas de los árboles para asolearse para fines de la termorregulación y lo caza al vuelo (Retting 1978).

Aunque los perezosos de tres dedos comen menos de lo que podría esperarse, según el tamaño de sus cuerpos, por razón de su bajo metabolismo (McNab 1978; Nagy y Montgomery 1980) y el hecho de que la tasa de digestión y de pasaje de alimentos sea baja (Montgomery y Sunquist 1978), son importantes consumidores primarios, ya que cosechan cerca del 2% del total anual de la producción de hojas en los bosques del centro de Panamá. La cosecha de hojas por un perezoso es bastante selectiva, y cada linaje de perezosos tiene una especie de árbol la que tiende a usar y cosechar más constantemente que las otras (Montgomery y Sunquist 1975, 1978). Las modalidades de las especies de árboles difieren entre las diferentes genealogías de perezosos, de modo que el total del impacto de los perezosos que viven en un área dada se reparte entre varias especies de árboles y de bejucos.

Los perezosos de tres dedos alcanzan la madurez sexual a una edad relativamente avanzada para el tamaño de su cuerpo, se reproducen muy lentamente, viven mucho tiempo, y tienen tasas de mortalidad relativamente bajas después de haber sobrevivido el destete social y alcanzado la madurez (Montgomery 1980). Los perezosos adultos en la Isla de Barro Colorado han vivido de 6 a 8 años después de marcados, de manera que se sabe que tienen una edad de 9 a 11 años. Sospechamos que, en la naturaleza, viven entre 20 y 30 años.

Tanto los machos como las hembras alcanzan la madurez sexual alrededor de los 3 años de edad. Los machos adultos se caracterizan por tener un mechón de pelo más corto en el lomo, de color amarillo pálido a brillante, con una franja dorsoventral negra en el centro. Las hembras adultas carecen de estas marcas. Es casi imposible distinguir externamente los diferentes sexos en los juveniles porque carecen de genitales externos.

Las hembras adultas tienen una cría por año, pasan la mitad del año preñadas y la otra mitad cargando y cuidando sus crías (Montgomery y Sunquist 1978); creemos que el período de gestación es de seis meses. Los perezosos juveniles maman cerca de seis semanas después de nacidos, aunque comienzan a comer hojas a las dos semanas de edad, primero chupando fragmentos de hojas de los labios de la madre y luego comiendo partes de las hojas que come la madre. Durante cerca de 5,5 meses la hembra carga sus crías (fig. 9.4) donde quiera que vaya y nunca se separan la madre y la cría. Si la cría se suelta de la madre cae, ella ignora sus gritos desesperados (Montgomery y Sunquist

gomery y Sunquist 1974) y pretende que no la puede encontrar o quizás no quiere buscarla (Beebe 1976).

Los juveniles se alimentan de hojas después del destete, nutricional, y durante los próximos cuatro o cinco meses, mientras cabalga sobre el lomo de su madre, antes del destete social (Montgomery y Sunquist 1978). Estas hojas provienen de los árboles y de los bejucos de los que se alimenta la madre, y de este modo ella enseña a su cría la localización de los árboles de su territorio, así como la preferencia por las especies de árboles y de bejucos de los que ella se alimenta. A la edad de aproximadamente seis meses, la madre se aleja de su cría para destetarla socialmente. La cría hereda los árboles que ocupan el territorio hogareño de la madre, y durante los próximos seis meses, ésta ocupa árboles diferentes en un territorio adyacente. De este modo, la madre tiene un territorio hogareño dividido en dos partes: una para la crianza de sus hijos y la otra mientras no tenga hijos dependientes y está preñada. La mortalidad de los perezosos juveniles después del destete social es relativamente alta, y rara vez las dos crías siguientes ocupan la misma posición en el territorio hogareño de la madre, aunque la madre regresa a la misma área con el nacimiento de cada cría sucesiva.

Este sistema de crianza de los hijos produce genealogías de perezosos que tienen preferencias alimenticias diferentes a las de otras familias que viven en los mismos sitios (Montgomery y Sunquist 1978). Los territorios hogareños de los perezosos de tres dedos se traslapan libremente y, aunque los perezosos de distintas familias pueden vivir, aproximadamente, en las mismas áreas, las diferencias por las prioridades alimenticias producen una tendencia al uso de variadas especies de árboles dentro de estos sitios. También existe la tendencia para que diferentes individuos ocupen especies de árboles que comparten como alimento y como lugares de descanso.

- Bauchop, T. 1978. Digestion of leaves in vertebrate arboreal folivores. In *The ecology of arboreal folivores*, ed. G. G. Montgomery, pp. 193–204. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Beebe, W. 1926. The three-toed sloth *Bradypus cuculliger cuculliger* Wagler. *Zoologica* 7:1–67.
- Eisenberg, J. F., and Thorington, R. W., 1973. A preliminary analysis of a Neotropical mammal fauna. *Biotropica* 5:150–61.
- Freeland, W. J., and Janzen, D. H. 1974. Strategies in herbivory by mammals: The role of plant secondary compounds. *Am. Nat.* 108:269–89.
- Goffart, M. 1971. *Function and form in the sloth*. New York: Pergamon Press.
- Grand, T. I. 1978. Adaptations of tissue and limb segments to facilitate moving and feeding in arboreal folivores. In *The ecology of arboreal folivores*, ed. G. G. Montgomery, pp. 231–41. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- McNab, B. K. 1978. Energetics of arboreal folivores: Physiological problems and ecological consequences of feeding on an ubiquitous food supply. In *The ecology of arboreal folivores*, ed. G. G. Montgomery, pp. 153–62. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Montgomery, G. G. 1980. Socio-ecology of *Xenarthra* (= *Edentata*): Parental investment by extreme K-strategists. In *Mammalian behavior*, ed. J. F. Eisenberg et al. Special Publication. American Society of Mammalogists, in press.
- Montgomery, G. G.; Cochran, W. W.; and Sunquist, M. E. 1973. Radio-locating arboreal vertebrates in tropical forest. *J. Wildl. Mgmt.* 37:426–28.
- Montgomery, G. G., and Sunquist, M. E. 1974. Contact-distress calls of young sloths. *J. Mamm.* 55:211–13.
- . 1975. Impact of sloths on Neotropical energy flow and nutrient cycling. In *Ecological studies*, vol. 2, ed. F. B. Golley and E. Medina, pp. 69–98. New York: Springer-Verlag.
- . 1978. Habitat selection and use by two-toed and three-toed sloths. In *The ecology of arboreal folivores*, ed. G. G. Montgomery, pp. 329–59. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Nagy, K. A., and Montgomery, G. G. 1980. Field metabolic rate, water flux and food consumption in three-toed sloths (*Bradypus variegatus*). *J. Mamm.* 61:465–72.
- Parra, R. 1978. Comparison of foregut and hindgut fermentation in herbivores. In *The ecology of arboreal folivores*, ed. G. G. Montgomery, pp. 205–29. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Retting, N. L. 1978. Breeding behavior of the harpy eagle (*Harpia harpyja*) *Auk* 95:629–43.
- Sunquist, M. E., and Montgomery, G. G. 1973. Activity patterns and rates of movement of two-toed and three-toed sloths. In *The ecology of arboreal folivores*, ed. G. G. Montgomery, pp. 329–59. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Waage, J. K., and Best, R. M. 1980. Arthropod associates of sloths. In *The evolution and ecology of sloths, anteaters and armadillos (Mammalia: Xenarthra = Edentata)*, ed. G. G. Montgomery. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Waage, J. K., and Montgomery, G. G. 1976. *Cryptoses cholopei*: A coprophagous moth that lives on a sloth. *Science* 193:157–58.
- Walker, E. P. 1975. *Mammals of the world*. 3d ed., vol. 1 (rev. J. L. Paradiso). Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Wetzel, R. M. 1980. The identification and distribution of recent *Xenarthra* (= *Edentata*). In *The evolution and ecology of sloths, anteaters and armadillos (Mammalia: Xenarthra = Edentata)*, ed. G. G. Montgomery. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Wetzel, R. M., and Dias de Avila-Pires, F. 1980. Identification and distribution of the recent sloths of Brazil (*Edentata*). *Rev. Brasil. Biol.* 40:831–36.
- Wetzel, R. M., and Kock, D. 1973. The identity of *Bradypus variegatus* Schinz (Mammalia: *Edentata*). *Proc. Bio. Soc. Washington* 86:25–33.

***Canis latrans* (Coyote)**

D. H. Janzen

Los coyotes (Canidae) se encuentran en todas las bajuras de Guanacaste, tanto en bosques como en potreros; dan la impresión de que este es su hábitat natural, al igual que el ganado feral. Sin embargo, no veo razón para sospechar que sean invasores recientes después de la tala masiva de los bosques, ya que se encuentran en todos los bosques caducifolios del Parque Nacional de Santa Rosa. El ámbito de los coyotes es desde Canadá hasta Costa Rica, y los residentes más antiguos de Guanacaste los han visto por lo menos durante setenta años.

Aunque no hay datos sobre el peso de los coyotes guanacastecos, me parece que es aproximadamente el 70% de los adultos en el oeste de Estados Unidos. Aparentemente, su pelaje es más corto, pero del mismo color gris-beige-amarillo que de los coyotes estadounidenses y el pelo de sus colas es igualmente largo y tupido. El único otro cánido nativo del Guanacaste es la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*), que se distingue fácilmente del coyote por su color gris y su pequeño tamaño. Las zorras grises adultas de Santa Rosa aparentemente son del tamaño de un conejo grande.

Con frecuencia, se ven los coyotes muy temprano en la mañana recogiendo animales muertos en la carretera desde Liberia hasta La Cruz (fig. 9.5). Los he visto comiendo conejos muertos en la carretera, así como ctenosaurios, tenosaurios, culebras, búhos, y roedores pequeños aunque, aparentemente, rechazan los osos hormigueros y los buitres. En cautiverio, los coyotes de Guanacaste son decididamente omnívoros, comen todo tipo de carne comercial, desperdicios caseros y frutos domésticos. Las heces de los coyotes en el Parque Nacional Santa Rosa contienen pelo de conejo, de guatusa, de roedores pequeños, escamas de lagartijas y semillas. El pelo de *Liomys salvini* y de *Sigmodon hispidus* se encuentra con frecuencia en su excremento y en marzo el de *S. hispidus* fácilmente compone el 90% del volumen de sus heces. Las semillas de *Manilkara zapota*, *Mastichodendron capiri*, *Alibertia edulis* y *Ficus* pasan intactas a través de su tracto

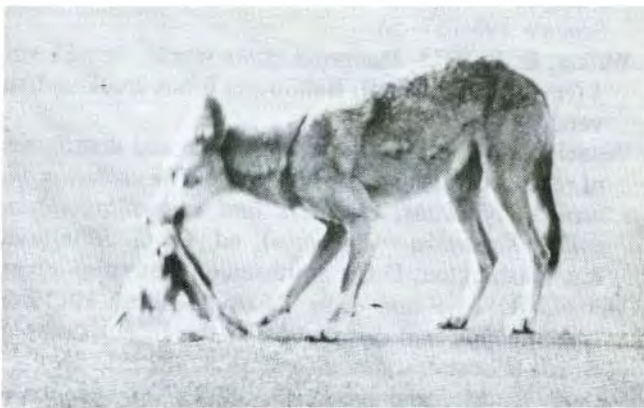


Fig. 9.5 *Canis latrans*: Adulto alzando un conejo muerto en la carretera. Mayo de 1977, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

digestivo y, en enero, sus heces casi siempre tienen algunas de estas semillas. He visto coyotes aparentemente comiendo carroña de una vaca muerta. Visitan las aguadas durante la estación seca y se les encuentra forrajeando en los bosques densos así como en los potreros. En Playa Nancite, en Santa Rosa, los he visto escarbando los nidos de las tortugas marinas.

Los coyotes juveniles de Guanacaste, se domestican muy fácilmente. Un adulto feral llevado a Finca La Pacífica fue confinado a la casa por una cadena de 5 m de largo, y de ahí se le alimentó y tuvo por compañeros los perros domésticos así como gran cantidad de visitantes humanos. En cinco meses era tan manso como un perro nervioso, había desarrollado un leve ladrido y llamaba la atención frotándose contra mi pierna, meneando la cola cuando se le mostraba cariño, y disfrutaba grandemente cuando se le rascaba el lomo. Al cabo de un año se escapó y en varias ocasiones volvió a la casa, hasta que desapareció definitivamente. Nunca he visto híbridos de perro y coyote, en Guanacaste. Los coyotes aúllan de noche cerca de las instalaciones principales en Santa Rosa, por lo menos durante junio, noviembre-diciembre y marzo. Por lo menos hay de 4 a 6 animales en uno de estos coros y pueden estar diseminados en un área de por lo menos de 100 m de largo.

Fox, M. W. 1975. The wild canids: Their systematics, behavioral ecology and evolution. New York: Van Nostrand Reinhold.

Janzen, D. H. 1976. The depression of reptile biomass by large herbivores. *Am. Nat.* 110:371-440.

***Carollia perspicillata* (Murciélago Candelero, Lesser Short-tailed Fruit Bat)**

T. H. Fleming

Este murciélago filolostómido, muy común (fig. 9.6a), se encuentra en todas las áreas tropicales de Centro y Sur América, desde el nivel del mar hasta cerca de 1.000 de altura. En algunas ocasiones se le encuentra junto con uno o dos de sus congéneres (*C. castanea*, *C. brevicauda*, y *C. subrufa*), de los que se distingue por su tamaño (longitud del antebrazo generalmente 42 mm o más) y por sus características dentales (ver Pine 1972). Generalmente, su pelaje es pardo o gris, aunque en algunas poblaciones, por ejemplo en el Parque Nacional Santa Rosa, hay algunos individuos de color anaranjado brillante, quizás, debido a la acción decolorante de las emanaciones de amoníaco en las cuevas mal ventiladas. Los adultos pesan de 18-22 g, y esta especie no es sexualmente dimórfica con respecto al peso.

C. perspicillata es un murciélago gregario que, a menudo, vive en cuevas que pueden contener de decenas a cientos de individuos; también descansa en otros lugares, incluyendo árboles huecos, alcantarillas, pozos y debajo de los puentes. Las colonias están formadas por ambos sexos

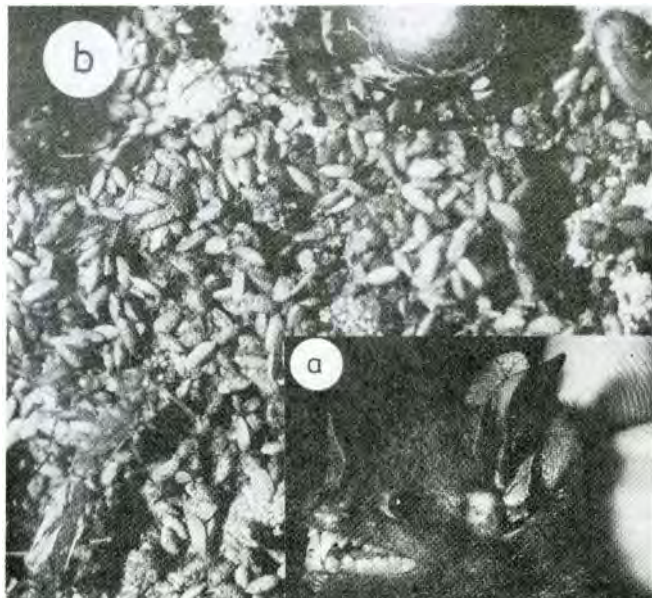


Fig. 9.6 *Carollia perspicillata*: a) Murciélago adulto, Hacienda Palo Verde, provincia de Guanacaste, Costa Rica. b) Piso de la cueva debajo de la percha con semillas defecadas de *Cecropia* (óvalos rugosos largos) y *Muntingia calabura* (parches mono-específicos de semillas diminutas de color claro) y semillas caídas de *Acacia collinsii* (óvalo arriba a la derecha) y *Annona reticulata* (lasemillamás grande de la parte superior); nótese los escarabajos ligeidos alimentándose de la semilla (abajo a la izquierda). Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

y por individuos de diferentes edades. También es un murciélago que forma harenes, aunque no se ha estudiado su sistema social en la naturaleza (ver observaciones de laboratorio de Porter 1978).

En Costa Rica y Panamá hay dos períodos de nacimientos, uno hacia al final de la estación seca (marzo o abril), y otro a la mitad de la época lluviosa julio o agosto) (Fleming, Heithaus, y Sawyer 1972). Algunas hembras dan a luz una única cría dos veces al año. Las hembras cargan sus crías cuando forrajean de noche, pero dejan las más grandes en sus descansaderos diurnos.

C. perspicillata es, primordialmente, un murciélago frugívoro, aunque también visita flores, quizá, en busca de néctar, durante la estación seca. Su dieta ha sido estudiada cuidadosamente en Finca La Pacífica y en el Parque Nacional Santa Rosa en Costa Rica (Heithaus, Fleming, y Opler 1975; Fleming, Heithaus, y Sawyer 1978). Su dieta preferida consiste en las infructescencias de varias especies de *Piper* (Piperaceae), cuando las pueden conseguir, las que toma al vuelo antes de retornar a sus descansaderos nocturnos, en donde consume la pulpa y las semillas al estilo de elotes tiernos. Los experimentos de relocación muestran que *C. perspicillata* se vale de una imagen activa de búsqueda para localizar los frutos maduros de *Piper*. Además de *Piper* spp., este murciélago come frutos de *Cecropia peltata*, *Chlorophora tinctoria*, *Solanum hazenii*, *Muntingia calabura*, y en la estación seca *Karwinskia calderoni* y *Ficus ovalis* en Santa Rosa. En la estación seca, visita las flores de *Ceiba pentandra*,

Manilkara zapota, *Crescentia* spp., *Pseudobombax septenatum* y otras especies en Guanacaste. A menudo, visita varias especies seguidas de flores en La Pacífica, a juzgar por la gran cantidad de cargas de polen de varias especies que transporta.

El comportamiento de forrajeo de *C. perspicillata* fue estudiado por radioteleetría en el Parque Nacional Santa Rosa (Heithaus y Fleming 1978, y datos inéditos). Durante la estación húmeda, la mayoría de los individuos forrajean dentro de un radio de 1,5 km de sus descansaderos diurnos e invariablemente visitan de uno a cuatro comederos durante algunos períodos de tiempo (varias semanas). Un individuo, generalmente, visita dos de estos comederos en una noche dada y "viaja" entre uno y otros cada 1-2 horas; estos viajes son cortos en las noches de luna y cuando hay frutos de *Piper* disponibles. Dentro del área de estos comederos, los murciélagos toman los frutos de árboles y arbustos y los consumen en los comederos nocturnos—de 30-60 m desde los árboles en fruto. Ya que las semillas pasan muy rápidamente por el tracto digestivo de *C. perspicillata* (20 minutos), quedan depositadas muy cerca de la planta madre. Durante la estación lluviosa *C. perspicillata* vuela cerca de 5 km cada noche.

Muchos aspectos del comportamiento de forrajeo de *C. perspicillata* en la época seca, son similares a los de la estación lluviosa, salvo una diferencia importante: las distancias de vuelo son una y media a dos veces mayores en el primer caso, debido a la distribución más amplia de su alimento. También durante la época seca, los individuos están más propensos a regresar a los sitios de descanso diurnos durante una hora o más, después de comer, que lo que sucede durante la estación lluviosa. En la actualidad no se conoce la razón de esta diferencia. En ambas estaciones, los individuos, a menudo, dejan sus comederos corrientes, aparentemente para "investigar" otras fuentes de alimento, y abandonan, gradualmente, los comederos antiguos al cambiar sus localidades de forrajeo.

Juegan papeles importantes en el escogimiento de los comederos el sexo de los individuos, la condición reproductiva, y probablemente el "status" social. Generalmente, los machos comen más cerca de los descansaderos diurnos que las hembras, y los machos más pesados (¿conductores del harén?) son los que comen más cerca del sitio de descanso (Jamieson 1977; Heithaus y Fleming 1978). Las hembras preñadas tienden a comer en donde *Piper* es más abundante, a diferencia de otras combinaciones de individuos sexualmente reproductivos.

Se conoce muy poco acerca de la ecología fisiológica de *C. perspicillata*. En Panamá, Studier y Wilson (1970) encontraron, con animales cautivos, que en individuos de esta especie la habilidad de mantener una temperatura corporal alta constante varía mucho cuando están expuestos a temperaturas ambientales que disminuyen gradualmente. Algunos individuos entraron en un sopor, mientras las hembras lactantes permanecieron homeotérmicas. En Santa Rosa, estos murciélagos forrajean todas las noches sin que les afecte las condiciones climáticas. Los conteos de frutas frescas debajo de los comederos nocturnos indican que estos individuos consumen la

mayor parte de la pulpa de hasta 35 frutos de *Piper amalago* (cuyo peso húmedo es cerca de 1,6 g) en una sola noche, y defecan las semillas.

Debido a su abundancia, y por ser más común en los bosques secundarios que en los primarios, *C. perspicillata* es un importante agente diseminador de los bosques tropicales y especialmente de las plantas de sucesión temprana. Además de sus actividades como dispersores de semillas, también visitan y supuestamente polinizan una gran cantidad de árboles tropicales. Entre sus enemigos se encuentran varios búhos, el murciélago carnívoro *Vampyrum spectrum*, zarigüeyas y serpientes.

Fleming, T. H.; Heithaus, E. R.; and Sawyer, W. B.

1977. An experimental analysis of the food location behavior of frugivorous bats. *Ecology* 58:619–28.

Fleming, T. H.; Hooper, E. T.; and Wilson, D. E. 1972.

Three Central American bat communities: Structure; reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53:555–69.

Heithaus, E. R., and Fleming, T. H. 1978. Foraging

movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). *Ecol. Monogr.* 48:127–43.

Heithaus, E. R.; Fleming, T. H.; and Opler, P. A. 1975.

Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841–54.

Jamieson, R. W. 1977. Foraging behavior of *Carollia*

perspicillata, a Neotropical frugivorous bat. M.S. thesis, University of Missouri–Saint Louis.

Pine, R. H. 1972. The bats of the genus *Carollia*. *Texas*

A&M Agric. Expt. Sta. Tech. Monogr. no. 8.

Porter, F. L. 1978. Roosting patterns and social behavior

in captive *Carollia perspicillata*. *J. Mamm.* 59: 627–30.

Studier, E. H., and Wilson, D. E. 1970. Thermo-

regulation in some Neotropical bats. *Comp. Biochem. Physiol.* 34:251–62.

***Cebus capucinus* (Mono Cara Blanca, White-faced Capuchin)**

C. H. Freese

Cebus capucinus es un primate arbóreo, diurno, de cola prensil, de la familia Cebidae. Hay cuatro especies en el género *Cebus*, pero *capucinus* es el único que se encuentra en Centroamérica; su ámbito es desde Belice hasta el extremo norte de Colombia.

Las hembras tienen una única cría a intervalos de 1-2 años. Los datos del Parque Nacional Santa Rosa y de la Isla de Barro Colorado, en Panamá, indican que la mayoría de los nacimientos se presentan en la época seca (diciembre a abril) (C. Freese, com. pers., Oppenheimer 1969). Los juveniles adquieren la locomoción independiente aproximadamente a los 5 ó 6 meses de edad, y la hembra



Fig. 9.7 *Cebus capucinus*: Macho adulto visto de perfil. Parque Nacional Santa Rosa (foto C. H. Freese).

alcanza la madurez sexual en 3 ó 4 años al igual quizá que los machos (Oppenheimer 1968; Hamlett 1939). Los adultos pesan 2,5-3,5 kg, siendo los machos ligeramente más grandes). el cuerpo es negro, excepto por los hombros, parte superior del pecho y la cara, que son blancos (fig. 9.7).

C. capucinus habita los bosques de bajura sobre la costa del Caribe de Centro América y los bosques secos de la costa pacífica, en alturas hasta por lo menos de 1.500 en Costa Rica y Panamá (C. Freese, obs. pers.; Goodwin 1946) y 2.000 m en Colombia (Hernández-Camacho y Cooper 1976). Forrajean en la vegetación nueva secundaria, así como en el bosque maduro, y, a menudo, se les encuentra en los manglares (Freese 1976a). En raras ocasiones se les puede ver atravesando las sabanas guanacastecas.

Todos los *Cebus* son vegetarianos, la mayoría de su dieta, consiste en frutas y, en menor cantidad, insectos. La dieta de *C. capucinus* en la Isla de Barro Colorado consiste, por peso, aproximadamente de 20% de presas animales especialmente insectos), 65% de frutas, y 15% de materia vegetal verde (Hladik y Haladik 1969; Oppenheimer 1968). En el Parque Nacional Santa Rosa el tiempo de búsqueda de insectos, en relación con el tiempo total de forrajeo varió desde 30% durante la época seca hasta 51% en la húmeda, época en que hay mayor abundancia de larvas de insectos (Freese 1977). También son componentes importantes en su dieta, otras partes de plantas, especialmente las ramas nuevas y las flores, y rara vez consumen vertebrados pequeños. En algunos lugares, estos monos son bien conocidos como merodeadores de los cultivos agrícolas, especialmente el maíz (Jiménez 1970).

Los monos cara blanca comen las frutas maduras y comprueban su madurez mordiéndolas, oliéndolas y apretándolas, y golpean algunas de las más duras contra las ramas de los árboles o contra las piedras para suavizarlas o para sacar las semillas. Rara vez, se tragan la pulpa carnosa entera, sino que la mastican para obtener el jugo y desechan el resto. Este comportamiento se observó en

Santa Rosa, especialmente con respecto a los frutos de semillas grandes (v.g., *Spondias Mombin* y *Bunchosia?* sp.), y en la mayoría de los demás tipos de frutas v.g., *Ficus* spp. y *Manilkara zapota*). Algunas especies (v.g., *Bursera simaruba* y *Muntingia calabura*) extraen y consumen únicamente las semillas secas; mastican y desechan flores (v.g., *M. zapota* en Santa Rosa y *Clitoria arborescens* en Panamá), lo que aparentemente también hacen con los tallos nuevos de *B. simaruba* en Santa Rosa y de *Gustavia superba* en la Isla de Barro Colorado (Freese 1977; Oppenheimer 1968).

En la Isla de Barro Colorado, en un estudio a largo plazo, se comprobó que *C. capucinus* comió los frutos de aproximadamente noventa y cinco especies de plantas, y las ramas tiernas, las yemas y varias partes de las flores de otras veinticuatro especies (Oppenheimer 1968). En un estudio más corto, en el Parque Nacional Santa Rosa, estos monos comieron, o por lo menos probaron, los productos de cuarenta y dos especies (Freese 1977). Tanto en Santa Rosa como en Barro Colorado, cada individuo comió de cinco a siete especies de plantas por día, como promedio. Sin embargo, en Santa Rosa, la especie de planta preferida cada semana representó un promedio de 48% en el tiempo total consumido en cada planta, y 65% las dos especies de plantas en donde demoró más tiempo (Freese y Oppenheimer 1981).

Los insectos más comúnmente consumidos incluyen larvas de lepidópteros, hormigas, cicadas y saltamontes, cercópodos y varias especies de coleópteros (Freese 1976b, 1977; Oppenheimer 1968). Durante la estación seca, en Santa Rosa, los monos cara blanca comen muchos insectos adultos (v.g., cicadas y hormigas de las acacias) pero durante la estación lluviosa las larvas de lepidópteros son una presa común. Entre los vertebrados o sus derivados, consumidos por *C. capucinus* se encuentran huevos de aves, pájaros juveniles, ardillas jóvenes y pequeñas lagartijas anólicas. También, en una ocasión, se vio a un adulto atacar a una iguana de 1,7 m, quebrar y comer una sección de 30-40 cm de su cola (Baldwin y Baldwin 1972). Para suplementar esta dieta ecléctica, se ha visto a *C. capucinus* comer ostras durante la marea baja (Dampier 1697, citado por Hill 1960; Hernández-Camacho y Cooper 1976, quienes citan una comunicación personal de C. R. Carpenter).

C. capucinus forrajea en la totalidad del ámbito vertical de su hábitat, desde el piso del bosque hasta lo más alto del dosel. Mientras buscan insectos, los miembros de la tropa, generalmente, abarcan una área de más de 200 de diámetro. Aun un árbol muy grande en cosechas no puede albergar a todos los miembros de la tropa, simultáneamente. Buscan los insectos entre las hojas secas y por debajo de las verdes, arrancan la corteza muerta, mueven troncos, rajan los bejucos huecos, y generalmente hurgan en todo lo que creen que pueda albergar su presa.

Los monos cara blanca puede ser agentes importantes de dispersión de semillas de algunas especies de árboles. Por ejemplo, en la Isla de Barro Colorado se calculó que una tropa de *C. capucinus* dispersó más de 300.000 semillas diminutas de *Miconia argenteata* por

hectárea por año. Las dos terceras partes de la semillas que pasaron a través de su tracto digestivo germinaron, lo que constituye una tasa igual a la de las semillas sin consumir, aunque las semillas defecadas germinaron 10 días antes. Los datos sobre algunas especies, como *Trichilia ceppo* indican que las semillas que pasan por el tracto digestivo de *C. capucinus*, tuvieron una tasa de germinación más alta que las que no tuvieron este tratamiento (Hladik y Hladik 1969).

C. capucinus afecta el ambiente vegetal de varias maneras. La poda de *G. superba* por estos monos aumenta la ramificación, que, a largo plazo, puede resultar en cosechas de frutas mayores (Oppenheimer y Lang 1969). Iguales resultados se pueden esperar de la poda grande y de la defoliación que llevan a cabo en *B. simaruba* en Santa Rosa durante octubre y noviembre, y cuyas semillas son una fuente importante de alimento de los monos cara blanca durante marzo y abril. Sin embargo, ¿de qué modo se afecta la producción de frutas por pérdida de esta gran cantidad de material fotosintético? También, la producción de frutas de *M. zapota* en Santa Rosa en diciembre y enero se vería reducida considerablemente porque los monos se comen las flores en el mes de mayo.

La depredación sobre insectos por *C. capucinus*, quizá, reduce grandemente los daños en algunas especies de plantas. Por ejemplo, en la Isla Barro Colorado, los huevos del brúquido *Amblycerus centralis* se depositan sobre los frutos de *Apeiba membranacea*, pero *C. capucinus* remueve meticulosamente las larvas de los frutos, reduciendo quizás la destrucción de las semillas (Oppenheimer 1968). Aún así, la depredación por insectos puede destruir algunas plantas. La depredación de las hormigas de las acacias (principalmente *Pseudomyrmex belti*) en Santa Rosa, por los cara blanca, tuvo como resultado una destrucción masiva de las acacias, pérdida de la colonia de hormigas ya que los monos para llevar a cabo su tarea arrancaron las ramas de cuajo y abrieron las espinas con sus dientes lo que también produjo la muerte de las plantas (Freese 1976b).

Además de obtener humedad de los frutos y de otros alimentos, los monos cara blanca beben agua directamente, cuando está disponible, en los huecos de los árboles, pero, durante la estación seca, en Santa Rosa, cuando estos huecos de árboles están secos, la tropa bebe por lo menos una vez y a veces dos veces por día en las quebradas y aguaderos (Freese 1978).

Los viajes y el forrajeo ocupan aproximadamente 60-80% del tiempo de sus actividades diurnas en Santa Rosa y en Barro Colorado, y la mayoría del resto del tiempo descansan. Los monos comienzan a comer inmediatamente después de abandonar los árboles en donde pernoctaron, o sea al amanecer y en su mayoría descansan cerca del medio día y luego vuelven a comer ya entrada la tarde. En Santa Rosa se calculó que una tropa de *C. capucinus* viaja como promedio dos km por día, rara vez menos de uno o más de 3 km, en un solo día.

El territorio hogareño de las tropas de *C. capucinus* es entre 0,5 y 1,0 km². Existen combates de defensa entre

las tropas, aunque en muchos casos los territorios hogareños se traslapan. La densidad de población se calcula en dieciocho a veinticuatro por km² en Barro Colorado (Oppenheimer 1968) y de cinco a siete por km² en Santa Rosa (Freese 1976a), aunque en Santa Rosa puede haber más de 30 animales por km² si solo se considera el bosque maduro del parque.

Entre los depredadores de los monos cara blanca están el hombre y posiblemente aves rapaces grandes, boas y félidos.

- Baldwin, J. D., and Baldwin, J. I. 1972. The ecology and behavior of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*) in a natural forest in western Panama. *Folia Primat.* 18:161–84.
- Dampier, W. 1697. *A voyage round the world*. (Cited by Hill 1960.)
- Freese, C. H. 1976a. Censusing *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, and *Cebus capucinus* in the Costa Rican dry forest. In *Neotropical primates: Field studies and conservation*, ed. R. W. Thorington, Jr., and P. G. Heltne, pp. 4–9. Washington, D.C.: National Academy of Sciences.
- . 1976b. Predation on swollen-thorn acacia ants by white-faced monkeys *Cebus capucinus*. *Biotropica* 8:278–81.
- . 1977. Food habits of white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Brenesia* 10/11:43–56.
- . 1978. Behavior of white-faced capuchins at a dry-season waterhole. *Primates* 19:275–86.
- Freese, C. H., and Oppenheimer, J. R. 1981. The capuchin monkeys, genus *Cebus*. In *Ecology and Behavior of New World Primates*, ed. R. A. Mittermeier and A. F. Coimbra-Filho. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.
- Goodwin, G. G. 1946. Mammals of Costa Rica. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 87:275–458.
- Hamlett, H. W. D. 1939. Reproduction in American monkeys. I. Estrous cycle, ovulation and menstruation in *Cebus*. *Anat. Rec.* 73:171–87.
- Hernandez-Camacho, J., and Cooper, R. W. 1976. The non-human primates of Colombia. In *Neotropical primates: Field studies and conservation*, ed. R. W. Thorington, Jr., and P. G. Heltne, pp. 35–69. Washington, D.C.: National Academy of Sciences.
- Hill, W. C. O. 1960. *Primates: Comparative anatomy and taxonomy*. Vol. 4. *Cebidae*. Part A. Edinburgh: University Press.
- Hladik, A., and Hladik, C. M. 1969. Rapports tropiques entre végétation et primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). *Terre et Vie* 1:25–117.
- Jimenez, J. J. 1970. Condición económica de los monos en Costa Rica. *O'Bios* 2:21–40.
- Oppenheimer, J. R. 1968. Behavior and ecology of the white-faced monkey, *Cebus capucinus*, on Barro Colorado Island, C.Z. Ph.D. diss., University of Illinois, Urbana.
- . 1969. Changes in forehead patterns and group composition of the white-faced monkey (*Cebus capucinus*). In *Proceedings of the Second International Congress of Primatologists*, 1:36–42. Basel: Karger.
- Oppenheimer, J. R., and Lang, G. E. 1969. *Cebus* monkeys: Effect on branching of *Gustavia* trees. *Science* 165:187–88.

Coendou mexicanum

(Puercoespín, Prehensile-tailed Porcupine)

D. H. Janzen

Coendou mexicanum (fig. 9.8a) es el roedor más espinoso de Costa Rica y tiene los pelos del cuerpo rígidos, como púas, que se desprenden al contacto (fig. 9.8b), muy parecidas a las del puercoespín norteamericano (*Erethizon dorsatum*). Sin embargo, mientras que el puercoespín norteamericano tiene una cola ancha densamente cubierta por pelo y espinas largas (que también usa como sostén, como aquella del pájaro carpintero, cuando explora la corteza de los árboles grandes), la cola de *C. mexicanum* es delgada, con pelo y espinas únicamente en la base. La cola en sus últimos 10-15 cm es casi desnuda y se puede enroscar fuertemente (fig. 9.8c), lo que permite al animal colgarse de ramas pequeñas. Sospecho que esta diferencia entre los dos puercoespines se relaciona, en gran parte, con el hecho que la primera especie se alimenta de la corteza de los árboles, mientras que la segunda, ramonea las ramas nuevas y come frutos y semillas, lo que requiere que se mueva en las partes superiores y más débiles de las copas de los árboles. La nariz del *C. mexicanum* es excepcionalmente grande, suave y aparentemente inflada. Los adultos sanos pesan de 4 a 6 kg y por lo tanto su peso es aproximadamente una cuarta parte del de las especies norteamericanas de Michigan y Minnesota.

C. mexicanum se encuentra en todas las tierras de bajura de Costa Rica, aunque se le ve más a menudo en el bosque caducifolio de Guanacaste. Esto quizá porque las copas de los árboles son menos elevadas y la visibilidad ahí es mejor que en los bosques pluviales perennifolios. El ámbito de la especie es desde México hasta Panamá y, aparentemente, en ningún área hay simpatria con el puercoespín norteamericano.

En Guanacaste, la manera más fácil de encontrar un puercoespín de cola prensil es buscar en la base de los grandes árboles huecos la acumulación de sus bolos fecales característicos, ovoides y aplastados, de cerca de 2 cm de largo por 1 cm de ancho. El material alimenticio que se encuentra dentro de estos restos está muy finamente molido y no contiene semillas intactas ni fragmentos grandes de madera. En los árboles que *C. mexicanum* utiliza como descansos diurnos, se acumulan muchos kilos de estos desechos. El animal descansa en un lugar muy alto dentro del tronco hueco durante el día (y a menudo se le puede escuchar en su labor de decoración interior con sus dientes incisivos). Forrajea durante la noche, pero, a menudo, vuelve al mismo tronco hueco día tras día; he



Fig. 9.8 *Coendou mexicanum*: a) Adulto viejo. Finca La Pacífica cerca de Cañas, provincia de Guanacaste, Costa Rica. b) Pata trasera de un ejemplar muerto en la carretera con sus propias espinas insertadas en la planta, la relación entre las espinas y el pelo es normal para esta especie. c) Cola del mismo ejemplar que muestra el área lisa sobre la cola prensil. Provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

visto dos puerco espines dentro de una misma madriguera (noviembre). Esta madriguera tiene un olor ofensivo fuerte, rancio o almizclado. Se le puede sacar de su madriguera fácilmente si se le agarra de la cola. No hay estudios sobre sus alimentos en la naturaleza. En cautiverio, *C. mexicanum* come ávidamente desperdicios caseros, legumbres y frutas comerciales. Sostiene la fruta en sus patas delanteras como lo hace la ardilla. Sus molares son muy semejantes a los del tepezcuinte y, aparentemente, con la superficie lo suficiente irregular como para quebrar, moler semillas y follaje leñoso.

He visto trece puercoespines muertos al final de marzo en los cauces secos de los ríos en el Parque Nacional Santa Rosa, que tal vez murieron por enfermedad o de hambre. Un tigrillo (*Felis wiedii*) semisalvaje que fue dejado suelto en Santa Rosa en junio (1978) apareció varios días más tarde, en el comedor de la casa con espinas de puercoespín en la cara y en el cuello. Se han encontrado espinas de *C. mexicanum* en las heces de un felino grande en Costa Rica (Vaughan 1980). Cuando se le trata de

atrapar con la mano, *C. mexicanum* generalmente muerde, se repliega como una bola, o trata de huir. No hay pruebas de que trate de golpear a su atacante con aquella parte del cuerpo que tiene más espinas (lo que contrasta fuertemente con el puercoespín norteamericano).

Vaughan, C. 1980. Predation of *Coendou mexicanus* by large Felidae. *Brenesia*. 18:368.

Cyclopes didactylus (Tapacara, Serafín de Platanar, Zorro de balsa, Silky Anteater) G. G. Montgomery

La mejor manera de encontrar un serafín de platanar (fig. 9.9) es buscar algo que se asemeje a una bola de tenis dorada en los montones de bejucos, de pequeño diámetro, a unos 10 m del piso del bosque. Puede ser que se vea a este animalito durmiendo en una posición enroscada que le sirve para conservar el calor del cuerpo mientras descansa, ya que su temperatura baja durante este período (Montgomery y Nagy, s.f.).

El serafín de platanar es el más pequeño de las cuatro especies de hormigueros del Nuevo Mundo (Mammalia: Xenarthra: Myrmecophagidae). El género monoespecífico *Cyclopes*, se encuentra en los bosques húmedos desde el sur de México hasta Bolivia y Brasil (Wetzel 1980). La longitud del cuerpo, es de 173 a 178 mm, excluyendo la cola prensil, que es de 178 a 203 mm. Sin embargo, en una muestra de once adultos en la Isla de Barro Colorado en Panamá, la longitud de las colas fue entre 170 y 235 mm y las longitudes totales entre 375 y 440 mm; el peso promedio del cuerpo de los once adultos fue de 223 g (ámbito 155 a 275 g). Los osos hormigueros rayados y dorados (*Tamandua mexicana* y *T. tetradactyla*) pesan cerca de 4 kg y los hormigueros gigantes (*Myrmecophaga tridactyla*) aproximadamente 30 kg.

El serafín de plantanar es estrictamente nocturno (Sunquist y Montgomery 1973; Montgomery 1980c), casi completamente arbóreo, y, excepto por un contacto ocasional entre las madres y sus hijos, son solitarios.

La pata trasera es la clave del modo que los serafines de platanar se movilizan y alimentan. *Cyclopes* se desplaza y se nutre en los árboles, en un sustrato que consiste principalmente en ramas y bejucos pequeños (generalmente del grueso de un lápiz). La pata trasera está muy modificada para permitir que el animal se agarre de los tallos pequeños con la pata atravesada y señalando en cualquier dirección. Cada pata delantera de este animal, como es el caso de todos los hormigueros del Nuevo Mundo (Taylor 1980), tiene una uña grande, afilada y puntiaguda, que usa tanto para defenderse como para abrir huecos en los tallos y bejucos a través de los cuales puede alimentarse de las hormigas que hay en su interior.

Para trepar, el hormiguero agarra los tallos pequeños con sus patas traseras y su cola prensil le sirve de equilibrio. El animal puede colgar de esta cola prensil aunque



Fig. 9.9 *Cyclopes didactylus*: Hembra adulta caminando erguida sobre una rama delgada. En Costa Rica (Servicio de Parques Nacionales de Costa Rica; foto D. Janzen).

probablemente lo hace en muy raras ocasiones, excepto cuando se resbala y cae. Para caminar sobre las ramas horizontales (fig. 9.9) y bejucos, su cola prensil se enrosca parcialmente en el tallo para prevenir una caída.

Cuando el serafín del platanar come, su cuerpo está en posición perpendicular a la dirección del tallo pequeño. Agarra el tallo o rama pequeña con sus patas traseras vueltas en posiciones opuestas. De esta manera se afianza firmemente del tallo y mantiene el equilibrio sin usar sus patas delanteras. Luego se inclina hacia adelante y con sus uñas afiladas abre una hendidura, la mantiene abierta e inserta su lengua móvil larga. Con la lengua lleva las hormigas y sus pupas hacia la boca. Una vez que el hormiguero ha comido en un lugar, se pasa hacia abajo del tallo o rama y repite este procedimiento.

Los serafines de platanar en la Isla de Barro Colorado se alimentaron exclusivamente de hormigas, consumiendo cerca de tres mil por día (entre setecientos mil a cinco mil por día según la edad y el sexo del hormiguero). Muy rara vez se encontró, en el contenido estomacal y materias fecales, termitas y otros invertebrados (uno de los quince mil artículos alimenticios) (Montgomery 1980b). Cada muestra del contenido estomacal y de heces tenía cerca de dieciocho especies de hormigas, aunque la mayor parte de las hormigas en cualesquiera de las muestras eran solo de una o dos especies. En cada muestra, la especie de hormiga que formó la mayor parte de su dieta diaria fue relativamente consistente de día a día, y hubo gran uniformidad en las especies de hormigas que formaron la parte dominante de la dieta entre los serafines del platanar en territorios adyacentes. Sin embargo, ya que no todos los osos hormigueros se alimentaron en el mismo sustrato, se dio una tendencia a encontrar en las muestras de cada estómago y las fecales algunas hormigas exclusivas de la misma muestra. Las hormigas de los géneros *Crematogaster*, *Solenopsis*, *Camponotus*, y *Zacryptocerus* fueron las hormigas más importantes en la dieta de los serafines de platanar.

Los serafines de platanar tienen un sistema social territorial, de harenes, en que se incluyen tres hembras adultas por cada macho (Montgomery 1980c). En los

territorios de las hembras se excluyen otras hembras, pero el macho los ocupa libremente. Los territorios, tanto de los machos como de las hembras son relativamente grandes para el tamaño tan pequeño de este mamífero, debido, quizá, en parte, a que sus fuentes de alimento y que las hormigas pueden muy bien defenderse contra las depredaciones de estos hormigueros.

Las hembras tienen una única cría y al igual que los otros géneros de osos hormigueros, invierten tiempo y energía considerable en su cuidado (Montgomery 1980a). Mientras no lleguen a tener cerca de una tercera parte del peso del cuerpo de la madre, las crías maman; al llegar a ese tamaño comienzan a comer hormigas por sí solas. La madre no carga la cría durante su salidas nocturnas en busca de alimento sino que la deja en el árbol en donde pasaron el día. Las crías quedan solas cerca de ocho horas durante cada noche y empiezan a alimentarse de hormigas cuando llegan a tener aproximadamente una tercera parte del tamaño de su madre. Por lo menos, durante las próximas seis semanas, hasta que llegan a tener dos terceras partes de su tamaño, se alimentan tanto de leche como de hormigas, en la vecindad del lugar donde las dejó la madre durante la noche. Antes de cambiar la madre su lugar de descanso diurno, lo que hace casi todas las noches, vuelve a donde ha dejado su crías antes de amanecer y la lleva al nuevo local. La madre y su cría pasan el día juntas, en reposo, en un lugar sombreado, relativamente seguro y protegido.

Cuando la cría alcanza aproximadamente la mitad del peso de la madre, abandona, repentinamente, su territorio hogareño y se aleja en línea recta, a campo traviesa, hasta encontrar un lugar en donde establecer su propio territorio. La madre entonces queda embarazada de nuevo y, probablemente, produce dos crías cada año.

Las densidades de población del serafín de platanar son relativamente bajas; sus territorios grandes para su tamaño y para la cantidad de alimento disponible (Montgomery 1980c). Estos animales consumen únicamente una proporción pequeña del alimento a disposición, o sea más o menos el 0,5% de las hormigas en su territorio cada día. Se mueven casi en forma continua durante la noche, y viajan aproximadamente una distancia igual a mil veces la longitud de su cuerpo (sin contar la cola), y forrajean en las copas de veinte o más árboles cada noche. Probablemente, su patrón para alimentarse es muy similar al de los demás osos hormigueros del Nuevo Mundo, en que cada episodio es corto y consumen solo una proporción pequeña de las hormigas disponibles en cada colonia (Montgomery y Lubin 1977), abarcan una gran cantidad de colonias durante cada período. Esta estrategia de cosechar una fuente alimenticia que se repone continuamente se debe en gran parte a que las hormigas tienen una gran variedad de maneras de defenderse contra los osos hormigueros: en colonias dispersas, soldados que muerden y pican, y construcción de sus nidos en lugares relativamente inaccesibles (Lubin, Young, y Montgomery 1977; Lubin y Montgomery 1981).

Los serafines de platanar, aparentemente, viven al borde del límite energético de un animal que se alimenta de

hormigas. El expendio diario de energía es aproximadamente igual al que deriva de las hormigas que consumen durante el día, cuando está en reposo, su tasa de metabolismo, al igual que la de su temperatura, es reducida, y su pelaje grueso y aislante le ayuda a conservar el calor. (Montgomery y Nagy, s.f.)

Lubin, Y. D., and Montgomery, G. G. 1981. Defenses of *Nasutitermes* termites (Isoptera, Termitidae) against *Tamandua* anteaters (Edentata, Myrmecophagidae). *Biotropica* 13:66-76.

Lubin, Y. D.; Young, O. P.; and Montgomery, G. G. 1977. Food resources of anteaters (Edentata: Myrmecophagidae). I. A year's census of arboreal nests of ants and termites of Barro Colorado Island, Panama Canal Zone, *Biotropica* 9:26-34.

Montgomery, G. G. 1980a. Socio-ecology of Xenarthra (= Edentata): Parental investment by extreme K-strategists. In *Mammalian behavior*, ed. J. F. Eisenberg et al. Special Publication. American Society of Mammologists, in press.

———. 1980b. Impact of mammalian anteaters (*Cyclopes*, *Tamandua*) on arboreal ant populations. In *The evolution and ecology of sloths, anteaters and armadillos (Mammalia: Xenarthra = Edentata)*, ed. G. G. Montgomery. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

———. 1980c. Home-range spaces, movement patterns, and foraging strategies of the four species of Neotropical anteaters (Myrmecophagidae). In *The evolution and ecology of sloths, anteaters and armadillos (Mammalia: Xenarthra = Edentata)*, ed. G. G. Montgomery. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

Montgomery, G. G., and Lubin, Y. D. 1977. Prey influences on the movements of Neotropical anteaters. In *Proceedings of the 1975 Predator Symposium*, ed. R. L. Phillips, and C. J. Jonkel. Missoula: Montana Forest and Conservation Experiment Station, School of Forestry, University of Montana.

Montgomery, G. G., and Nagy, K. L. n.d. Energetics of free-living silky anteaters (*Cyclopes*). In manuscript.

Sunquist, M. E., and Montgomery, G. G. 1973. Activity pattern of a translocated silky anteater (*Cyclopes didactylus*). *J. Mamm.* 54:782.

Taylor, B. K. 1980. Functional anatomy of the forelimb of anteaters. In *The evolution and ecology of sloths, anteaters and armadillos (Mammalia: Xenarthra = Edentata)*, ed. G. G. Montgomery. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

Walker, E. P. 1975. *Mammals of the world*. 3d ed., vol. 1 (rev. J. L. Paradiso). Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Wetzel, R. M. 1980. The identification and distribution of recent Xenarthra (= Edentata). In *The evolution and ecology of sloths, anteaters and armadillos (Mammalia: Xenarthra = Edentata)*, ed. G. G. Montgomery. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

Dasyprocta punctata y *Agouti paca* (Guatusa, Cherenga, Agouti, Tepeizcuinte, Paca) N. Smythe

El mamífero diurno que, más comúnmente, se encuentra en el bosque pluvial, en alturas bajas y medias, desde el sur de México hasta el norte de Argentina, es la guatusa (*Dasyprocta* spp.) (fig. 9.10a,b). Las guatusas son roedores caviomorfos (histicomorfos en el Nuevo Mundo), emparentados con el cobayo, las chinchillas, coipus, capibaras y con sus primos simpátricos los tepeizcuintes (*Agouti paca*). Los tepeizcuintes, que son nocturnos (fig. 9.10c) son algo más grandes que las guatusas, su peso es casi el doble y son de color pardo con hileras de manchas de color crema a lo largo de sus

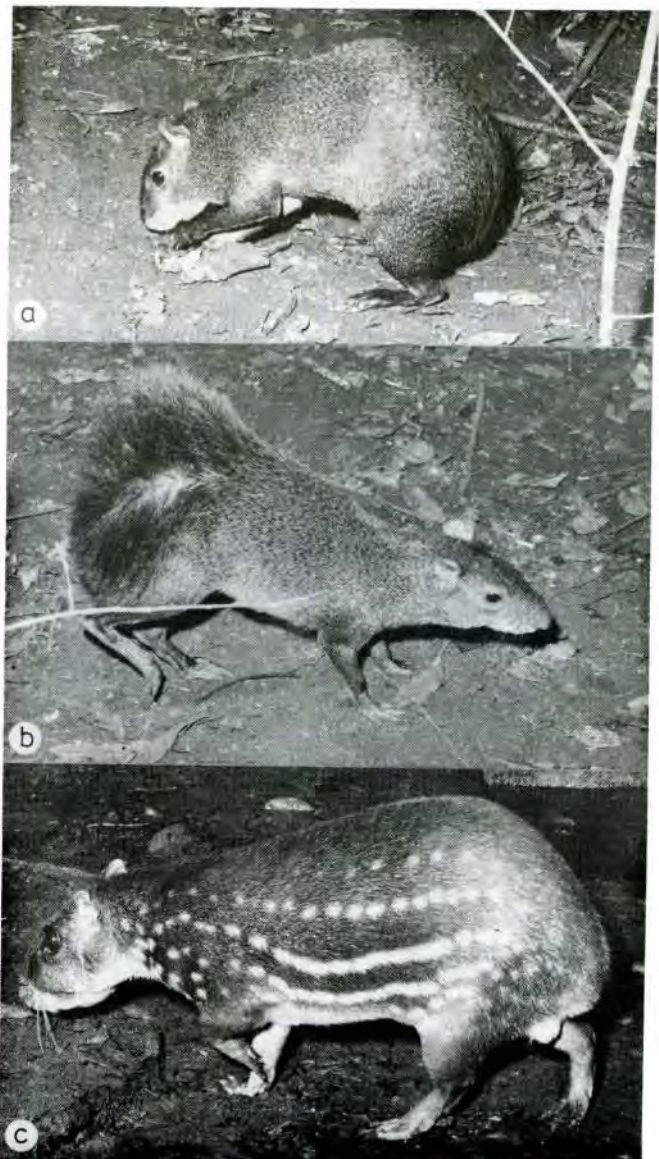


Fig. 9.10 *Dasyprocta punctata*: a) Adulto colocando una hoja sobre una semilla que acaba de enterrar. b) *Dasyprocta punctata* adulta con el pelo del anca erguido. c) *Agouti paca*: macho adulto; nótese las glándulas anales evertidas. Isla Barro Colorado, Panamá (fotos N. Smythe).

costados. Ambas especies son animales muy perseguidos por los cazadores en todo el ámbito de su distribución, el tepezcuinte es el favorito por su excelente carne y por carecer de olor.

Las guatusas y los tepezcuintes tienen características que nos recuerdan algunos ungulados primitivos (las guatusas son, por ejemplo, muy similares en su apariencia general a *Hyracotherium*, especialmente con respecto a sus patas). Ambos son principalmente frugívoros seminívoros, aunque el tepezcuinte puede quebrar más fácilmente las semillas más duras. Esto y otras diferencias entre las dos especies se reflejan por las diferencias de sus patrones de actividad. El tepezcuinte se sienta para comer y alza su cabeza para poder ver los posibles depredadores al mismo tiempo que deja sus patas delanteras libres, las que entonces puede usar para manejar las semillas duras. Esta habilidad le permite concentrarse y roer en un determinado sitio, y aunque, a menudo, comen semillas duras, esto les resulta más difícil que a los tepezcuintes.

La principal defensa del agutí es el correr velozmente para escapar de los depredadores. Aunque el tepezcuinte puede correr rápidamente en distancias cortas, se escapa en la oscuridad del bosque, pues al huir de sus enemigos permanece inmóvil, pudiendo estar así hasta 45 minutos. El hecho de no tener que huir de sus enemigos le permite al tepezcuinte almacenar alimentos en forma de grasa, mientras que la solución de las guatusas a la escasez estacional es la de enterrar semillas durante tiempos de abundancia. Sin embargo, no pueden almacenar estas semillas en un solo escondite, ya que serían explotadas por los saínos (*Tayassu tajacu*). De modo que las guatusas tienen un patrón disperso para enterrar las semillas y, pues tienen que enterrar un sobrante debido a la incertidumbre de poderlas recobrar, juegan un papel importante como agentes dispersores de los propágulos de las plantas que les sirven de alimento. Las guatusas prefieren comer en los lugares más oscuros y llevan los frutos y semillas a comederos bien protegidos. De este modo, pueden diseminar algunas semillas pero, en esto, son mucho menos eficientes que los tepezcuintes. Las crías de los caviomorfos nacen en un estado de desarrollo muy avanzado, las de las guatusas nacen en uno de los sitios donde duerme la madre, y generalmente una sola, pero a veces en parejas. Al amanecer de su primer día de vida, la madre las conduce a todos los posibles lugares de anidación —madrigueras en donde no pueden penetrar los pizotes (*Nasua narica*), los tolomucos (*Eira barbara*) u otros posibles enemigos— y las crías escogen un sitio apropiado que arreglan con hojas y ramitas. La madre, que tampoco puede entrar, llama a su cría para alimentarlas por la mañana y por la noche. Antes de permitirle mamar, la estimula para que orine y defeque lamiendo su perineo, y luego ingiere todos los productos. Este comportamiento elimina del nido los olores del animal joven, supuestamente haciéndolo menos obvio para los depredadores potenciales. Quizá, también refuerza los lazos de olfato entre la cría y su madre.

El olor es una manera importante de comunicación para las guatusas. Marcan sus vías de comunicación comunes, los lugares de dormir y sus comederos, y otros

objetos con un par de glándulas invertidas que tienen en el periano. También, es de interés notar que los tepezcuintes tienen estas glándulas, y que las emplean del mismo modo (v.g., durante encuentros agresivos), pero no usan la comunicación olfativa tanto como las guatusas, y no marcan los objetos del mismo modo. Los machos de ambas especies, al igual que muchos caviomorfos, marcan sus futuras compañeras rociándolas con orines durante un rito de cortejo muy activo.

Es interesante comparar el comportamiento de combate de las dos especies. La taltuza generalmente esquiva a cualquiera otro que camine directamente hacia él. Un animal que lo persigue puede tratar de morder al que huye en el lomo, que en la taltuza está cubierto de pelos largos que pueden erizar y que quizá, protege al animal de los mordiscos de su perseguidor coespecífico o de los de sus depredadores potenciales. A menudo, dos tepezcuintes del mismo sexo corren el uno hacia el otro y saltan en el aire antes de chocar y al mismo tiempo dando fuertes patadas, a veces hiriéndose gravemente con sus afiladas uñas.

Los tepezcuintes no huyen durante los combates, sino que se enfrentan el uno al otro y tratan de herirse con sus grandes incisivos. No poseen el pelo largo del lomo, aunque todo el tegumento consiste de tejido conectivo grueso cubierto por piel muy frágil. Esta piel se rompe y se desliza sobre el tejido conectivo con una facilidad sorprendente, haciendo imposible que un depredador o agresor pueda agarrar firmemente a su víctima. Los huesos zigomáticos de los tepezcuintes, especialmente los de los machos adultos, son muy abultados, lo que probablemente les ayuda en los pleitos, ya que aumentan el tamaño del cráneo a la vez que actúan como instrumentos de resonancia para amplificar los sonidos que emiten vocalmente, por ejemplo, raspando los dientes zigomáticos, pueden usar estos sonidos en las comunicaciones sociales, pero su función principal es tratar de intimidar a sus atacantes. En la oscuridad profunda del piso del bosque es difícil creer que un animal que pesa tan sólo 10 kg puede hacer un ruido tan grande.

Cuando huyen de los depredadores, los tepezcuintes emiten repetidos ladridos de alarma, de altas frecuencias. Los animales jóvenes tienen una tolerancia a estos sonidos mucho más baja y, a menudo, huyen ladrando a la menor provocación. Al huir, por ejemplo de un trigrillo (*Felis yaguaroundi*) o de un perro doméstico, los tepezcuintes corren en círculos, pero no abandonan su territorio hogareño. Este comportamiento, junto con su fuerte olor, los convierte en presas fáciles para los cazadores humanos y sus perros, una combinación que, sin contar con las armas de fuego, puede eliminar totalmente las poblaciones locales.

El único cánido que se ha desarrollado en los trópicos húmedos es *Speothos venaticus*, en la actualidad muy escaso. Es nocturno (supuestamente el régimen de temperatura y humedad del bosque pluvial hace que sea imposible que un depredador no sedentario pueda ventilarse adecuadamente durante el día) y se supone que los animales de presa favoritos son los tepezcuintes. Los

tepeizcuintes han desarrollado una defensa especial, probablemente contra *Speothos*: corren hacia el agua, se consumen y se dice que pueden permanecer sumergidos durante largos períodos. Este comportamiento le ha permitido al tepeizcuinte sobrevivir en muchas áreas, por ejemplo, en los bosques ribeños en donde ha sido destruido el bosque adyacente tierra arriba. Sin embargo, tal vez, debido a su comportamiento de forrajeo nocturno los tepeizcuintes sobreviven en diminutos fragmentos de vegetación que quedan en medio de las tierras agrícolas; por ejemplo, a veces se les puede ver en los suburbios de San José, en donde se dice que viven en los jardines abandonados (D. Janzen, com. pers.).

En Costa Rica, las guatusas y tepeizcuintes son comunes en bosques relativamente sin alterar en elevaciones hasta por lo menos de 2.000 m, desde los bosques caducifolios más secos (v.g., en el Parque Nacional Santa Rosa) hasta los más húmedos; y se puede encontrar a ambas especies buscando semillas en los manglares durante la marea baja. Sin embargo, a juzgar por la frecuencia con que se encuentran en el bosque, su densidad local varía grandemente año con año, o cuando menos en relación con la producción anual de semillas (D. Janzen, com. pers.).

Kleiman, D. G.; Eisenberg, J. F.; and Maliniak, E. 1979.

Reproductive parameters and productivity of caviomorph rodents. In *Vertebrate ecology in the northern Neotropics*, ed. J. F. Eisenberg, pp. 173-83. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

Smythe, N. 1978. The natural history of the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*). *Smithsonian Contrib. Zool.* 257:1-52.

Dasyopus novemcinctus (Cusuco, Armadillo)

R. M. Wetzel

El armadillo de nueve anillos (fig. 9.11) tiene un problema debido a la falta de consistencia entre sus nombres vernáculo y científico. Las bandas móviles en su mayoría son ocho en las partes nortefías (América Central hasta Oklahoma) y australes (Argentina y Paraguay) de su ámbito. Si se cuentan estos anillos a lo largo del lomo varían de siete a diez, con una media de nueve, más frecuentemente, en la parte media y norte de Sur América, que incluye la localidad tipo, Pernambuco, Brasil.

El cuerpo del armadillo está cubierto dorsalmente por un carapacho de epidermis ósea (escutelos) que se traslapan con las escamas epidérmicas. Este carapacho flexible, se divide en un escudo escapular, seguido de una serie de ocho o nueve anillos móviles, y termina en el escudo pélvico. La cola es larga y delgada, con anillos armados sobre las dos terceras partes proximales. La parte superior de la cabeza está cubierta con una placa de escudetes; el hocico es largo y levemente volteado hacia arriba; las orejas son prominentes; sin pelo, y muy juntas. Los dientes diminutos varían de siete a nueve a cada lado de



Fig. 9.11 *Dasyopus novemcinctus*: Macho adulto en el ápice de su estrategia para escapar de un depredador. Marzo de 1980, Parque Nacional Santa Rosa (fotos D. H. Janzen)

las mandíbulas superior e inferior; carecen de incisivos y caninos. El carapacho es oscuro, con escamas amarillentas laterales numerosas y escaso pelo entre los anillos, aunque algo más conspicuo en la parte abdominal. El carapacho es oscuro, con escamas amarillentas, más numerosas lateralmente. En los hombros y en los escudetes pélvicos las escamas son redondas o en rosetas y en los anillos móviles son triangulares. En la pata delantera tiene cuatro dedos y cinco en la trasera; todos los dedos tienen uñas fuertes. La hembra tiene un par de glándulas mamarias pectorales y otro inguinales. La cabeza y el cuerpo de los adultos de Texas hasta Argentina miden 384-573 ml; la cola mide 276-430 ml (aunque esta no es una medida exacta, ya que en muchos casos el extremo se quiebra y se pierde); la longitud de la oreja (desde la ranura) es de 35 a 57 ml y el peso es de 2,9 a 8 kg.

Poco se sabe sobre la ecología, el comportamiento y la historia natural de esta especie fuera de los Estados Unidos (ver resumen, Wetzel y Mondolfi 1979). Se cree que la copulación se lleva a cabo con la hembra acostada sobre su espalda. En el sur de Estados Unidos el apareamiento es en julio o agosto, pero la implantación se demora durante 3 ó 4 meses. El crecimiento embrionario es de 120 días y comienza en noviembre y a principios de la primavera nacen cuatro crías precoces. Los cuádruples resultan de la división de un solo óvulo fertilizado, de modo que todos son del mismo sexo e "idénticos". Puede quedar la duda si esta "diapausa" es una adaptación a las estaciones invertidas de los Estados Unidos, de modo que es reducida en América Central y ausente en América del Sur. La poliembriónía está limitada a los armadillos de hocico largo del género *Dasyopus*, siendo la regla general una o dos crías en los otros ocho géneros de armadillo. La madurez sexual, generalmente, se alcanza en uno o dos años, y la longevidad es cerca de tres años. La búsqueda de alimento puede constar de olfateos fuertes y largos con frecuentes escarbaduras en el suelo. La dieta del armadillo consiste predominantemente de insectos y de larvas, aunque también incluye frutas, bayas, hongos, caracoles, babosas,

lombrices, mil pies, cien pies, y vertebrados pequeños. Debido a sus mandíbulas débiles y a sus reducidos dientes, su dieta consta de artículos alimenticios relativamente suaves o pequeños. En un estudio en Texas, el 42% del total de su alimento fue compuesto por escarabajos; un solo armadillo consumió cuarenta mil hormigas de tres especies en una sola comida; y en 126 estómagos de 169 armadillos había termitas (Kalmbach 1944).

El armadillo es un escarador extraordinario; en tierra suelta puede desaparecer en pocos minutos. En estudios en la Florida se ha encontrado madrigueras de hasta 8 m de largo y de 2 m de profundidad; evidentemente, es un animal de muy amplio ámbito con un territorio hogareño mínimo de 5,7 ha (Layne 1976; Layne y Glover 1977). Las madrigueras suelen tener una gran cantidad de material para sus nidos, se ha observado a los armadillos llevando material vegetal en sus patas delanteras mientras van saltando con las traseras (Eisenberg 1961). Este bipedalismo es también característico de otros armadillos y osos hormigueros del orden Edentata.

Aunque los armadillos están adaptados a los climas tropicales y subtropicales en los que han evolucionado, tienen algunos mecanismos de regulación de la temperatura. La temperatura de la especie es relativamente baja para un mamífero, aunque es bastante constante dentro del ámbito de temperatura de su ambiente. Entre los mecanismos de adaptación al calor están: una tasa metabólica inicial baja, la vasodilatación, el jadeo y el retornar a la madriguera durante las horas más calientes del día. Aunque los armadillos no pueden vivir en lugares en donde hay heladas largas, algunos mecanismos de ajuste al frío incluyen a vasoconstricción, el temblor del cuerpo y el refugiarse en la madriguera entre el material del nido. El comportamiento de escape es con frecuencia precedido por sentarse en posición erecta, escuchar a su alrededor y olfatear el viento, seguido de una huida veloz por la vegetación del sotobosque. Cuando se refugia entre cactus o bromelias espinosas, la coraza da al armadillo una gran ventaja sobre sus depredadores. Si alcanza llegar a una madriguera y su captura es inminente, da saltos hacia arriba hasta una altura de 1 m, lo que constituye una maniobra de sorpresa.

No se conocen los niveles de población del armadillo, ya sea estacionalmente, en ciclos de larga duración o en sus hábitats. El armadillo se encuentra en una gran variedad de hábitats, desde el bosque nuboso y en los bosques tropicales húmedos de montano y pluviales de bajura, hasta los potreros y los bosques de arbustos espinosos. En un estudio de la cantidad de mamíferos tropicales, Eisenberg y Thorington (1973) calculan que en el bosque tropical pluvial, los armadillos ocupan el segundo lugar en abundancia después de los perezosos.

El armadillo de cola desnuda, *Cabassous centralis* (Miller) es el único otro que llega tan al norte como Costa Rica. Notorio por carecer de escudetes óseos en la cola, este es un armadillo fosomal de cola corta (longitud media de cola y cuerpo, 341 mm cola 154 mm), orejas cortas redondas (longitud media, desde la ranura ventral, 33 mm), de carapacho redondo con aproximadamente once anillos

móviles, escudetes rectangulares y grandes garras en forma de media luna en los terceros, cuartos y quintos dedos de las patas delanteras. Su dieta consiste principalmente de termitas, y sus túneles se encuentran con frecuencia en los termiterios o cerca de éstos (Wetzel 1980).

- Eisenberg, J. F. 1961. Observations on the nest building behavior of armadillos. *Proc. Zool. Soc. London* 137:322-24.
- Eisenberg, J. F., and Thorington, R. W. 1973. A preliminary analysis of a Neotropical mammal fauna. *Biotropica* 5:150-61.
- Kalmbach, E. R. 1944. *The armadillo: Its relation to agriculture and game*. Austin, Texas: Game, Fish and Oyster Commission.
- Layne, J. N. 1976. The armadillo, one of Florida's oddest animals. *Florida Nat.* 49:8-12.
- Layne, J. N., and Gover, D. 1977. Home range of the armadillo in Florida. *J. Mamm.* 58:411-13.
- Talmage, R. V., and Buchanan, G. D. 1954. The armadillo (*Dasybus novemcinctus*): A review of its natural history, ecology, anatomy and reproductive physiology. *Rice Inst. Pamph. Monogr. Biol.* 41:1-135.
- Wetzel, R. M. 1980. Revision of the naked-tailed armadillos, genus *Cabassous* McMurtrie. *Ann. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 49:323-57.
- Wetzel, R. M., and Mondolfi, E. 1979. In *Vertebrate ecology in the northern Neotropics*, ed. J. F. Eisenberg, pp. 43-63. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press.

***Desmodus rotundus* (Vampiro, Vampire Bat)**

D. C. Turner

De los tres géneros de verdaderos murciélagos vampiros, hematófagos, *Desmodus* es el más abundante en todo su ámbito geográfico, que abarca desde el norte de México hasta todo lo largo de la Argentina. *Desmodus rotundus*, el murciélago vampiro común (fig. 9.12), se alimenta exclusivamente de sangre de vertebrados y es sumamente móvil, capaz de caminar, correr y saltar, así como volar. Este murciélago reacciona rápidamente a cualquier perturbación; la ventaja de su agilidad selectiva es obvia en un animal que puede alimentarse sobre presas 10.000 mil veces más grandes que él. El vampiro es capaz de orientarse por el olfato (Schmidt y Greenhall 1971), aunque tiene ojos grandes y una mejor acuciosidad visual que los demás quirópteros (Chase 1972). Para la ecolocalización se vale de sonidos de baja intensidad, mejor adaptados para la detección de objetos grandes. Se desconoce si este sentido, o una combinación de modalidades sensoriales, es verdaderamente el mecanismo que emplea para encontrar sus presas.

Los incisivos superiores (fig. 9.12) del vampiro son tan filosos como una navaja y los usa para remover un

lombrices, mil pies, cien pies, y vertebrados pequeños. Debido a sus mandíbulas débiles y a sus reducidos dientes, su dieta consta de artículos alimenticios relativamente suaves o pequeños. En un estudio en Texas, el 42% del total de su alimento fue compuesto por escarabajos; un solo armadillo consumió cuarenta mil hormigas de tres especies en una sola comida; y en 126 estómagos de 169 armadillos había termitas (Kalmbach 1944).

El armadillo es un escarador extraordinario; en tierra suelta puede desaparecer en pocos minutos. En estudios en la Florida se ha encontrado madrigueras de hasta 8 m de largo y de 2 m de profundidad; evidentemente, es un animal de muy amplio ámbito con un territorio hogareño mínimo de 5,7 ha (Layne 1976; Layne y Glover 1977). Las madrigueras suelen tener una gran cantidad de material para sus nidos, se ha observado a los armadillos llevando material vegetal en sus patas delanteras mientras van saltando con las traseras (Eisenberg 1961). Este bipedalismo es también característico de otros armadillos y osos hormigueros del orden Edentata.

Aunque los armadillos están adaptados a los climas tropicales y subtropicales en los que han evolucionado, tienen algunos mecanismos de regulación de la temperatura. La temperatura de la especie es relativamente baja para un mamífero, aunque es bastante constante dentro del ámbito de temperatura de su ambiente. Entre los mecanismos de adaptación al calor están: una tasa metabólica inicial baja, la vasodilatación, el jadeo y el retornar a la madriguera durante las horas más calientes del día. Aunque los armadillos no pueden vivir en lugares en donde hay heladas largas, algunos mecanismos de ajuste al frío incluyen a vasoconstricción, el temblor del cuerpo y el refugiarse en la madriguera entre el material del nido. El comportamiento de escape es con frecuencia precedido por sentarse en posición erecta, escuchar a su alrededor y olfatear el viento, seguido de una huida veloz por la vegetación del sotobosque. Cuando se refugia entre cactus o bromelias espinosas, la coraza da al armadillo una gran ventaja sobre sus depredadores. Si alcanza llegar a una madriguera y su captura es inminente, da saltos hacia arriba hasta una altura de 1 m, lo que constituye una maniobra de sorpresa.

No se conocen los niveles de población del armadillo, ya sea estacionalmente, en ciclos de larga duración o en sus hábitats. El armadillo se encuentra en una gran variedad de hábitats, desde el bosque nuboso y en los bosques tropicales húmedos de montano y pluviales de bajura, hasta los potreros y los bosques de arbustos espinosos. En un estudio de la cantidad de mamíferos tropicales, Eisenberg y Thorington (1973) calculan que en el bosque tropical pluvial, los armadillos ocupan el segundo lugar en abundancia después de los perezosos.

El armadillo de cola desnuda, *Cabassous centralis* (Miller) es el único otro que llega tan al norte como Costa Rica. Notorio por carecer de escudetes óseos en la cola, este es un armadillo fosorial de cola corta (longitud media de cola y cuerpo, 341 mm cola 154 mm), orejas cortas redondas (longitud media, desde la ranura ventral, 33 mm), de carapacho redondo con aproximadamente once anillos

móviles, escudetes rectangulares y grandes garras en forma de media luna en los terceros, cuartos y quintos dedos de las patas delanteras. Su dieta consiste principalmente de termitas, y sus túneles se encuentran con frecuencia en los termiterios o cerca de éstos (Wetzel 1980).

Eisenberg, J. F. 1961. Observations on the nest building behavior of armadillos. *Proc. Zool. Soc. London* 137:322-24.

Eisenberg, J. F., and Thorington, R. W. 1973. A preliminary analysis of a Neotropical mammal fauna. *Biotropica* 5:150-61.

Kalmbach, E. R. 1944. *The armadillo: Its relation to agriculture and game*. Austin, Texas: Game, Fish and Oyster Commission.

Layne, J. N. 1976. The armadillo, one of Florida's oddest animals. *Florida Nat.* 49:8-12.

Layne, J. N., and Gover, D. 1977. Home range of the armadillo in Florida. *J. Mamm.* 58:411-13.

Talmage, R. V., and Buchanan, G. D. 1954. The armadillo (*Dasypus novemcinctus*): A review of its natural history, ecology, anatomy and reproductive physiology. *Rice Inst. Pamph. Monogr. Biol.* 41:1-135.

Wetzel, R. M. 1980. Revision of the naked-tailed armadillos, genus *Cabassous* McMurtrie. *Ann. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 49:323-57.

Wetzel, R. M., and Mondolfi, E. 1979. In *Vertebrate ecology in the northern Neotropics*, ed. J. F. Eisenberg, pp. 43-63. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

***Desmodus rotundus* (Vampiro, Vampire Bat)**

D. C. Turner

De los tres géneros de verdaderos murciélagos vampiros, hematófagos, *Desmodus* es el más abundante en todo su ámbito geográfico, que abarca desde el norte de México hasta todo lo largo de la Argentina. *Desmodus rotundus*, el murciélago vampiro común (fig. 9.12), se alimenta exclusivamente de sangre de vertebrados y es sumamente móvil, capaz de caminar, correr y saltar, así como volar. Este murciélago reacciona rápidamente a cualquier perturbación; la ventaja de su agilidad selectiva es obvia en un animal que puede alimentarse sobre presas 10.000 mil veces más grandes que él. El vampiro es capaz de orientarse por el olfato (Schmidt y Greenhall 1971), aunque tiene ojos grandes y una mejor acuciosidad visual que los demás quirópteros (Chase 1972). Para la ecolocalización se vale de sonidos de baja intensidad, mejor adaptados para la detección de objetos grandes. Se desconoce si este sentido, o una combinación de modalidades sensoriales, es verdaderamente el mecanismo que emplea para encontrar sus presas.

Los incisivos superiores (fig. 9.12) del vampiro son tan filosos como una navaja y los usa para remover un

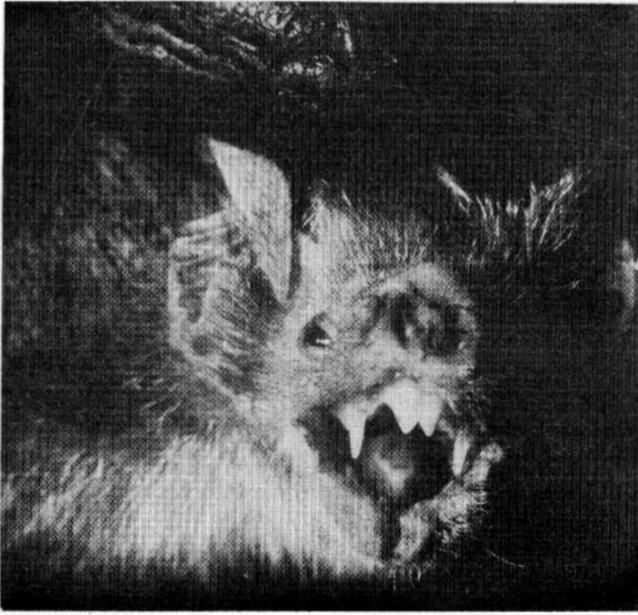


Fig. 9.12 *Desmodus rotundus*: Rostro y dentición de un adulto. Finca La Pacífica cerca de Cañas, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

pedazo muy pequeño (ca. 3 mm) de la piel de sus víctimas. Una gran cantidad de estudios han demostrado la presencia de sustancias anticoagulantes o fibrinolíticas en su saliva. Este ataque agresivo de *Desmodus* es indoloro, opuesto al de otros organismos (D. Turner, exp. pers.) ya que el vampiro lame la sangre que fluye de la herida (acción capilar y no de succión). Es fácil identificar una herida fresca en un animal de presa por el goteo de sangre. Un vampiro en cautiverio puede ingerir cerca de 15 ml de sangre por día; este alimento es especialmente alto en proteínas y bajo en grasas y carbohidratos.

Supuestamente *Desmodus* experimentó una explosión poblacional cuando fueron traídos al Nuevo Mundo los animales domésticos, que le proporcionaron una fuente más segura y abundante de sangre que la de los animales silvestres nativos. En la actualidad, las pruebas serológicas indican, por la sangre ingerida por *Desmorus* en México, Trinidad, y Costa Rica (Greenhall 1970; Schmidt, Greenhall, y López-Forment 1970; Turner 1975), que hay un giro casi total hacia los animales domésticos, especialmente el ganado, los caballos y las aves de corral. El estudio de Turner (1975) demostró una fuerte preferencia a alimentarse de ciertas presas, aun entre el ganado doméstico, lo que se relaciona en parte con el grado de disponibilidad dentro de los hatos durante la noche.

En sus vuelos de forrajeo, el vampiro evita los períodos en que hay iluminación por la luna. Supuestamente, caza sólo o en grupos pequeños. Al localizar un animal de presa aterriza ya sea directamente sobre su cuerpo o en tierra, especialmente si la presa está echada. Muerde el ganado en varias partes del cuerpo, pero, muy a menudo, en el cuello. Generalmente, la presa no muestra ninguna reacción o, por ejemplo, sacude la cabeza temporalmente para desalojar el murciélago. Pero los vampiros

son tenaces. Después de alimentarse, pueden volar hacia una percha temporal o volver directamente a su percha diurna. Se ha visto a numerosos vampiros alimentándose sucesivamente en la misma herida y son comunes los amagos agresivos en estas situaciones.

A menudo *Desmodus* utiliza los cauces de los ríos como vías de acceso, y su ámbito de forrajeo es relativamente pequeño comparado con aquellos de otras especies de murciélagos (ca. 2 km en ambos lados de los ríos según el estudio de Turner de 1975). El éxito con que encuentra su presa y se alimenta es bastante alto, lo que significa que el tiempo medio de forrajeo es cerca de 2 a 3 h en cualquier noche.

Los vampiros descansan en comunidades durante el día en árboles huecos, pozos abandonados, cuevas y sitios semejantes. Los lugares de descanso se distinguen fácilmente de aquellos que usan otras especies de murciélagos, exclusivamente por el fuerte olor a amoníaco y por el líquido viscoso de color naranja oscuro (su excreta) en las paredes y piso de sus madrigueras. Cuando *Desmodus* comparte sus albergues con otras especies de murciélagos, generalmente, se encuentra en los rincones superiores más escondidos. Ambos sexos descansan juntos y la rotación individual en estos sitios puede ser muy alta, cuando existen varios descansaderos cercanos; aunque se sabe que los vampiros pueden ocupar las mismas madrigueras durante períodos largos. Son comunes el aseo personal y social.

Aunque, en cualquier mes del año se capturan en las redes hembras embarazadas, los datos de Turner (1975) sugieren que las tasas de preñez son más altas durante la estación lluviosa en el norte de Costa Rica, lo que puede estar relacionado con la disponibilidad de animales de presa. También se capturan hembras tanto preñadas como lactando, lo que indica que hay un período postparto. En cautiverio, las madres alimentan a sus crías con sangre directamente de sus bocas hasta los 3 meses de edad, y los juveniles visitan las presas con sus madres a los 5 ó 6 meses de edad (Schmidt y Manske 1973).

Debido a sus hábitos alimenticios peculiares los vampiros pueden transmitir una gran cantidad de enfermedades, siendo la más seria la rabia paralítica. Las pérdidas anuales de ganado doméstico a causa del virus de la rabia, transmitido por los vampiros, se calcula en más de \$100 millones en Centro y Sur América. *Desmodus* puede sobrevivir al virus y las tasas de infección aparentemente son bajas en poblaciones naturales.

- Chase, J. 1972. Role of vision in echolocating bats. Ph.D. diss., Indiana University.
- Greenhall, A. M. 1970. The use of a precipitin test to determine host preferences of the vampire bats, *Desmodus rotundus* and *Diaemus youngi*. *Bijdrag. Dierk.* 40:36-39.
- Schmidt, U., and Greenhall, A. M. 1971. Untersuchungen zur geruchlichen Orientierung der Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*). *Z. Vergl. Physiol.* 74:217-26.

- Schmidt, U.; Greenhall, A. M.; and Lopez-Forment, W. 1970. Vampire bat control in Mexico. *Bijdrag. Dierk.* 40:74-76.
- Schmidt, U., and Manske, U. 1973. Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*). *Z. Säugetierk.* 38:14-33.
- Turner, D. C. 1975. *The vampire bat: A field study in behavior and ecology*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Didelphis marsupialis (Zarigüeya, Zorro Pelón, Zorra de Mochila, Opossum)

A. L. Gardner

Didelphis marsupialis, el marsupial más grande de Costa Rica, tienen casi una longitud total de 1 m, siendo la cola casi la mitad. Los adultos muy grandes pueden pesar más de 5 kg, aunque la mayoría de ellos pesa bastante menos (0,8-2,5 kg). Son, igualmente, comunes las fases de dos colores (gris y negro) aunque generalmente predomina el gris. El pelaje es denso, con pelos guías largos y gruesos. Los extremos distales de las patas son negros. Los costados de la cabeza, el hocico y las partes inferiores son más pálidos que el resto del cuerpo y pueden estar manchados de amarillento a anaranjado, supuestamente por las secreciones de las glándulas pectorales. Los cachetes son oscuros, los pelos individuales son pálidos basalmente, es común los extremos oscuros, y a menudo, manchados de amarillento. Las orejas son peladas, con los extremos blancos en los juveniles, pero totalmente negras en los subadultos y adultos. La cola es prensil, densamente hirsuta en la base (10% de la porción proximal); la parte pelada es negra más o menos hasta la mitad proximal, y el resto es blanca. Cada pata tienen cinco dedos bien desarrollados; el hálux, a semejanza de pulgar, es el más grande. Las hembras tienen un bolso ventral (marsupial).

La dentición normal consta de 50 dientes: 5/4 incisivos; 1/1 caninos; 3/3 premolares; 4/4 molares en cada lado. Los únicos dientes deciduos son los últimos premolares superiores. Los dientes emergen totalmente al tener el animal 10 meses de edad. La longitud mayor del cráneo varía de 90 a 125 ml en los adultos. El zorro pelón, aparentemente, sigue desarrollándose durante toda su vida y los machos son, consistentemente, más grandes que las hembras de edad equivalente. Gran parte de la diferencia del tamaño entre los sexos se debe a que en las hembras la energía del crecimiento se desvía hacia las demandas de la reproducción (principalmente la lactancia).

El color del cachete es el carácter más obvio para diferenciar a *D. marsupialis* de su congénere simpátrico norteamericano *D. virginiana* (zarigüeya de Virginia). *D. virginiana* (fig. 9.13), de cachetes totalmente blancos, aunque poco común en Costa Rica, quizá esté ampliando su ámbito y se le haya encontrado tan al sur como Cañas.

Didelphis marsupialis se encuentra en todo el país en elevaciones inferiores a 1.500 m, y es poco común o está ausente en altitudes mayores. Este omnívoro indiscri-



Fig. 9.13 *Didelphis virginiana*: A la derecha macho adulto con dientes caninos largos (los de las hembras son cortos), y dos juveniles; estos animales son muy similares a *Didelphis marsupialis*, excepto que *D. virginiana* tiene las mejillas de color blanco cremosas, mientras que las de *marsupialis* son pardo claras a oscuras. Junio de 1980. Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica (la longitud de la regla es de 12 pulgadas) (foto D. H. Janzen).

minado se alimenta de noche, generalmente a lo largo de cursos de agua e ingieren casi todo lo comestible que se encuentra a su paso. Se han encontrado algunos ejemplares con granos de café en sus estómagos. *Didelphis* es quizá el comensal más completo del hombre entre todos los mamíferos del Nuevo Mundo. En muchos lugares, la dependencia que ya ha adquirido el zorro pelón por los basureros como fuentes de alimento, explica su afinidad por las habitaciones humanas, en donde depreda sobre las aves de corral y las cosechas de frutas. Individualmente son solitarios excepto en la época de apareamiento y no defienden su territorio. A menudo, viaja más de 1 km cada noche. Sus madrigueras se encuentran en cuevas, orificios entre rocas, troncos, y árboles huecos, y cuevas abandonadas por otros animales. Por tener la hembra una bolsa, en donde lleva sus crías, no está restringida a madrigueras ni a nidos fijos durante ninguna época del año.

En Costa Rica, *D. marsupialis* probablemente tiene dos camadas por año, especialmente, en febrero y julio y no tiene actividad reproductiva entre octubre y finales de diciembre; las gestaciones de 12 ó 13 días. Nacen muchas crías más (cerca de veinte) de los que se pueden acomodar dentro de la bolsa (el promedio de tetas es nueve) y el promedio de crías en la bolsa es de seis. Después de su viaje desde la vulva, cada cría se pega fuertemente a un pezón donde permanece por lo menos 60 días. El destete es cerca

de los cien días de edad. Las hembras alcanzan su madurez reproductiva a los siete meses; las hembras que nacen durante la primavera (marzo, abril) son aptas para la cría durante su primer año.

La mortalidad es mayor entre las crías recién destetadas. Los depredadores incluyen búhos, serpientes, y la mayoría de los mamíferos carnívoros. Las zarigüeyas son conocidas por la variedad y la cantidad de parásitos que albergan; sin embargo, no se conocen las tasas de muertes por parasitismo y por enfermedades. Son muy resistentes al veneno de las serpientes crotalinas. Aunque el hombre mata gran cantidad de zarigüeyas por el daño que hacen a las aves de corral y a las frutas, la mayoría son muertas por vehículos motorizados.

Generalmente, se considera la carne de *D. marsupialis* poco gustosa y no se les caza para alimento. Estas zarigüeyas raramente acumulan grandes cantidades de grasa, lo que contrasta con *D. virginiana* que engorda extraordinariamente y a menudo se le caza como alimento.

“Hacerse el zorro o hacerse el muerto” es una estrategia contra una amenaza, no tan común en *D. marsupialis* como lo es en *D. virginiana*. El comportamiento estereotípico de amago, incluye ruidos sibilantes con hocico abierto mientras mueve lentamente la cabeza y el cuerpo de un lado a otro a la vez que se abalanza contra el enemigo y lo muerde. Cuando se le molesta, *D. marsupialis* puede responder con gruñidos, ruidos sibilantes, agitar la punta de la cola y (en los machos) el chasquiar de los dientes caninos.

Las zarigüeyas son expertas trepadoras y pasan gran parte del tiempo forrajeando en la vegetación.

Eira barbara (Tolomuco, Tayra)

D. H. Janzen

Este mustélido, de color chocolate a negro, conocido también como *Tayra barbara* en la literatura antigua, se encuentra en todo el territorio de Costa Rica en elevaciones inferiores a 2.000 m y desde el centro de México hasta la parte tropical sureña de Sur América. Un adulto (fig. 9.14 a) pesa cerca de 5 kg y es parecido a un armiño poco peludo, de piernas largas, muy grande, con una cola larga y peluda. El pelo del cuerpo es muy corto y la piel oscura. Las patas, de garras largas, no tienen tela, los dientes también son parecidos a los del armiño o los de la nutria (fig. 9.14 b).

El tolumuco es un forrajeador terrestre y arbóreo, pero no busca el alimento en el agua (como lo hace el grisón y las nutrias). Los he visto hasta 20 m de altura en las copas de los árboles caducifolios en el bosque del Parque Nacional Santa Rosa y vi uno caminar hacia abajo en el fuste limpio y recto desde la copa de árbol a 40 m de altura en el Parque Nacional Corcovado. Observé a uno perseguir a un tepezquite adulto en un camino de tierra por lo menos durante 50 m (Rincón, Península de Osa, 1975), aunque el roedor fue más veloz. Cuando forrajea el tolumuco en el piso del bosque, aunque es muy inquisitivo,

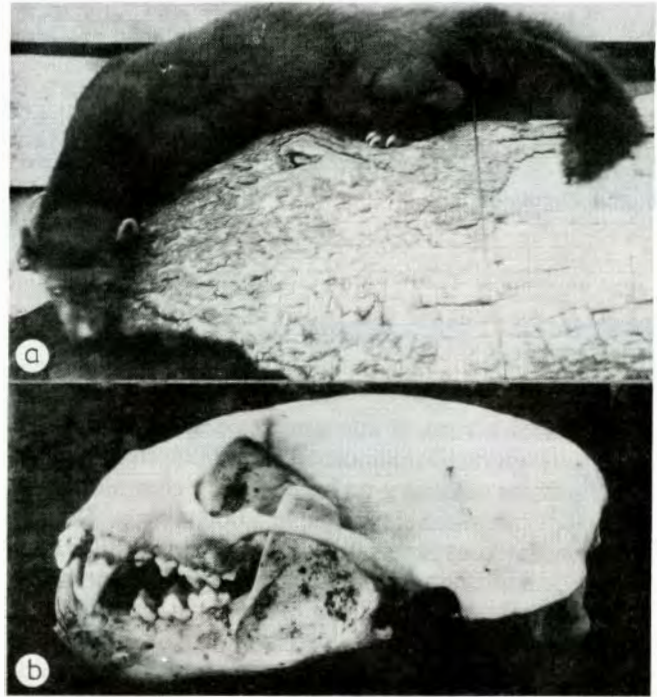


Fig. 9.14 *Eira barbara*: a) Adulto cautivo. Finca La Pacifica, cerca de Cañas, provincia de Guanacaste, Costa Rica. b) Calavera de adulto. Finca La Selva, distrito de Sarapiquí, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

aparentemente, examinan muchas hendeduras y huecos en forma visual y además con el olfato. Sin embargo, los dos que vi, no cazaron insectos en el mantillo durante largo rato, ni lo desparramaron tanto como hacen los pizotes. El tolumuco da la impresión de buscar presas grandes (supuestamente nidos de aves, carroña, lagartijas, frutas o huevos). En una ocasión se vio a un adulto alzar una fruta zapotácea de 500 g de peso en el bosque y llevársela, después de amenazar al observador (Parque Nacional Corcovado). Los tolumucos forrajean durante el día y en cautiverio están activos en el día y duermen de noche.

En cautiverio son omnívoros, consumiendo huevos, carne y huesos de cabra y de pollo, papayas, piñas, bananos, pan y desperdicios caseros. En un depósito grande de sus defecaciones en Santa Rosa, en una madriguera que se describe más abajo, había piel de tepezquite, de conejo, y semillas de por lo menos seis especies de frutas (*Manilkara zapota*, *Ficus* spp., *Ardisia revoluta*, y *Alibertia edulis*). Creo que su dieta es muy parecida a la de los mapachines, coyotes, y felinos pequeños.

En Santa Rosa, la entrada a una madriguera de tolumucos era de 12 cm de diámetro, y conducía a una cavidad de 10 litros de volumen debajo de la base de un árbol vivo de *Manilkara zapota*. El estaba a 30 m del Río Guapote, una quebrada estacional en una ladera muy empinada, en la parte alta del parque. Un depósito grande de sus defecaciones se encontraba encima de una roca cerca de 14 cm de la entrada. El 5 de mayo (el último mes de la estación seca) en esta madriguera había una hembra adulta grande y tres cachorros de tamaño mediano. Salieron de la madriguera uno tras otro (primero el adulto mientras yo estaba a varios metros de distancia).

Los tolomucos se domestican fácilmente, aunque no se amansan bien ya que son nerviosos, muerden a la gente extraña y tienen un fuerte olor.

Ewer, R. F. 1973. *The carnivores*. London: Weidenfeld and Nicolson.

Felis onca (Tigre, Jaguar)

C. B. Koford

Este carnívoro, el más grande centroamericano, es una especie en vías de extinción, fue bastante común en los manglares, las sabanas y en los bosques y charrales secos y húmedos hasta una elevación de 1.000 metros. Debido a sus huellas conspicuas, al alto valor de su piel, a su reputación como depredador del ganado y a su vulnerabilidad a la cacería con perros, este felino, en la actualidad, es muy poco común, excepto en partes de grandes bosques. Se le encuentra en los parques Nacionales Tortuguero, Santa Rosa, y Corcovado, y, quizás, en la reserva forestal de Río Macho, y en los estribaciones inferiores de la Cordillera de Talamanca. Aun en donde el tipo de vegetación parece ser uniforme, su distribución es aparchonada. En la actualidad sus huellas (fig. 9.15b) son muy abundantes en Corcovado y ahí se le ve a menudo.

Los machos adultos pesan de 50 a 100 kg, las hembras una tercera parte menos. El color base es pardo amarillento en los dorsos, blanco ventralmente y tienen manchas negras en todo el cuerpo, con las de los costados formando "mariposas" abiertas, algunas de ellas con puntos en el centro (lo que no ocurre en el leopardo). Probablemente, en Costa Rica se encuentran algunos en la fase de pelaje negro. La cola es corta, menos de la mitad de la longitud del cuerpo y la cabeza. La cabeza, los hombros y las patas delanteras son fuertes, lo que le permite atrapar sus presas.

Rara vez se les ve de día, aunque, a menudo, se asolean en un farallón o en un tronco. Rasguñan los troncos de los árboles, aunque no es seguro si orinan o no objetos o marcan su territorio arañando el suelo. Son bastantes acuáticos y pueden nadar fácilmente en ríos, lagos pequeños y vados entre las isletas de los manglares. Prefieren los lugares húmedos tales como los lechos de las quebradas en los bosques de galería, en donde sus huellas a menudo revelan su presencia, su tamaño aproximado y la dirección en que viajan. En cualquier estación, los jaguares de ambos sexos pueden rugir de noche. Algunos de los cazadores obtienen respuestas con imitaciones vocales o tirando de una cuerda encerada en un tambor hecho de una calabaza.

Aunque, los jaguares, aparentemente, prefieren a los saínos como presa, también cazan monos, tepeizquintes, venados, aves, peces, lagartijas, tortugas, etc. En Surinam cazan tortugas marinas en las playas por las mareas. Ocasionalmente, un jaguar al volver en la noche para terminar de comer una presa, se encuentra con la fuerte luz

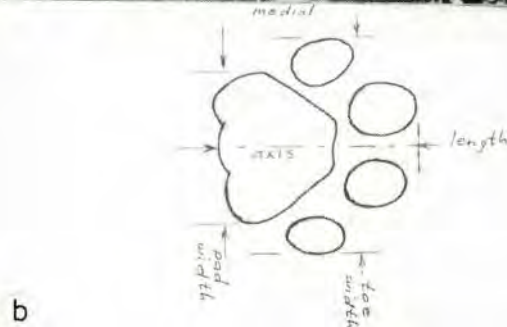


Fig. 9.15 *Felis wiedii*: a) Adulto. Costa Rica (foto D. H. Janzen). b) Modelo propuesto para leer la impresión de la pata delantera (dibujo C. Koford).

de la lámpara de un cazador que lo ha estado acechando. A menudo, un jaguar mata una vaca, un cerdo, una cabra, un perro u otro animal doméstico. La mayoría de los campesinos dicen que un tigre, generalmente, mata un solo animal y se lo come antes de volver a cazar, mientras que un puma (*F. concolor*) puede matar varios animales y comer solamente uno. Estos félidos, generalmente, matan a su presa de un mordisco en la nuca mientras sus dientes caninos rompen el cuello o penetran el cráneo. Comen totalmente las costillas y no solamente les quitan la carne. Aparentemente, un jaguar no huye del olfato del hombre y uno de estos animales puede seguir al hombre que camina por un trillo, aunque son raros los ataques no provocados sobre el hombre. En Panamá, un jaguar, recientemente, atacó un hombre que llevaba una bolsa con varias aves que había atrapado.

En las reservas forestales, la densidad promedio de jaguares adultos es aproximadamente $1 \times 100 \text{ km}^2$. Los territorios anuales de los machos abarcan quizá varios cientos de km^2 y son algo menores para las hembras. Algunos individuos solitarios, en su mayoría machos jóvenes, pueden retirarse lejos de sus zonas normales de residencia y de apareamiento. La estación de nacimiento, probablemente, varía según la región. La gestación es de cerca de 3 meses y una camada, generalmente, consta de 2 crías. En apariencia, los machos no juegan ningún papel en la crianza de sus hijos, los que pueden acompañar a la madre durante un año. Las hembras alcanzan la madurez sexual alrededor de los tres años de edad y no tienen más partos en años sucesivos mientras sobrevivan sus crías.

Como en la mayoría de los gatos, sus huellas se caracterizan por el tamaño uniforme de sus cuatro dedos con el dedo próximo al medio más largo y el exterior más pequeño; el talón tiene 3 lóbulos posteriores y 2 esquinas anteriores angulares; el ancho de la huella de la pata delantera es mayor que su longitud (en la pata trasera es igual o más angosta); no deja marcas de las uñas. El pulgar, con una uña fuerte, rara vez toca el suelo. En un polvazal poco profundo la huella de la pata delantera puede medir 100 mm o más de ancho. Los pumas (*F. concolor*) tienen patas más pequeñas y con dedos algo más alargados. Las huellas del perro doméstico pueden ser grandes, pero el par central de dedos es del mismo tamaño y forma, y el par de dedos exteriores es simétrico; a menudo, deja las marcas de sus uñas. El margen posterior de la almohadilla del talón forma una curva lisa, y el ápice anterior es redondeado. Estos carnívoros al caminar, rápidamente, la huella de la pata trasera cae unas pocas pulgadas adelante de la delantera. La mejor manera de medir una huella es por el ancho de la almohadilla de la pata trasera. A menudo se pueden reconocer, individualmente a algunos felinos por el tamaño y la forma de sus huellas. Para obtener un registro exacto de las huellas, se les debe fotografiar verticalmente, iluminadas desde varios ángulos para mostrar el mayor detalle y colocar una escala en milímetros a la par de la huella; o mejor aún, tomar una imagen con cera derretida o yeso.

Aunque, en Costa Rica, desde hace mucho tiempo, se ha prohibido la exportación, el comercio interno de animales y productos silvestres, aún existían a principios de la década 1970 un contrabando grande de pieles hacia Nicaragua (que de allí eran exportadas legalmente); en ese entonces el precio de una piel seca era alrededor de \$200. Recientemente algunos cazadores antiguos le contaron al señor Hagnauer, de la Finca La Pacífica, que habían abandonado este comercio (¿Sería por poco económico, o por arriesgado?). La cacería de jaguares por deporte es aún permitida, sujeta a la obtención de una licencia (en 1978), pero se ha terminado casi totalmente debido a la escasez de guías y perros entrenados, y a que la importación de estos trofeos está prohibida en los Estados Unidos.

En Centro América, la principal amenaza para los jaguares restantes es la tala de los bosques para dar lugar a cultivos y a potreros. Cuando los caminos penetran en zonas primitivas, el jaguar y el saíno de labios blancos (*Tayassu pecari*) son los primeros mamíferos grandes en desaparecer, y parece ser que los jaguares son colonizadores pobres de tierras arrasadas o de áreas nuevas, aunque ahí haya gran abundancia de animales de presa.

En la literatura también se le conoce como *Leo onca* (L.), técnicamente válido, y también, antiguamente, por *Panthera onca* para poder incluirlo en algún subgrupo. Los jaguares se encuentran desde el norte de México hasta el norte de Argentina. El puma tiene un ámbito ecológico y geográfico mucho mayor, y se le encuentra, junto con los jaguares, en todo el territorio de Costa Rica.

Koford, C. B. 1976. Latin American cats: Economic values and future prospects. In *The world's cats*, vol. 3, pt. 1, pp. 79-88.

Felis wiedii (Tigrillo, Caucel, Margay)

C. B. Koford

Este felino moteado en vías de extinción (fig. 9.15 a), anteriormente, fue muy común en los bosques densos desde las llanuras costeras hasta las montañas interiores. Debido al pequeño tamaño de su piel no se le cazó tan intensivamente como al ocelote (*F. pardalis*), aunque en la actualidad es muy escaso porque gran parte de su hábitat ha sido convertido en bananales y potreros. El tigrillo evita salir a campos abiertos y se le encuentra en los bosques tupidos a la orilla de quebradas, hasta cerca de 3.000 m de elevación, en todo el territorio de Costa Rica. Sus huellas son abundantes en muchos hábitats en los parques nacionales de Corcovado y Santa Rosa.

Los adultos son del tamaño de un gato casero, pesa de 3 a 5 kg y su cola es algo gruesa, y más de la mitad de la longitud de la cabeza y el cuerpo. Las piernas delanteras y traseras son más o menos del mismo tamaño, y la pata hasta 50 mm de ancho (la huella de su ejemplar inmaduro de 1,2 kg de peso fue de 35 mm de ancho). El ocelote, que es más grande, tiene las patas delanteras grandes y su cola es algo corta. Tanto en el tigrillo como en el ocelote, el pelo de la parte posterior de la cabeza y en la nuca crece hacia adelante, lo que no sucede en los otros felinos neotropicales. Ambos tienen manchas abiertas rodeadas de negro. Aunque en el ocelote las manchas laterales tienden a juntarse para formar franjas largas de unos pocos centímetros de ancho, y a veces aparecen individuos negros. Las manchas en *F. tigrina*, más pequeño y menos común, son cerradas y se le ha cazado en elevaciones superiores a 3.000 m en el sur de Costa Rica.

El tigrillo, un ágil trepador y saltador, es el felino neotropical más arbóreo. El ocelote también es un buen trepador, y ambos pueden dormir en los árboles y tienen sus madrigueras en cuevas. Los tigrillos, probablemente, se alimentan de monos, roedores grandes y pequeños, aves, lagartijas, e insectos; también, a menudo, acometen contra los gallineros. Un animal en cautiverio puede desplumar las aves antes de comérselas, también come higos. En Santa Rosa, un individuo medio domesticado atacó un puerco espín, y se llevó una gran cantidad de espinas en la cara y el cuello (D. Janzen, com. pers.).

Tanto el ocelote como el tigrillo marcan las ramas y otros objetos rociándolos con orines, que se convierten en depósitos negros, y pelan los dientes cuando olfatean este sitio. Aparentemente, el tigrillo es más nocturno que el ocelote, al que en ocasiones se ven en parejas; puede vivir en paz en grupos cautivos. A ambos felinos se les caza de noche con lámparas y escopetas, pero también se usan trampas de acero.

En cautiverio, tanto los ocelotes como los tigrillos, se reproducen muy poco, aunque L. Hagnauer (Finca La Pacífica) ha criado varios de ambas especies con un manejo adecuado, tanto de los machos, de las hembras y de los cachorros. Probablemente, alcanzan la madurez sexual a los dos años de edad. La gestación es de cerca de 12 semanas, y, generalmente, las camadas es de uno a dos

individuos. La época de cría varía según el ambiente; en Chiapas las crías nacen desde marzo hasta junio (Alvarez del Toro 1977).

El ámbito del tigrillo es desde México al norte de Argentina. En la literatura, a veces, se le coloca en el género *Leopardus* o se le incluye como parte de *Margay tigrina*.

Alvarez del Toro, M. 1977. *Los mamíferos de Chiapas*.

Glossophaga soricina (Murciélago de Lengua larga, Nectar bat)

D. J. Howell

Glossophaga soricina (fig. 109.16), mal llamado murciélago nectarívoro. Según estudios cariotípicos y de comportamiento (Acústico), la subfamilia no parece ser natural (Baker 1967; Howell 1974). Los miembros de *Glossophaga* muestran una alianza más cercana con *Phyllostomus* (que comparten rasgos importantes con *Carollia* que cualquier otro miembro de la subfamilia).

Estos murciélagos, cuya nariz tiene forma de hoja, son pequeños (8-13 g, antebrazo 42 mm, promedio de alas 275 mm) y de color pardo grisáceo. El rostro es alargado y alberga una lengua larga (fig. 9.16) con papilas filiformes en su extremo. Las orejas son algo cortas y romas, los ojos relativamente grandes. Las alas anchas y muy convexas le permiten hacer movimientos lentos y precisos a través de la vegetación densa. Estos murciélagos pueden revolotear durante algunos momentos cuando se alimentan de flores o cazan palomillas.

Según su dieta omnívora, *Glossophaga* es el murciélago más generalizado en la subfamilia *Glossophagine*. La cola y las membranas interfemorales son muy reducidas comparadas con las membranas y las colas grandes de la mayoría de los murciélagos insectívoros, aunque no son tan reducidas como en los demás del género *Glossophaga*. Tiene 34 dientes que incluyen 2/2 incisivos bien desarrollados y 3/3 molares. Los nectarívoros más especializados de esta subfamilia tienen menos dientes debido a la carencia de incisivos o molares o ambos. La habilidad de *Glossophaga* de esquivar pequeños obstáculos por medio del sonar es mejor que en sus parientes nectarívoros (Howell 1974), aunque los sonidos que produce pueden ser de cien a mil veces menos intensos que en los demás murciélagos insectívoros. Los sonidos son emitidos en frecuencias flojas y pueden incluir varias tonalidades, (Griffin y Novick 1955). Esta diseminación de energía del sonido sobre una frecuencia ancha, aunada a una baja intensidad, puede explicar el porqué los murciélagos evitan volar cuando hay neblina. En San Vito, durante las horas en que hay neblina la captura de murciélagos de lengua larga en las redes es muy reducida.

Los miembros de *Glossophaga* se alimentan, eventualmente, de flores, frutas e insectos (Alvarez y González; Quintero 1980; Howell 1974; Howell y Burch 1974). Durante la estación lluviosa los lepidópteros constituyen



Fig. 9.16 *Glossophaga soricina*: Adulto lamiendo una flor de banano con la lengua extendida a dos tercios de su longitud total. Julio de 1980. Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica (L. Herbst; foto D. H. Janzen).

la mayor parte de la dieta, la que también puede incluir frutas. Entre las frutas, *Muntingia* (Elaeocarpaceae) es una favorita. También forman una parte importante de la dieta las musáceas y *Acnistus* (Solanaceae). Gran cantidad de las palomillas que consumen son cosechadas en estos frutos o en la vegetación vecina. El polen constituye un artículo dietético de menor importancia durante los meses lluviosos, aunque consumen *Crescentia* (Bignoniaceae) cuando está disponible. Cuando florecen profusamente las plantas quiropterofílicas durante la estación seca (especialmente en febrero y marzo) *Glossophaga* puede valerse, principalmente, de su néctar y polen. También visitan una gran cantidad de árboles bombacáceos de flores blancas o moradas como *Inga* e *Hymenaea*. *Glossophaga* no se come las anteras; mientras los murciélagos beben el néctar, el polen se le pega a la superficie del cuerpo. El pelo de *Glossophagine* tiene una construcción de escamas divergentes que facilita la recolecta del polen (Howell y Hodkin 1976). Al limpiarse el murciélago ingiere gran cantidad de este polen.

G. soricina muestra gran preferencia por los hábitats tropicales secos (Holdridge *et al.* 1971, así como los sitios alterados y las cuencas secas de las quebradas. En estas áreas crecen más abundantemente los árboles quiropterofílicos; las especies polinizadas por murciélagos son, generalmente, las dominantes (Howell 1982). La distancia media de recaptura de seis murciélagos entre noventa y seis que fueron marcados en un estudio fue de

358 m (Fleming, Hooper, y Wilson 1972). La comparación con el ámbito de otros filostómidos (frugívoros) indica que el ámbito de *Glossophaga* es relativamente grande.

En los bosques muy húmedos (v.g., La Selva) estos murciélagos cazan en línea recta (Fleming, Hooper, y Wilson 1972) y hacen visitas individuales o en grupo, teniendo un patrón establecido de visitas a ciertos árboles o flores. Este comportamiento quizá depende de la abundancia y distribución del alimento, ya que, aparentemente, no es igual en el bosque seco (La Pacífica) (Baker, Cruden, y Baker 1971).

Glossophaga, siendo pequeños y, generalmente, homeotérmico, tienen un metabolismo de descanso muy alto. Como los colibríes, los murciélagos lengua larga tienen una tasa de metabolismo de vuelo de 10-14 veces superior a la tasa metabólica estándar (Howell 1979). Según la ecuación de fuerza de Thomas (1975) $P=58,4 m^{0.21}$, el vuelo de *Glossophaga soricina* debería expender cerca de 1,54 vatios o 1.32 kcal/murciélago/h. Este metabolismo de actividad tan alto indica que la investigación relacionada con la energética y el estilo de forrajeo puede ser muy positiva.

Aunque la mayoría de los murciélagos principales no entran en un sopor profundo como muchos de las zonas templadas, *Glossophaga soricina* puede, bajo ciertas circunstancias, bajar su temperatura corporal normal cuando se encuentra en reposo (aproximadamente 37 °C). A una temperatura del cuerpo de 34,9 °C puede tener un movimiento lento y no volar, característico del sopor.

Rasweiler (1973) encontró en el laboratorio este fenómeno durante una falla en el sistema de calefacción; también cuando los murciélagos se encuentran encerrados dentro de sus cuevas durante 24 h y privados de alimento. Aunque este pequeño grado de heterotermia facultativa puede ahorrar energía sustancialmente, aún se desconoce hasta qué grado se emplearía esta energía en situaciones naturales. En vista de la dieta amplia y las temperaturas anuales, relativamente constantes, en las cuevas tropicales, uno se pregunta si *Glossophaga* alguna vez se ha visto, ante una escasez de alimento o expuesto a temperaturas bajas. Este comportamiento puede ser útil durante las noches lluviosas y merece más investigación. Los especímenes de *Glossophaga* que he visto, en los últimos trece años, en sus perchas diurnas siempre están listos para volar.

Los murciélagos son altamente gregarios; y su aglomeración sirve para reducir la pérdida de agua por evaporación en cada miembro, permitiéndole a cada uno mantener una temperatura corporal más alta y menos variable que aquella de los murciélagos que se ven forzados a colgar individualmente en el mismo microambiente (Howell 1976). Estas agregaciones compactas pueden relacionarse con la temperatura ambiental o con el tiempo transcurrido desde la última comida.

A pesar de su obvia sociabilidad, se ha estudiado muy poco el comportamiento de estos murciélagos. *Glossophaga* tiene el epitelio olfatorio altamente desarrollado y el aparato vomeronasal bien dotado de nervios (órgano de

Jacobson) (Mann 1963; Bhatnagar y Kallen 1974). El aparato de Jacobson puede funcionar durante la época de celo y otras actividades sociales. Solamente hay un dimorfismo sexual leve (Walker 1975; Villa-R. 1966), siendo los machos algo más grandes en contraste con las condiciones generales en los murciélagos. Las hembras tienen menstruación; la ovulación y el apareamiento pueden ser bianuales en Centro América, con la mayoría de los nacimientos ocurriendo de abril a julio y diciembre a febrero (Fleming *et al.* 1972). Las hembras, generalmente, se segregan en colonias de maternidad durante estas épocas. En cada estación nace solo una cría, generalmente en presentación de pies. La cría se adhiere a la madre con sus dientes de leche recurvados, y mama, aproximadamente, un mes antes de que pueda volar. Jenness y Studier (1976) dicen que la leche de *Glossophaga* tiene menos valor energético que la leche de los demás murciélagos del género. No se sabe cómo los murciélagos jóvenes vencen la transición desde la leche materna hasta el alimento de adultos.

Glossophaga, al igual que los demás murciélagos no tiene depredadores especializados. A veces aparecen gavilanes casuales durante el éxodo de su vuelo alimenticio y logran atrapar unos pocos. La destrucción del hábitat y otras actividades del hombre (incluyendo la biología), quizá, son la amenaza más seria a sus poblaciones. Los cursos de ecología de los vertebrados, a menudo, incluyen estudios sobre los murciélagos, ya que constituyen la mayor biomasa tropical de mamíferos, y estos proyectos son casi infalibles en el sentido que siempre hay especímenes disponibles. Sin embargo, en un solo estudio se mató a 217 *Glossophaga soricina* para estudiar sus hábitos dietéticos. Únicamente, los estómagos de treinta y ocho murciélagos contenían restos alimenticios. Estos estudios se repiten casi todos los años. Los murciélagos maceran el alimento totalmente; desde el momento en que el bolo entra en la boca hasta quedar convertido en heces, y las partes, taxonómicamente identificables, de la dieta permanecen iguales. Las escamas de lepidópteros, las escleritas de la pulpa de frutas, los granos de polen y las semillas no son afectados por el proceso digestivo y pasan intactos. Ya que los murciélagos suelen defecar cuando se les manipula, se pueden obtener muestras condensadas de su dieta sin necesidad de sacrificarlos.

Los cientos de especímenes preservados en alcohol en la Universidad de Costa Rica, quizá pueden ser utilizados para estos proyectos, y de este modo se conservarían las reducidas poblaciones de murciélagos. El hecho de que *Glossophaga soricina* sea un importante polinizador y dispersor de plantas tropicales y que las poblaciones alteradas tengan una habilidad de "rebote" tan limitada, justifica que los estudios científicos aprovechen la información de los murciélagos vivos y las muestras de museo hasta el máximo.

Si ha de mantenerse especímenes de *Glossophaga* en cautiverio, es importante que su dieta contenga por lo menos un 10% de proteína y que se presente de tal manera que los murciélagos no se metan en los comederos ni que el alimento salpique su piel. Tanto una dieta baja en

proteínas, como el alimento seco en su piel producen su deterioro, lo que a la vez conduce al estrés térmico y osmótico.

- Alvarez, T., and Gonzales Quintero, L. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de Mexico. *Anal. Esc. Nac. Cienc. Biol.* 18:1-77.
- Baker, H.; Cruden, R.; and Baker, I. 1971. Minor parasitism in pollination biology and its community function: The case of *Ceiba acuminata*. *Biol. Sci.* 21: 1127-29.
- Baker, R. J. 1967. Karyotypes of bats of the family Phyllostomidae and their taxonomic implications. *Southwest. Nat.* 12:407-28.
- Bhatnagar, K., and Kallen, F. C. 1974. Cribriform plate of ethmoid, olfactory bulb and olfactory acuity in forty species of bats. *J. Morph.* 142:71-90.
- Fleming, T.; Hooper, E. T.; and Wilson, D. 1972. Three Central American bat communities: Structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology* 53:555-69.
- Griffin, D., and Novick, A. 1955. Acoustic orientation of Neotropical bats. *J. Exp. Biol.* 130:251-300.
- Holdridge, L. R.; Grenke, W. C.; Hatheway, W. H.; Liang, T.; and Tosi, J. A., Jr. 1971. *Forest environments in tropical life zones*. New York: Pergamon Press.
- Howell, D. J. 1974. Feeding and acoustic behavior in glossophagine bats. *J. Mamm.* 55:263-76.
- . 1976. Weight loss and temperature regulation in clustered versus individual *Glossophaga soricina*. *Comp. Biochem. Physiol.* 53:197-99.
- . 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats: Advantages to the bats and to the host plants. *Am. Nat.*, in press.
- Howell, D. J., and Burch, P. 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Rev. Biol. Trop.* 21:281-94.
- Howell, D. J., and Hodgkin, R. C. 1976. Feeding adaptations in the hairs and tongues of nectar-feeding bats. *J. Morph.* 148:329-36.
- Jenness, R., and Studier, E. 1976. Lactation and milk in biology of the New World family Phyllostomidae. Part 1. *Spec. Publ. Mus., Texas Tech. Univ.* 10:201-18.
- Mann, G. 1963. The rhinencephalon of Chiroptera. *Invest. Zool. Chil.* 9:1-93.
- Rasweiler, J. J. 1973. Care and management of the long-tongued bat, *Glossophaga soricina* (Chiroptera, Phyllostomatidae), in the laboratory with observations on estivation induced by food deprivation. *J. Mamm.* 54:391-404.
- Thomas, S. 1975. Metabolism during flight in two species of bats, *Phyllostomus hastatus* and *Pteropus gouldii*. *J. Exp. Biol.* 63:273-93.
- Villa-R., B. 1966. *Los murciélagos de México*. Mexico, D. F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Walker, E. 1975. *Mammals of the world*. 3d ed., vol. 1. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Heteromys desmarestianus (Ratón Semiespinoso, Spiny Pocket Mouse) T. H. Fleming

Este roedor heterómido, localmente común (fig. 9.17), se encuentra generalmente en elevaciones medianas a altas desde el sur de México hasta el oriente de Panamá y también cerca del nivel del mar a lo largo de la costa del Caribe en Costa Rica y Panamá y en la Península húmeda de Osa. Su hábitat usual son los bosques tropicales de montaña o pluvial. Se le puede diferenciar de los roedores costarricenses simpátricos por su tamaño, por su pelaje espinoso y por su vientre blanco y patas delanteras oscuras.

H. desmarestianus es sexualmente dimórfico, pesando los machos adultos cerca de un tercio más que las hembras (83 g vs. 62 g). Tiene bolsas externas forradas en piel en sus mandíbulas y es cuadrupedal. Su cola es cerca de 20% más larga que la cabeza y el cuerpo; Eisenberg (1963) dice que es un buen trepador. Al igual que *Liomys salvini* los machos sexualmente activos tienen testículos escrotales y epidídimos muy grandes.

La ecología de población de este ratón espinoso ha sido estudiada en detalle en Finca La Selva por Fleming (1974a). Es, principalmente, granívoro y come semillas de las palmeras *Welfia georgii* y *Socratea durissima* así como de otras especies. Algunos individuos a veces mordisquean las semillas tóxicas de *Pentaclethra macroloba* aunque no pueden sobrevivir con semejante dieta. La densidad de población fluctúa entre diez y dieciocho ratones por hectárea durante el año pero, es relativamente estable de un año a otro. La estación reproductiva dura por lo menos 10 meses, pero la mayoría de las hembras y



Fig. 9.17 *Heteromys desmarestianus*: Roedor muy abundante que se alimenta de semillas. Finca La Selva, distrito de Sarapiquí, Costa Rica (foto T. H. Fleming).

algunos machos adultos son, reproductivamente, inactivos durante épocas secas largas (lo contrario del caso de *L. salvini*). Las hembras producen hasta cinco camadas de 3,5 crías por año; el intervalo entre embarazos sucesivos es por lo menos de dos meses o más. Las hembras maduran a la edad de cerca de 8 meses, los machos cerca de 9 meses. La sobrevivencia juvenil y adulta es alta (la probabilidad de sobrevivencia es superior a 20%, y algunos animales viven por lo menos 20 a 30 meses).

Fleming (1974b) y Fleming y Brown (1975) estudiaron aspectos especiales del comportamiento de *H. desmarestianus*. En su organización social, este ratón espinoso es más tolerante con sus coespecíficos de *L. salvini*, y las relaciones de dominación dependen menos de tamaño que en sus contrapartes en el bosque seco. El ámbito individual es relativamente pequeño (0,08 - 0,20 ha) y se traslada, extensamente, dentro de y entre las clases sexuales y de edad. *H. desmarestianus* no hace madrigueras tan hondas como las de *L. salvini* y en ocasiones coloca su nido a nivel de suelo en troncos huecos. Es un acaparador intenso de semillas y las guarda en su nido o cerca éste así como en escondrijos en su territorio hogareño.

Comparado con *L. salvini*, *H. desmarestianus* no tolera bien la escasez de alimento y de agua (Fleming 1977). Con una dieta reducida de semillas peladas de girasol (2% del promedio de peso del adulto por día), un individuo pierde cerca de 2,6% de su peso inicial por día y muere cuando ha alcanzado una pérdida de peso de cerca de 20%. Los animales privados de alimento no entran en sopor. Sin tener un acceso libre al agua pierden peso rápidamente y mueren después de dos o más días de privación.

H. desmarestianus es un animal "industrial clave" en el bosque húmedo y juega un papel funcional similar al de *L. salvini* en el bosque seco tropical. Al reflejar un juego de presiones selectivas abióticas y bióticas en el bosque muy húmedo, sus características demográficas, de comportamiento y fisiológicas contrastan fuertemente con aquellas de *L. salvini*. Es más selectivo al factor K, es socialmente más tolerante a sus coespecíficos y menos tolerante a la escasez de alimento y agua.

Eisenberg, J. F. 1963. The behavior of heteromyid rodents. *Univ. California Publ. Zool.* 69:1-100.

Fleming, T. H. 1974a. The population ecology of two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Ecology* 55:493-510.

———. 1974b. Social organization in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *J. Mamm.* 55: 543-61.

———. 1977. Response of two species of tropical heteromyid rodents to reduced food and water availability. *J. Mamm.* 58:102-6.

Fleming, T. H., and Brown, G. J. 1975. An experimental analysis of seed hoarding and burrowing behavior in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *J. Mamm.* 56:301-15.

Liomys salvini (Ratón Semiespinoso, Guardafiesta, Spiny Pocket Mouse)

T. H. Fleming

Este roedor heterómido común (fig. 9.18) se encuentra en los bosques tropicales secos, en la costa del Pacífico de Centro América desde Oaxaca, México hasta el centro de Costa Rica, y también a lo largo de la vertiente del Pacífico de las montañas centroamericanas hasta alturas de 1200 a 1500 m cerca de San José. Se le puede diferenciar de los roedores costarricenses por su tamaño, pelaje espinoso, y vientre y patas delanteras blancas.

L. salvini es sexualmente dimórfico con respecto al peso; los machos adultos pesan cerca de una tercera parte más que las hembras (51 g vs 39 g). Tiene bolsas externas forradas en piel en sus mandíbulas en las que lleva semillas y otros alimentos, material de construcción para sus nidos, y en ocasiones sus crías pequeñas. Es cuadrupedal, en contraste con sus parientes (*Dipodomys* y *Microdipodops*) que habitan en el desierto, y la longitud de su cola apenas sobrepasa la de su cuerpo y cabeza Eisenberg (1963) informa que *Liomys* es un trepador torpe. Los machos sexualmente activos tienen testículos escrotales y epidídimos muy agrandados.

La ecología de población de este diminuto ratón espinoso fue estudiada detalladamente en Finca La Pacífica por Fleming, 1974. Su dieta incluye semillas e insectos y en la estación seca las semillas de *Cochlospermum vitifolium* constituyen una parte importante. La densidad de población fluctúa entre el año debido a un ciclo reproductivo estacional, pero es relativamente estable (de dos a nueve ratones por hectárea) entre un año a otro. La estación de apareamiento (enero a cerca de mediados de junio) corresponde a la estación seca y principios de la lluviosa. Las hembras producen de una a dos camadas anualmente con cerca de 3,8 crías; las hembras nacidas temprano en la época de cría a veces maduran lo suficiente para producir una camada antes que termine la estación. Los machos alcanzan la madurez sexual cerca de los 6 meses de edad. La tasa de reposición de la población es relativamente alta, de modo que clase del año domina la población durante solamente doce meses. Algunos individuos alcanzan 15-18 meses de edad.

Algunos aspectos del comportamiento de *L. salvini* fueron estudiados por Fleming (1974b) y por Fleming y Brown (1975). Con respecto a la organización social, Eisenberg (1963) postuló que la especie de *Liomys* debe ser menos social (disperso en ámbitos hogareños individuales y defendidos) que las demás especies de *Heteromys* del género de heterómidos tropicales. Para confirmar estas hipótesis, los encuentros en parejas en una arena neutral indican que los miembros del mismo sexo son relativamente intolerantes entre sí y que los individuos más grandes generalmente dominan a los más pequeños. En el bosque seco, los ratones ocupan ámbitos de un promedio de tamaño de cerca de 0,20 ha que se traslapan, y construyen sus nidos por el sistema de madrigueras. El ámbito casero de las crías del año tiende a ser separado, de aquel



Fig. 9.18 *Liomys salvini*: Roedormuy abundante que se alimenta de semillas en el bosque seco tropical. Finca La Pacífica, cerca de Cañas, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto T. H. Fleming).

de los adultos. Antes del inicio de la época de apareamiento los machos más grandes se ven rodeados por sus probables parejas, y su sobrevivencia es más alta que la de los demás machos durante la época de cría.

L. salvini comparte dos rasgos de comportamiento con sus parientes nortefios: es un escarbador intenso, además de un acaparador de semillas. Individualmente, utiliza y probablemente construye varios sistemas complejos de cueva en sus territorios caseros; esconde semillas en cámaras especiales dentro de sus cuevas y también en fosas de poca profundidad en varios lugares de su territorio. Aunque, primordialmente, es un depredador de semillas, invariablemente, olvida el escondite de algunas, y así cumple la función de dispersor.

Dos aspectos de la fisiología de *L. salvini* han sido examinados: su habilidad para soportar privaciones de alimento y agua así como es la de entrar en sopor (un aspecto que se encuentra en muchos heterómidos de climas templados) (Fleming 1977). Cuando se le reduce la ración alimenticia hasta 1,7 g de semillas peladas de girasol por día (0,9% del promedio del peso del adulto), pierde peso a una tasa diaria de 2,6%, pero puede soportar, fácilmente, el 20% de reducción de peso sin debilitarse seriamente. Un individuo no puede valerse del sopor para conservar energía cuando se encuentra en un régimen alimenticio restringido. Cuando se le priva de agua puede perder cerca de 3,4% de su peso por día y puede sobrevivir por lo menos una semana sin el libre acceso. La tasa de pérdida de peso bajo este régimen es mayor que lo de los heterómidos del desierto, aunque menos que aquella de los roedores cricetinos del desierto.

L. salvini es un animal "industrial clave" en el bosque seco tropical en donde por lo general, es el mamífero pequeño terrestre más común. Sirve de presa de varios mamíferos carnívoros, así como de aves, serpientes,

y a su vez depreda las semillas de varias plantas tropicales, así como las larvas y adultos de varios insectos. Sus adaptaciones demográficas, de comportamiento, fisiológicas ofrecen contrastes interesantes con su contraparte del bosque húmedo, *Heteromys desmarestianus*, y con parientes nortefios de los desiertos. En un estudio horizontal de la depredación de semillas por *L. Salvini* en el Parque Nacional Santa Rosa (W. Hallwachs y D. Janzen, comm. pers.) se encontró densidades bastante más altas de *L. salvini* en los bosques del parque, en 1979, que las que había calculado Fleming en La Pacífica. A estas densidades, este ratón, especialista en semillas, puede tener una influencia mayor la sobrevivencia de muchas especies de semillas en el bosque. El caso mejor estudiado a la fecha es el de las semillas de *Enterolobium cyclocarpum* (guanacaste: Leguminosae), y esta interacción es, probablemente, representativa de las interacciones entre *Liomys* y muchas otras especies de semillas de *Enterolobium* que caen artificial o naturalmente. Los estudios de alimentación en el laboratorio muestran que *Liomys* puede vivir durante varios meses y ganar peso con una dieta exclusiva de semillas germinadas de *Enterolobium*, aunque estas contienen una proteasa inhibidora y dos aminoácidos poco comunes que son mortalmente tóxicos, a menos que se les hierva, para *Sigmodon hispidus*, el otro roedor común del parque. No es tan saludable una dieta pura de las semillas sin germinar, secas y muy duras, acompañadas de agua potable, ya que entre nueve individuos de *Liomys* sometidos a esta dieta, dos murieron durante los primeros 4 días. Los sobrevivientes perdieron peso al principio de estar sometidos a esta dieta y no habían repuesto su peso aún después de treinta días. Sin embargo, el ratón tiene algún control de comportamiento sobre la calidad de su dieta. Este ratón, cuando se le somete a una dieta de semillas duras abre un surco en la testa con sus

incisivos y de este modo escarifica una cantidad mayor de semillas de las que se come. Estas semillas se suavizan y germinan rápidamente en el suelo húmedo de sus madrigueras, durante la estación lluviosa, para convertirse en un alimento de mejor calidad. La sobrevivencia de las semillas de *Enterolobium* después de escondidas en el fondo de las cámaras de almacenamiento en sus cuevas naturales, depende, en gran parte, del comportamiento de este ratón.

Eisenberg, J. F. 1963. The behavior of heteromyid rodents. *Univ. California Publ. Zool.* 69:1-100.

Fleming, T. H. 1974a. The population ecology of two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Ecology* 55:493-510.

———. 1974b. Social organization in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *J. Mamm.* 55:543-61.

———. 1977. Response of two species of tropical heteromyid rodents to reduced food and water availability. *J. Mamm.* 58:102-6.

Fleming, T. H., and Brown, G. J. 1975 An experimental analysis of seed hoarding and burrowing behavior in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *J. Mamm.* 56:301-15.

***Myotis nigricans* (Murciélago Pardo, Black Myotis)**

D. E. Wilson

En el género *Myotis* (familia *Vespertilionidae*) hay cerca de ochenta especies, seis de las cuales son conocidas para Costa Rica. La apariencia general de *M. nigricans* es muy semejante a la de las demás especies del género del Nuevo Mundo. La longitud de la cabeza y el cuerpo es 40-50 mm; cola, 35-45; y antebrazo, 30-40; peso 3,5 g. El color varía desde pardo hueso a canela dorsalmente, y pardo pálido a oscuro ventralmente. El pelaje del lomo generalmente 4-5 mm de largo, es algo sedoso y no lanudo.

Por lo general, su distribución abarca toda la región neotropical desde el borde septentrional de la meseta mexicana hasta justo por debajo del Trópico de Capricornio. El ámbito altitudinal conocido es desde el nivel del mar hasta 3,150 m. Esta especie se encuentra en casi todas las asociaciones de bosques tropicales y subtropicales, así como en las áreas de sabana y matorrales. No existen registros de fósiles.

Estos murciélagos descansan preferentemente en los desvanes de edificios y en árboles huecos. Los estudios de termorregulación muestran que la temperatura del cuerpo varía directamente según las temperaturas ambientales desde 2,8 a 28,3 °C, y la temperatura del cuerpo es 0,9 a 5,3 superior a las temperaturas ambientales. Los murciélagos muestran sopor cuando se enfrían y se recuperan al calentarse el ambiente. Las hembras preñadas no muestran homeotermia (Studier y Wilson 1971).

El ciclo reproductivo de *Myotis nigricans* es especial (Wilson y Findley 1970; Myers 1977). En Panamá, bajo un régimen estacional comparable con aquel de muchas partes de Costa Rica, la fertilización y la implantación ocurre a finales de diciembre y principios de enero. El período de gestación es de aproximadamente de 60 días y la mayoría de los nacimientos ocurren en febrero, seguido de un estroposparto y la repetición del ciclo, lo que resulta en otro pico de nacimientos en abril-mayo y agosto. Al tercer pico, sigue un período de actividad reproductiva reducida hasta finales de diciembre, cuando empieza otro ciclo anual. Este ciclo parece estar relacionado con la disponibilidad estacional de alimento (insectos) de modo que las crías no se destetan durante la estación seca (enero-marzo) cuando los insectos son relativamente escasos. El resultado del primer pico de nacimiento es que la mayoría de las crías se destetan en abril, que coincide con el inicio de la estación lluviosa y con el consiguiente aumento en la población de insectos. La copulación termina en setiembre y se inicia de nuevo en diciembre.

Los machos tienen un ciclo espermatogénico similar al de las hembras, anteriormente descrito. La espermatogénesis se reduce o se interrumpe durante setiembre, octubre y noviembre, y no hay almacenamiento de esperma. Sin embargo, los individuos de *M. nigricans* son más parecidos en sus condiciones reproductivas a los murciélagos de las zonas templadas, durante ciertas épocas del año (Wilson y Findley 1971).

Las crías permanecen con la madre durante los primeros 2 ó 3 días, y luego se quedan rezagadas en grupos grandes cuando las madres salen a alimentarse durante la noche. Al regresar, las madres encuentran sus propias crías, ya sea por el olfato, o por el sonido. Las tasas de mortalidad en los juveniles son altas debido a la depredación, las enfermedades, y al parasitismo. Los juveniles alcanzan el peso del adulto en la segunda semana después del nacimiento y comienzan a volar a la tercera semana, aunque no son expertos sino hasta después de la cuarta o quinta semana; adquieren las proporciones y las medidas de los adultos cerca de la quinta o sexta semana. La muda al pelaje adulto, y la fusión de las epífitas de los huesos alargos a las diáfisis ocurre entre la octava y la decimotercera semana, haciendo difícil distinguir la dispersión poco después (Wilson 1971). Los machos llegan a la actividad reproductiva a la decimoquinta o decimoséptima semana y las hembras quizá algo después. Se sabe que seguir la naturaleza que algunos individuos de *M. nigricans* viven por lo menos siete años (Wilson y Tyson 1970).

En una colonia de mil individuos que vivían en un desván en la Isla de Barro Colorado, la población de hembras adultas fue doce veces mayor que la de los machos, probablemente, debido a la dispersión diferencial. La gran cantidad de descansaderos dispersos de machos subadultos sugiere una especie de territorialidad en que estos descansaderos son formados por los machos, que a su vez atraen a las hembras.

Entre sus depredadores hay gran cantidad de mamíferos (zarigüeyas, gatos, otros murciélagos) serpien-

tes, y artrópodos (cucarachas, arañas). Los estudios de retorno al hogar (Homing studies) (Wilson y Findley 1972) demostraron que algunos individuos de *M. nigricans* son capaces de regresar a su hogar desde 50 km en 2 días. Estos resultados sugieren que están familiarizados con un área de cerca de 13 km de radio.

Myotis nigricans es un insectívoro aéreo y se ha encontrado en sus muestras fecales escamas de lepidópteros. Alberto Cadena encontró restos de plantas en el estómago de un espécimen de Costa Rica (comm. pers.), aunque no ha habido más informes de restos alimenticios que no fueran de insectos.

Por lo general, esos murciélagos comienzan su actividad a la puesta del sol y todos los individuos que pueden volar abandonan su percha a la hora siguiente, excepto durante las lluvias fuertes. Vuelven a sus perchas aproximadamente una hora antes del amanecer, algunos de ellos a la misma área general, aunque no al mismo lugar exacto. Permanecen en letargo hasta media mañana, cuando comienza a calentarse el ambiente. En Panamá respondieron a las temperaturas elevadas en su descansadero trasladándose hacia abajo por las paredes hasta el suelo y dispersándose de sus aglomeraciones en grupos pequeños o solitariamente. No pueden soportar temperaturas superiores a 42°C por más de dos horas. *Miotis nigricans* tiende a descansar en grandes aglomeraciones compuestas por hembras y juveniles, de las que se separan los machos y los solitarios. La presencia de unos pocos machos en estas aglomeraciones indica que hay una jerarquía social de alguna clase, tal como la formación de harenes.

LaVal, R. K. 1973. A revision of the Neotropical bats of the genus *Myotis*. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County Sci. Bull.* 15:1-54.

Mares, M. A., and Wilson, D. E. 1971. Bat reproduction during the Costa Rican dry season. *BioScience* 21: 471-77.

Myers, P. 1977. Patterns of reproduction of four species of vespertilionid bats in Paraguay. *Univ. California Publ. Zool.* 107:1-41.

Studier, E. H., and Wilson, D. E. 1971. Thermoregulation in some Neotropical bats. *Comp. Biochem. Physiol.* 34:251-62.

Wilson, D. E. 1971. Ecology of *Myotis nigricans* (Mammalia: Chiroptera) on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. *J. Zool.* 163:1-13.

Wilson, D. E., and Findley, J. S. 1970. Reproductive cycle of a Neotropical insectivorous bat, *Myotis nigricans*. *Nature* 225:1155.

———. 1971. Spermatogenesis in some Neotropical species of *Myotis*. *J. Mamm.* 52:420-26.

———. 1972. Randomness in bat homing. *Am. Nat.* 106:418-24.

Wilson, D. E., and LaVal, R. K. 1974. *Myotis nigricans*. *Mamm. Species* no. 39:1-3.

Wilson, D. E., and Tyson, E. L. 1970. Longevity records for *Artibeus jamaicensis* and *Myotis nigricans*. *J. Mamm.* 51:203.

Nasua narica (Pizote, Coatí)

J. H. Kaufmann

El pizote, el miembro más diurno y social de la familia Procyonidae (fig. 9.19) es de comportamiento flexible y oportunista y habita un amplio ámbito geográfico y ecológico (Kaufmann 1962). *Nasua narica* se encuentra desde el sureste de Arizona y el suroeste de Nuevo México (Kaufmann, Lanning, y Poole 1976) hacia el sur hasta Panamá. *Nasua nasua* ocupa la América del Sur desde Colombia hasta Argentina, y *Nasua* (o *Nasuella*) *olivacea*, que es más pequeño, es un habitante poco común de los altos Andes en Venezuela, Colombia y Ecuador. Dentro de su ámbito, el pizote se encuentra en todos los hábitats boscosos desde los bosques de roble y pino en climas templados hasta 3.000 m y en los bosques tropicales pluviales, y a menudo su ámbito incluye los desiertos y las sabanas.

Los rasgos sobresalientes del pizote son una cola delgada, levemente anillada, tan larga como su cuerpo, que a menudo lleva erguida, y un hocico flexible que se extiende más allá de su mandíbula inferior. Los machos adultos pesan cerca de 6 kg y tienen una longitud total de 1.100 a 1.200 mm y su cola es de 500 a 600 mm; las hembras pesan aproximadamente 10% menos. El color del pelaje es pardo oscuro a rojizo y hasta amarillo y tienen pelos guías, cuyos extremos son claros, sobre los hombros y el extremo del hocico, además de anillos interrumpidos alrededor de los ojos. El color es independiente del sexo o de la edad y puede cambiar en el mismo individuo en cada muda. Tiene fuertes garras en los dedos de sus patas plantígradas y se encuentra a gusto tanto en el suelo como en la cumbre de grandes árboles. Para trepar, usa preferentemente las garras traseras, más fuertes y recurvadas que las de sus patas delanteras. El pizote, al igual que las ardillas desciende de los árboles de cabeza, cruza de un árbol a otro por ramas delgadas a más de 30 m sobre el suelo, y a veces camina boca arriba suspendido de bejucos. Su cola no es prensil, aunque le sirve muy bien como pértiga de equilibrio.

Los pizotes son verdaderos omnívoros, y consumen una gran variedad de cualquier fruto o animal que sea abundante estacionalmente en su localidad. En los



Fig. 9.19 *Nasua narica*: Adulto. Panamá (foto J. H. Kaufmann).

bosques secos tropicales se alimentan principalmente de invertebrados del mantillo durante la mayor parte del año, pero cambian principalmente a frutas cuando ciertos árboles como (*Dipteryx*), *Ficus* y *Spondias* producen cosechas grandes. También atrapan algunos vertebrados, principalmente lagartijas y ratones. Smythe (1970) sugiere que los machos más grandes se especializan más hacia presas de vertebrados. La mayoría de sus presas de invertebrados—insectos, arañas, milpiés, caracoles— son atrapadas en la vegetación baja, y las encuentran hurgando con su nariz en el mantillo o en hoyos poco profundos que escarban con sus patas delanteras. Usan sus garras fuertes delanteras para abrir los troncos podridos y para escarbar en busca de lagartijas y tarántulas en sus madrigueras, hasta una profundidad de 1 m; localizan la mayoría de sus alimentos por medio de un sentido olfatorio muy especializado.

Esencialmente diurnos, los pizotes en sus hábitats tropicales primarios se retiran durante la noche a un árbol específico y descienden de nuevo al amanecer para comenzar su búsqueda diaria del alimento. En Arizona, ocupan salientes y nichos rocosos. En las áreas americanas tropicales en donde se les caza para alimento humano los pizotes se han hecho más nocturnos.

La confusión sobre la organización social del pizote se refleja en los nombres que les asignaron tanto los aborígenes como los científicos. El nombre "Coati" se deriva del dialecto Tupí de América del Sur y se refiere, en general, a la especie. "Coati-mundi" se refiere, específicamente, a los pizotes solitarios, aunque se le ha usado equivocadamente en inglés para referirse a todos los pizotes. Originalmente, se asignó en Sur América, a especies separadas a los pizotes solitarios y a los sociales (*N. solitaria* y *N. sociabilis*, respectivamente) y muchos de los nombres comunes aún usados en América Tropical perpetúan esta confusión.

En la actualidad, sabemos que los machos adultos son solitarios, mientras que las hembras y los machos menores de dos años viven en grupos. Estos grupos de organización poco compacta, que cuentan, aproximadamente, de cuatro a treinta individuos, se basan en la unidad familiar de una hembra y sus hijos de los dos años anteriores. Un grupo típico incluye varias de estas unidades, más quizá una o dos hembras estériles. Aparentemente, no hay un orden de dominación, excepto que los juveniles, debido a la protección activa de sus madres, a menudo, dominan a los adultos y subadultos en los combates breves. El acicalamiento mutuo entre los miembros del grupo es común, aunque la regla es una competencia activa por el alimento. Las observaciones aisladas con respecto al compartir el alimento y la madriguera y el aparente liderazgo (Russell 1979), y el posible altruismo durante el ataque por un depredador (Janzen 1970) han sido verificados en el campo.

Smith (1977) describió un caso en que una hembra cautiva, que el mes anterior se había comido su propia cría, y que estaba ayudando a cuidar a la camada de otra hembra. Russell (1979) también describió otros casos de hembras protegiendo y amamantando crías ajenas. Se cree que la mayoría de las hembras en un grupo pueden estar

emparentadas, convirtiendo así los pizotes en una especie excelente para estudiar las posibles selecciones de parentesco. Esto requeriría de un estudio longitudinal de individuos marcados durante muchos años para conocer todas las relaciones genéticas de un grupo. Russell (1979) también cree que la reciprocidad puede haber sido importante en la evolución social del pizote; este autor observó cuidados cooperativos de juveniles por hembras que, aparentemente, no tenían parentesco íntimo.

Los machos abandonan el grupo voluntariamente cuando alcanzan la madurez sexual. Hay, generalmente, hostilidad mutua en los combates entre machos solitarios, aunque los combates reales son raros, excepto durante el período de apareamiento. Los miembros del grupo, generalmente, ahuyentan los machos adultos cuando se los encuentran, pero los encuentros entre grupos son más amigables.

Los pizotes tienen una única estación anual de apareamiento. En la Isla Barro Colorado de Panamá, el período de apareamiento dura cerca de un mes, a principios de la estación seca (enero o febrero). Durante este tiempo en cada grupo hay un macho adulto permanente durante el período total de apareamiento, y está completamente subordinado a las hembras. Este macho acicala a las hembras y duerme con ellas en un mismo árbol en la mayoría de las noches; la copulación se lleva a cabo en los árboles, especialmente, durante la noche. Otros machos solitarios, en su mayoría menores, sin grupos propios, a menudo, se acercan a los grupos de hembras en celo pero generalmente estas los rechazan y los demás machos los atacan y los alejan.

El período de gestación es de 10 a 11 semanas; en Panamá las crías nacen en abril o mayo. En Arizona, la copulación ocurre en abril y las crías nacen en junio. Cerca de una semana antes del parto las hembras preñadas se alejan del grupo y construyen nidos en los árboles, donde nacen las crías, allí permanecen cerca de 5 semanas. Durante este tiempo las madres dividen su tiempo entre sus crías y la búsqueda de alimento. Las hembras sin cría, aparentemente, permanecen más o menos juntas, aunque los machos que van llegando a la madurez se hacen más independientes conforme se acerca el tiempo de alejarse del grupo. Cuando las crías nuevas pueden correr y trepar lo suficientemente bien para no retrasarse de los demás, se les conduce a tierra y se reúnen los grupos.

Los pizotes no defienden su territorio, que se traslapa con otros y que consta de 30 a 35 ha en los bosques tropicales, aunque pueden ser de hasta 200-300 ha en los cañones áridos del suroeste de los Estados Unidos. Dentro de cada territorio hay un área central que es usada constantemente durante el año; las áreas periféricas son visitadas sólo esporádicamente, excepto cuando están disponibles ciertos frutos muy gustados. Estas áreas centrales no se traslapan y de este modo se les califica como "territorios" según la definición de Pitelka de un área de más o menos uso exclusivo. Los machos adultos deambulan, a menudo, sobre áreas mayores que las que ocupan los grupos, pero generalmente, son más propensos a situarse cerca de alguna fuente de alimentos adecuados.

Los depredadores de los pizotes adultos, aparentemente, son pocos, además del hombre, aunque los potenciales, sobre todo de los juveniles, incluyen a boas (ver fig. pág. 351), aves de rapiña, gatos y tolomucos. Son de mayor importancia en el control de las poblaciones las enfermedades como el moquillo canino y la rabia. Se ha visto combates entre poblaciones en Panamá y Arizona. El acicalamiento ayuda a controlar tanto los parásitos externos como garrapatas, aunque a menudo los pizotes albergan larvas de moscas entre o debajo de la piel. Los pizotes pueden competir por el alimento con aves como loras y palomas y con mamíferos como armadillos, ardillas, saínos y monos.

- Janzen, D. H. 1970. Altruism by coatis in the face of predation by *Boa constrictor*. *J. Mamm.* 51:387-89.
- Kaufmann, J. H. 1962. Ecology and social behavior of the coati, *Nasua narica*, on Barro Colorado Island, Panama. *Univ. California Publ. Zool.* 60:95-222.
- Kaufmann, J. H.; Lanning, D. V.; and Poole, S. E. 1976. Current status and distribution of the coati in the United States. *J. Mamm.* 57:621-37.
- Smith, H. J. 1977. Social behavior of the coati (*Nasua narica*) in captivity. Ph.D. diss., University of Arizona.
- Smythe, N. 1970. The adaptive value of the social organization of the coati (*Nasua narica*). *J. Mamm.* 51:818-20.

***Noctilio leporinus* (Murciélago Pescador, Fishing Bulldog Bat)**

C. Brandon

El murciélago pescador *Noctilio leporinus* (fig. 9.20), se encuentra en las bajuras continentales de Centro y Sur América y en las Antillas Mayores y Menores. El ámbito en el continente es desde cerca de 27° N a 30° S, en áreas en donde tiene libre acceso a cuerpos abiertos de agua dulce o salada en donde puede pescar. Este murciélago a menudo anida en árboles huecos o en edificios.

Noctilio es un murciélago relativamente grande, de cerca de 60 a 90 gm. de peso y de una envergadura de hasta 60 cm. Sus patas grandes traseras, que usa para atrapar peces, constituyen una de sus características más sobresalientes. La cara de este murciélago es semejante a la de un perro de traba, con orejas angostas puntiagudas y ojos muy pequeños. La superficie dorsal del cuerpo varía desde castaño oscuro a anaranjado claro con una raya blancuzca en el centro. Esta variación se debe, aparentemente, a factores ambientales tales como al desgaste y el decoloramiento por amoníaco en sus perchas. La superficie ventral, generalmente, es blanco grisácea más clara. Las alas puntiagudas y largas de *Noctilio* tienen una razón de aspecto grande (cerca de 8). Este tipo de ala se ve, generalmente, en murciélagos que tienen muchas adaptaciones

internas para un vuelo fuerte y eficiente (tal como en los molósididos). *Noctilio* carece completamente de estas adaptaciones internas y probablemente desarrolló sus alas largas debido al ambiente libre de obstáculos en que forrajea.

La dieta de *Noctilio* consiste, principalmente, de pescados pero también consume insectos y crustáceos que caza en la superficie del agua o que atrapa en el aire. Este murciélago pesca sobre aguas, relativamente, calmas (estanques, ríos de poca corriente, pozas, y bahías). Al volar cerca de la superficie en lances rectos con sus patas a menudo tocando el agua. En algunas de estas ocasiones atrapa peces pequeños con sus grandes patas. Muchos de estos detalles han sido observados en trabajos experimentales y por medio de fotografías de alta velocidad (fig. 9.20). Los murciélagos pueden descubrir objetos muy pequeños sobre la superficie del agua o pequeños surgimientos u ondas, que se supone son causados por algún pez muy pequeño. El murciélago percibe la presencia de su presa únicamente por medio de su sistema agudo de sonar. Cuando advierte algunas de estas indicaciones, el murciélago gira una o dos de sus patas y las sumerge en el agua, interceptando el paso de su presa en una distancia de 10 a 20 cm (a menudo puede ser de 1 m). Cada pata hace un barrido de 3 a 4 cm de ancho, y si el blanco que detectó con el sonar es un pez, a menudo lo atrapa con sus grandes garras. El murciélago luego transfiere el pescado a su boca y generalmente encuentra un lugar cercano a donde colgarse invertido antes de proceder a comérselo (un pescado llevado en el hocico interrumpe el paso normal de la emisión de sonar, haciendo difícil la ecolocalización). A menudo, mastica el pez y lo almacena en sus sacos mejillales durante el vuelo, de modo que no interrumpe la pesca.

Es fácil mantener a *Noctilio* en cautiverio, en comparación con otros murciélagos. En un día o dos aprende espontáneamente a comer pescado o lombrices en un plato dentro de la jaula, también es fácil amansarlo y en pocos días se lo puede tener en la mano sin que trate de escapar. Sin embargo, mientras uno no esté familiarizado con el manejo de los murciélagos, se debe usar guantes debido a sus grandes dientes caninos y a sus fuertes mandíbulas. Estos murciélagos también son fáciles de entrenar para trabajos experimentales; aprenden rápidamente varias tareas, y se les ha mantenido en cautiverio durante varios años. *Noctilio leporinus* pertenece a la familia Noctilionidae, en la que también hay otra especie, *Noctilio albiventris*, que es más pequeño, de 30 a 40 g y una envergadura de cerca 40-45 cm. La pata es proporcionalmente más pequeña que aquella de *Leporinus* y *N. albiventris* se alimenta principalmente de insectos que caza al vuelo o en la superficie del agua; atrapa insectos en el agua de manera similar a *N. leporinus*. *N. albiventris*, probablemente, pesca en ocasiones, y lo ha hecho en el laboratorio. Aunque las relaciones filogenéticas de la familia Noctilionidae han estado en disputa, estudios cariotípicos recientes indican que estos murciélagos están más íntimamente emparentados con Mormoopidae dentro Phyllostomatoidea.



Fig. 920 *Noctilio leporinus*: Inmediatamente después de atrapar una presa (un saltamontes) en la superficie del agua en el laboratorio (foto C. Brandon y S. Altenbach).

- Bloedel, P. 1955. Hunting methods of fish-eating bats, particularly *Noctilio leporinus*. *J. Mamm.* 36:390-99.
- Davis, W. 1973. Geographic variation in the fishing bat, *Noctilio leporinus*. *J. Mamm.* 54:862-74.
- Patton, J., and Baker, R. 1978. Chromosomal homology and the evolution of phyllostomatoid bats. *System. Zool.* 27:449-62.
- Suthers, R. 1965. Acoustic orientation by fish-catching bats. *J. Exp. Zool.* 158:319-42.
- Suthers, R., and Fattu, J. 1973. Fishing behaviour and acoustic orientation by the bat (*Noctilio labialis*). *Anim. Behav.* 21:61-66.

***Odocoileus virginianus* (Venado, Venado Cola Blanca, White-tailed Deer)**

D. H. Janzen

Cuando no se le caza, el venado cola blanca (*Cervidae*) (fig. 9.21) es muy común y conspicuo en las orillas

de los bosques en la Provincia de Guanacaste. En los años de 1940, cuando había gran demanda por cueros de venado cola blanca, la cosecha anual en Guanacaste fue de 10.000 a 40.000 anuales, y la carne de venado era la más barata que la de res y fue la dieta común de los perros de los cazadores (Frankin Chaves, com. pers.). Las continuas presiones de caza, junto con la casi total eliminación de los bosques en Guanacaste hizo que el venado cola blanca casi desapareciera a finales de la década de 1960; en la actualidad es una especie protegida. La reposición de la población es muy lenta, excepto en el Parque Nacional Santa Rosa, a donde sin duda hay varios cientos de animales y en un paseo diurno a pie por los senderos es muy probable ver de cinco a quince venados, y hay lugares donde se puede encontrar un venado con toda seguridad.

Los venados cola blanca de Guanacaste son de la misma especie que los de los Estados Unidos y Canadá, y la población es continua hacia el norte, desde los bosques caducifolios de bajura (o sus relictos) en las mesetas costeras del Pacífico de Costa Rica. Aparentemente el



Fig. 9.21 *Odocoileus virginianus*: Hembra adulta. provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

venado cola blanca no se encuentra en los bosques pluviales de las bajuras del Pacífico Sur de Costa Rica y el norte de Panamá, pero sospecho que con la continua tala de los bosques, pronto habrá un corredor de potreros y orillas desde Quepos (Provincia de Puntarenas) hasta la región de Boquete-David ocupado por los cola blanca, y de este modo estarían conectadas las poblaciones de Guanacaste con las de la costa del Pacífico de Panamá. Hay algunas dudas sobre los reportes del venado cola blanca de las bajuras del Atlántico en Costa Rica, aunque no estoy seguro si los observadores sabían diferenciar el venado cola blanca del más pequeño venado alazán (*Mazama americana*). El venado cola blanca se encuentra por lo menos hasta elevaciones de 200 m en la vertiente del Pacífico de Costa Rica (Monte Verde) y sin duda se sumará al hábitat del bosque alterado desde esta elevación hasta la vertiente Atlántica conforme se destruyan los bosques. *O. virginianus* se encuentra hasta muy adentro del norte de América del Sur, y puede ser común en las mezclas de potrero y bosque (v.g., Eisengerg, O'Connell, y August 1979).

Me parece que los venados cola blanca de Costa Rica pesan cerca de la mitad o las dos terceras partes de los de Minnesota y Michigan. Un macho fuerte, de tres puntas en la cachera, pesó cerca de 30 kg. Los machos tienen cacheras pequeñas; y aun los de cuatro puntas pesan cerca de una cuarta parte de sus semejantes de Minnesota. Sospecho que la explicación de este menor peso se debe a su dieta pobre en calcio. Los cuernos de los machos están en forma de terciopelo desde diciembre hasta fin de abril o aun mayo en las bajuras de Guanacaste. En Santa Rosa se encuentran arbustos pequeños sin corteza desde febrero a junio porque los machos se pulen las cacheras y practican sus combates con ellos. La época de brama en Santa Rosa

parece ser entre julio y noviembre. Las cacheras mudadas se pudren en cuestión de meses, con la ayuda generosa de pequeños roedores. He visto hembras moteadas en febrero y mayo-julio, aunque ya en este último mes han adquirido por lo menos la mitad del tamaño de los adultos. Una hembra en Santa Rosa era seguida por dos cervatos.

En Santa Rosa, los venados cola blanca ramonean las ramas y hojas de dicotiledóneas y cosechan frutos caídos, al igual que en los Estados Unidos. Durante la primera mitad de la estación lluviosa forrajean (entre otros lugares) a las orillas de los bosques en los potreros, ramoneando mamones y ramas bajas. Los alimentos preferidos son las láminas foliares grandes de *Chlosperrum vitifolium* (consicuamente rechazan los pecíolos de las hojas) y las hojas grandes compuestas de *Spondias nombin*, *S. radlkoferi*, y *S. purpurea*. En la Finca La Pacífica, los venados cautivos aceptan algunas hojas de una amplia variedad de especies nativas (siendo *Malvaviscus arboreus* muy apetecida), pero definitivamente rechazan las de muchas especies. En el encierro grande de los venados, es notorio que, a pesar del hambre que tienen, rechazan las hojas de los arbustos de *Stemmadenia* y *Rauwolfia* (Apocynaceae) que ahí se encuentran. Las heces de los venados cola blanca de Santa Rosa consisten de material molido muy fino, al contrario de aquellas de las dantas y saínos, y se pueden distinguir fácilmente de aquellas de los demás mamíferos de Guanacaste en que son aglomeraciones de veinte a cincuenta esferas duras y regulares de 1,5 a 2 cm de diámetro esparcidas en unos cuantos centímetros cuadrados.

Los venados cola blanca de Santa Rosa comen bellotas de roble (*Quercus oleoides*), semillas de panamá (*Sterculia apetala*), frutos de guácimo (*Guazuma ulmifolia*), higos (*Ficus* spp.), y frutos de nance (*Byrsonima crassifolia*). Sospecho que también comen muchas otras frutas. Sin embargo, las heces de los venados nunca contienen semillas (excepto a veces de *Ficus* spp.), y posiblemente son molidas (v.g., las primeras tres especies) o que las rechazan cuando están rumiando (v.g., *B. crassifolia*).

Los únicos estudios sobre la dieta de los venados cola blanca "tropicales" son aquellos de la reserva de La Michilía, en Durango, México, en donde la vegetación es esencialmente igual a la del bosque mixto de robles y coníferas de montano del suroeste de Estados Unidos, en donde venados comen la misma clase de alimentos (Gallina, Maury, y Serrano 1978). Sin embargo, la información con respecto a Guanacaste dice que ahí consumían con más frecuencia el follaje de *Phoradendron*, *Pithecellobium* y *Quercus*. Esto puede ayudar a explicar el porqué, por ejemplo, los dos arbustos muy comunes de *Phoradendron* en Santa Rosa (parásitos de Loranthaceae) se encuentran únicamente en alturas superiores a 2 m sobre las plantas hospederas, aunque aparentemente hay muchas ramas susceptibles más abajo.

En Santa Rosa, los venados cola blanca usan la bandera blanca de su cola al igual que lo hacen en los Estados Unidos. Tengo la impresión de que si al acercarse uno, el venado cree que no se le ha visto, se retira con la

cola hacia abajo; si cree que ha sido visto, se aleja a saltos con la cola erguida a modo de bandera blanca. Si no se le persigue, detiene su carrera después de unos cuantos metros y se aleja caminando, a menudo, ramoneando de camino. En Santa Rosa se observó a un puma (*Felis concolor*) persiguiendo a una venada cola blanca recientemente liberada, desde el centro de un potrero y probablemente la mató justo a la orilla, cerca de 80 m de distancia) (1700, Diciembre 1979).

Eisenberg, J. F.; O'Connell, M. A.; and August, P. V. 1979. Density, productivity, and distribution of mammals in two Venezuelan habitats. In *Vertebrate ecology in the northern Neotropics*, ed. J. F. Eisenberg, pp. 187-207. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

Gallina, S.; Maury, E.; and Serrano, V. 1978. Hábitos alimenticios del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus* Rafinesque) en la reserva La Michilía, estado de Durango. In *Reservas de la biosfera en el Estado de Durango*, ed. G. Halffter, pp. 57-108. Publication 4. Mexico, D. F.: Instituto de Ecología, A. C.

***Oryzomys caliginosus* (Ratón Pardo, Ratón Arrocerero Pardo, Costa Rican Dusky Rice Rat)** A. L. Gardner

Oryzomys caliginosus es una rata arrocerera de tamaño mediano, de color oscuro, con la cola más corta que la longitud total del cuerpo y la cabeza; es un roedor común del centro y del sur de la provincia Mesoamericana. El ámbito de esta especie se extiende desde las bajuras de la Mosquitia de Honduras hacia el sur a través de las bajuras del Pacífico de Ecuador. Generalmente común en hábitats forestales alterados en altitudes inferiores a 1.000 m en la vertiente del Caribe y las bajuras adyacentes de Costa Rica, *O. caliginosus* también se encuentra en hábitats similares en las bajuras del Pacífico Sur de la región de Guanacaste.

El pelaje, predominantemente negro, contiene una mezcla de pelos rojo amarillentos que le dan un tono rojizo al patrón oscuro. El dorso y el vientre son esencialmente del mismo color, excepto que en las partes inferiores en algunos especímenes aparecen más rojas o más amarillas.



Fig. 9.22 *Oryzomys caliginosus*: Ejemplar adulto. La Llorona, Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

La piel de las orejas, las patas y la casi pelada cola es negruzca. La epidermis escamada de la superficie superior de las patas (especialmente las traseras) se ve a través del pelo. La cola (43% de su longitud total) es la más corta entre todas las especies de *Oryzomys* de Costa Rica. El póllex tiene una uña (al igual que en los demás orizómidos); las cerdas digitales de las patas traseras son poco desarrolladas y no se extienden más allá de los extremos de sus garras.

Los machos y las hembras son aproximadamente del mismo tamaño. Las medidas externas promedio (mm) de siete machos y de nueve hembras adultos de Costa Rica son: longitud total, 218 (195-237); cola, 93,5 (79-105); pata trasera 27 (25-28); oreja 16,4 (15-18). El peso promedio (g) de cinco machos adultos fue 44 (42-68,5; el de seis hembras adultas, 55,5 (46-72). La hembra adulta más liviana (46 g) no estaba lactando ni preñada; las demás hembras mostraron pruebas de actividad reproductiva.

Poco se sabe acerca de la reproducción de *O. caliginosus*. (Flemming 1970) reportó hembras preñadas o lactando en mayo, julio, agosto, y noviembre en un bosque de bajura en el Atlántico de Panamá. El encontrar hembras no reproductivas en enero, marzo, y abril le hizo suponer que las hembras de *O. caliginosus* pueden parir durante la estación húmeda y no en la seca. Sin embargo, según mis notas de campo y los informes de las colillas de las muestras de los animales del este de Costa Rica y de Panamá indican que hay hembras preñadas o lactando en febrero, marzo, y agosto, y se registró hembras adultas no reproductivas en enero, marzo, y abril.

La aseveración algo general de Goodwin (1946) sobre la reproducción de todos los *Oryzomys* (p. 399) de que "se producen de tres a siete crías, siendo cuatro o cinco el número más común. No hay una estación de cría definida" fue repetida por Asdell (1964), como específico para *O. caliginosus*. Sin embargo, el recuento promedio de embriones en once hembras de *O. caliginosus* preñadas de las bajuras del Caribe de Costa Rica y Panamá fue de 3,5 (media = 4; ámbito, 1-6). Una de estas hembras de Costa Rica cuando se le capturó estaba preñada y lactando a la vez, lo que indica que hay un estro postparto. Se desconoce la longitud del período de gestación. Cada uno de los testículos de un macho capturado, en agosto, medía 7 por 12 mm. Los epidídimos estaban agrandados, lo que indica actividad reproductiva.

Se desconoce la dieta de *O. caliginosus* en el campo; los pocos estómagos que examiné contenían material vegetal blanco, finamente masticado y mezclado con algunos insectos.

En un estudio longitudinal sobre *O. caliginosus* del Parque Nacional Corcovado (W. Hallwachs, com. pers.) se encontró que en el laboratorio dos especímenes adultos fueron los consumidores más ávidos y completos de insectos entre las cuatro especies que fueron comparadas (*O. caliginosus*, *O. palustris*, *Sigmodon hispidus*, *Liomys salvini*). Un individuo de *O. caliginosus* consumió 105 brúquidos (*Caryedes brasiliensis*) en un período de tres horas. Esto constituye el 11% del peso del animal, que fue

de 47 g. El mismo animal consumió la mayor parte de una cicada de 4 g y un abejón estercolero de 2 g (*Dichotomius colonicus*) de una sola vez. Consumen insectos ávidamente a cualquier hora del día o de la noche. *O. caliginosus* comió poco o rechazó semillas y frutos de las que se sospecha de contener compuestos secundarios tóxicos (especialmente semillas de leguminosas) y comió ávidamente frutas y semillas que son comestibles para el hombre (v.g., pulpa y semillas de *Ficus* spp., *Terminalia catappa*, *Passiflora foetida*, y la pulpa del fruto de *Hymenaea courbaril*). Aunque estos especímenes eran adultos, sanos y fuertes, no mostraron inclinación para roer las nueces duras o extraer las semillas de *Terminalia catappa* de las nueces quebradas. Por otro lado, perseguían y capturaban rápidamente aun las mariposas y las palomillas más ágiles que se liberaran en su jaula.

Los resultados sobre los animales atrapados vivos en Cariari, Costa Rica (ca. 100 m) durante 1966-67 indican que *O. caliginosus* ocupa una gran cantidad de hábitats agrícolas y de bosques perturbados. La topografía en la vecindad de Cariari es de bajo relieve; la región es una planicie aluvional amplia, partida por varias quebradas y por el Río Tortuguero. Las milpas y bananales abandonados produjeron las mayores cantidades de roedores y los bosques las menores. *Oryzomys caliginosus* fue el segundo roedor más común (37 entre 140 roedores terrestres atrapados) y este número fue excedido únicamente por *Heteromys desmarestianus* (73 entre 140). Los roedores asociados atrapados fueron *Oryzomys bombycinus* (4), *Oryzomys (Sigmodontomys) alfari* (5), *Proechimys semispinosus* (12), *Hoplomys gymnurus* (7), y *Rattus rattus* (2).

Los roedores atrapados en la vecindad de Pacuare, Costa Rica (ca. 400 m), fueron *Oryzomys caliginosus* (8), *Oryzomys alfari* (1), *Heteromys desmarestianus* (6), y *Peromyscus nudipes* (10). Pacuare se localiza en la vega de un río que tiene orillas rocosas escarpadas hasta de 500 m por encima de sus terrazas. Todos los especímenes de *O. caliginosus*, menos uno (atrapado en cañaveral a la orilla del río) fueron cazados en potreros enmontados y en vegetación cubierta de arbustos y bejucos al fondo de las márgenes del río.

Los nidos se encuentran generalmente entre hojas y otros desechos asociados con troncos, gambas de árboles grandes y en la base de las matas de banano.

Oryzomys caliginosus se asemeja tanto a *Adodon aerosus* de América del Sur que en el campo se les confunde. Los roedores pequeños de color oscuro por ejemplo (v.g., algunas especies de *Akodon* y *Scotinomys*) tienden a comportarse de manera similar, ya que viven en hábitats en donde la vegetación baja y la cubierta del suelo son comparativamente densas, también tienen hábitos insectívoros, y son parcialmente diurnos. En apariencia, *Oryzomys caliginosus* encaja bien en cada una de estas categorías; algunos de los especímenes de Cariari fueron capturados durante el día.

CLAVE PARA IDENTIFICACION DE LAS ESPECIES COSTARRICENSES DE ORYZOMYS

(Basada en caracteres externos)

1. Pata trasera sin cerdas digitales prominentes; generalmente en elevaciones inferiores a 1.000 m 2
2. Longitud de cola menor que la de la cabeza y el cuerpo; color negruzco; cuerpo de mediano a pequeño; pata trasera menos de 29 mm ... *O. caliginosus*
- 2'. Longitud de cola igual o mayor que la de la cabeza y cuerpo; color rojizo a pardo amarillento; cuerpo mediano a grande pata trasera mayor de 29 m..... 3
3. Pelaje amarillento a pardo claro; pata trasera angosta, blanca lado superior; longitud de cola igual a cabeza y cuerpo (incluye *O. cousei*)..... *O. palustris*.
- 3'. Pelaje más oscuro, generalmente pardo rojizo; pata trasera ancha, parda lado superior; longitud de cola mayor que la cabeza y cuerpo (conocido en la literatura como *Nectomys alfari*)..... *O. alfari*
- 1'. Pata trasera con cerdas digitales conspicuas (a menudo extendiéndose más allá de las garras); desde el nivel del mar hasta el páramo 4
4. Pata trasera corta y ancha; tubérculos plantares pálidos y grandes; orejas con pelos externos de color rojizo amarillento que no contrastan con el color de la cabeza..... *O. concolor*
- 4'. Pata trasera larga y angosta; tubérculos plantares oscuros y pequeños; orejas con pelos externos negruzcos que contrastan con el color de la cabeza..... 5
5. Cuerpo grande; pata trasera 33 mm o mayor; en elevaciones superiores a 1,200 m..... 6
6. Pata trasera menos de 40 mm con pelos blancuzcos a pardo pálido en el lado superior; desde el Volcán Irazú hacia la cordillera de Talamanca hasta el Occidente de Panamá (conocida también en la literatura como *O. albigularis*)..... *O. devillus*
- 6'. Pata trasera 40 mm y con pelos pardo oscuros en el superior; conocido únicamente de la localidad tipo (San Joaquín de Dota)..... *O. aphrastus*
- 5'. Cuerpo de mediano a pequeño; pata trasera menos de 33 mm..... 7
7. Pestañas supraorbitales largas (generalmente mayores de 45 mm)..... *O. bombycinus*
- 7'. Pestañas supraorbitales cortas (menos de 40 mm)..... 8
8. Pelaje conspicuamente corto y erguido..... *O. alfari*
- 8'. Pelaje largo y suave..... 9
9. Cuerpo pequeño (aproximadamente del tamaño de un ratón casero); cola

mayor que cabeza y cuerpo; pata trasera menos de 23 mm *O. fulvescens*
 9'. Cuerpo de tamaño mediano; cola aproximadamente igual a longitud de cabeza y cuerpo; pata trasera mayor de 28 mm..... *O. talamancae*

- Asdell, S. A. 1964. *Patterns of mammalian reproduction*, 2d ed. Ithaca, N. Y.: Comstock.
 Fleming, T. H. 1970. Notes on the rodent faunas of two Panamanian forests. *J. Mamm.* 51:473-90.
 Godwin, G. G. 1946. Mammals of Costa Rica. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 87:275-458.

***Procyon lotor* (Mapache, Mapachín, Raccoon)** G. C. Sanderson

El ámbito del mapache (*Procyon lotor*) (fig. 9.23) se extiende a través del continente norteamericano, excepto en partes de las Montañas Rocallosas, y desde bien adentro del Canadá hasta Panamá. El mapache costarricense (*P. l. crassidens* Hollister) bien se encuentra en Nicaragua, El Salvador, y quizás en Honduras y el oeste de Panamá. El mapache isleño (*P. l. pumilus* Miller) es la especie más común en Panamá (Goldman 1950, p. 70). La distribución sureña de esta forma se desconoce.

Tanto Goldman (1950, p. 24) como Hall y Kelson (1959, p. 885) informan de siete especies y veinticinco subespecies, en el grupo *P. lotor*, del subgénero *Procyon* y una especie (el mapache cangrejero) en el subgénero *Euprocyon*. Sin embargo, Koopman, Hecht, y Ledecy-Janeck (1957) y McKinley (1959) indican que el mapache de las Bahamas (*P. maynardi*) de la Isla Nueva Providencia es probablemente el resultado de introducciones de la forma continental (*P. lotor*). Koopman, Hecht, y Ledecy-Janeck (1957, p. 164) consideran que el mapache de la Bahamas es *P. l. maynardi*. Existe la duda si estudios más profundos puedan cambiar de especie a subespecie, la



Fig. 9.23 *Procyon lotor*: Subadulto forrajeando en una quebrada. Hacienda Palo Verde, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

situación de las demás especies isleñas del Subgénero *Procyon* reconocidas por Goldman (1950) y por Hall y Kelson (1959).

En América del Norte, las poblaciones de mapaches habían disminuido a niveles bajos hasta los años de 1930, luego comenzó una explosión poblacional al iniciarse la época de cría de 1943 (Sanderson 1951 a,b; Keefe 1953). El aumento rápido continuó hasta finales de 1940, y se han mantenido niveles altos en las poblaciones hasta el presente. Una estimación prudencial asegura que hay de quince a veinte veces más mapaches en la actualidad de que los que había en los años de 1930. Con el aumento en sus números, los mapaches han extendido sus territorios hasta lugares en donde eran escasos o estaban ausentes durante la década de 1930; por ejemplo. Las llanuras arenosas, los desiertos, y las ciénagas costeras de Illinois. Además, su ámbito se extiende muchas millas hacia el norte de Canadá (Sowls 1949; Mann y Gunn 1956). El mapache, en la actualidad, se encuentra tan al norte que los Indios nativos aún no le han puesto nombre.

En Costa Rica, los mapaches son muy comunes en los hábitats inmediatamente detrás de las playas de ambas costas y se les encuentra, a menudo, cerca de los ríos y pantanos, así como en las bajuras bien retiradas del mar. En las áreas marinas se juntan con otros vertebrados para robar los huevos de tortugas.

Las máscara negra y la cola anillada son típicos de los mapaches (*P. lotor*); también el mapache cangrejero (*P. cancrivorus*) comparte estas características. Los ámbitos de estas dos especies se traslapan en Panamá y el sur de Costa Rica. Se puede diferenciar las dos especies por la dirección hacia atrás del pelaje de la nuca de *P. lotor*, mientras que el pelaje del mapache cangrejero crece en sentido contrario, hacia adelante. El mapache cangrejero carece de pelo lanoso ("underfur"), los muslos y los brazos son negros. El mapache costarricense tiene pelo lanoso y sus brazos y muslos son grisáceos. Aún en los mapaches casi albinos y pardo claros se distingue muy bien la máscara oscura y la cola anillada.

Ambas formas tienen normalmente seis mamas, aunque se ha observado ocho. Las mamas de *P. lotor* permanecen pequeñas y sin pigmentación y es difícil localizarlas entre los pelos lanosos, mientras la hembra no haya ovulado (Sanderson y Nalbanov 1973). Después de la ovulación se agrandan las mamas y no vuelven a su estado inicial. Las mamas de las hembras que ya han ovulado pueden carecer de pigmento, pueden ser ligeramente pigmentadas o totalmente negras y su tamaño varía en forma considerable, según cada individuo. Se desconoce la razón de esta situación, aunque no se relaciona con el hecho que una hembra haya tenido un pseudoembarazo, esté preñada o haya amamantado sus crías.

Los mapaches de los estados del norte y del Canadá tienen un pelo lanoso denso y pelos guarda largos. Típicamente los pelos guarda se acortan y el pelaje inferior se hace menos denso en los mapaches del sur. Las pieles de los mapaches de los estados del sur son conocidas por los peleteros como "pieles de pelo". Los de más al norte tienden a ser más oscuros que los de las áreas costeras del sur

y del desierto. Sin embargo, Goldman (1950, p. 69) dice que el mapache costarricense es “una de las formas más oscuras del grupo”.

Normalmente el peso de los mapaches aumenta según se encuentra más al norte. Durante veintitrés estaciones de caza y de colecta de muestras (noviembre-enero de 1975-76 hasta 1977-78) pesé cerca de 10.500 mapaches de la zona oeste central de Illinois. El peso promedio de los machos adultos fue de 16,3 libras, de las hembras parideras, 14 lb y de todos los mapaches, 12,3 lb. Entre todos estos, los individuos más pesados fueron dos machos adultos, con 26,5 lb cada uno. La longitud promedio de los mapaches de esta área fue de 623 mm para los machos adultos, 591 mm para las hembras parideras, y 576 mm como promedio general. No se encontraron pesos para los mapaches costarricenses; sin embargo, Goldman (1950, p. 70) informa de la longitud de dos machos adultos de esta raza de Nicaragua de 630 y 640 mm. Los machos adultos con esta longitud podrían tener un promedio de 16,5 lb durante las estaciones de caza en el oeste central de Illinois. Es dudoso que los dos ejemplares nicaragüenses pesaran tanto, ya que los mapaches de Illinois normalmente tendrían 5-6 libras de grasa durante esta estación, condición que probablemente no se encuentra en los nicaragüenses. En Alabama, Johnson (1970, pag. 31) informó de 277 machos adultos con un peso promedio de 9,5 lb y de 174 hembras adultas con 8,1 lbs, siendo el más grande un macho adulto de 19,4 lbs.

Los mapaches no invernan, pero durante los períodos más fríos en los estados del norte permanecen en sus madrigueras durante varios días. Durante estos períodos parece que necesitan más el agua que el alimento y suelen salir de sus madrigueras para comer nieve y hielo. Durante épocas de frío intenso, los mapaches de todas las edades y sexos, a menudo, duermen juntos. No es raro encontrar de tres a una docena o más pernoctando juntos en la misma madriguera en un árbol grande. Se ha encontrado grupos de veinte y treinta en una sola madriguera, así como en establos y otros construcciones. Los grupos grandes están compuestos por individuos de todos los tamaños y sexos, aunque los grupos de 3-5 generalmente están compuestos por una hembra y sus cachorros.

Los mapaches tienen el sentido del oído muy desarrollado y quizá el de la vista menos; el olfato no es tan eficiente o tan agudo como el oído y la vista. El tacto del mapache es altamente desarrollado; el animal, a menudo, busca el alimento dentro del agua y luego consume lo que captura sin verlo o aparentemente sin olerlo.

Las observaciones indican que los mapaches tienen un sistema de apoyo por si acaso les falla una reserva. En Missouri, en invierno capturé una vez un macho adulto con ambas patas delanteras cortadas justamente debajo de los codos, en una madriguera en un árbol cerca de 5 m de altura. Aunque no estaba tan gordo como el promedio de los machos adultos de la misma zona, estaba en buenas condiciones de salud. Examiné un mapache de menos de un año, ciego de nacimiento, llevado a una peletería en Iowa en diciembre. De nuevo este animal no estaba excesivamente gordo (los juveniles del año generalmente

tienen menos grasa corporal que los machos adultos y las hembras vírgenes), aunque estaba en buen estado de salud.

La mayoría de la gente dice conocer algo de los mapaches, que es falso: el supuesto hecho es que, generalmente, lavan su comida; lo cual no es cierto. Nunca he visto mapaches en la naturaleza “lavando” su alimento antes de comérselo, lo cual debe ser un comportamiento de los mapaches en cautiverio, aunque muchos de estos toman el alimento del plato y lo llevan directamente a la boca sin pasos intermedios. Aunque en realidad aparentemente en cautiverio están examinando su comida. Quizá al sumergir algo en el agua (un alimento o un objeto poco conocido tal como un clavo o una piedra) agudiza el sentido del tacto en “las manos” del mapache. En todo caso, los mapaches cautivos, a menudo, “lavan” los objetos poco conocidos aunque sea sin agua. Según varios estudios los nervios de las manos del mapache están altamente desarrollados.

J. H. Kaufmann (com. pers.) dice lo siguiente a cerca del “lavado” de los alimentos por los mapaches: “El nombre latino del mapache ‘*lotor*’ significa ‘el lavador’ y se refiere a su hábito común de meter en agua su alimento antes de consumirlo. Una evaluación crítica de este comportamiento, sin embargo, revela que únicamente aquéllos en cautiverio mojan su comida, y que este comportamiento nada tiene que ver con la limpieza o con remojar el alimento (Lyall-Watsson 1963). Con igual frecuencia remojan los alimentos limpios o sucios, húmedos o secos. El lavar el alimento es simplemente un sustituto para el patrón motor que en la naturaleza ocupan para buscar presas acuáticas, y no tienen paralelo en cautiverio. G. Ewer sugiere que los mapaches disfrutan más de su alimento monótono de cautiverio si primeramente simulan capturarlo.”

Aunque por clasificación es carnívoro, el mapache es quizá el animal más omnívoro de Norteamérica. Es bien conocida la gran inclinación que tiene el mapache por el maíz dulce en estado de “leche”; en toda la extensión maicera de Estados Unidos este es su principal artículo alimenticio durante el otoño y el invierno. Los camarones de río, el pescado, los moluscos, las lombrices, los insectos (tanto sus larvas como los adultos), las aves y sus huevos, los mamíferos pequeños, las uvas silvestres, las bellotas de roble, y la mayoría de las frutas y nueces silvestres son muy prominentes en la dieta de los mapaches; consumen cualquier materia animal ya sea fresca o carroña y la mayoría de los frutos y semillas. Pocas veces comen frutas ácidas sin cocinar (tales como tomates, y cítricos) y generalmente no comen zanahorias, papas y raíces similares sin cocer.

En las orillas del mar, los mapaches se alimentan de cangrejos y de una amplia gama de organismos marinos y, aunque generalmente son nocturnos, salen a comer cuando la marea está baja a cualquier hora del día. Aunque la mayoría de los mapaches vive cerca del agua, en las áreas arenosas de Illinois pueden vivir a una milla o más de distancia. En Florida, cuando no hay agua dulce cerca pueden lamer el rocío o escarbar hoyos poco profundos en la arena para beber el agua de lluvia que ahí se encuentra sobre la más pesada agua salada.

En Costa Rica, los mapaches probablemente siguen los mismos patrones alimenticios que en otros lugares; aquéllos de las costas se alimentan de organismos marinos, y los demás se alimentan de animales que pueden atrapar o encontrar muertos y de la mayoría de frutos y semillas comestibles.

En cautiverio, los mapaches se mantienen bien durante períodos largos con una dieta de alimento seco para perros, siendo el de perdigones o trocitos el preferido, ya que el desperdicio es menor. Muchos de mis amigos que me han regalado mapaches domesticados dicen que sus animales comían únicamente galletas, dulces de altea, helados, huevos revueltos y cualquier otro alimento sencillo. Al tercer día todos los mapaches en mis jaulas estaban comiendo alimento seco para perros.

Al igual que los demás aspectos de la biología del mapache, hay poca o ninguna publicación cerca de la reproducción del mapache costarricense. Sanderson y Nalbandov (1973) presentaron un informe detallado sobre su reproducción en Illinois. La mayoría de los machos adultos de Illinois son activos sexualmente desde cerca de octubre hasta fines de mayo y la mayoría de los machos juveniles, aunque no todos, alcanzan la actividad sexual 2-3 meses después de los adultos. Aunque puede haber espermatozoides en los machos durante todo el año. En el centro de Illinois, la mayoría de los apareamientos ocurre durante mediados de febrero y la mayoría de las crías nacen a mediados de abril. El período de gestación es 63 días.

Johnson (1970, p. 43) dice que la mayor fecha de concepción en Alabama es el 17 de abril y que la mayoría de los nacimientos son el 18 de junio—cerca de dos meses después de los de Illinois. Johnson (1970, p. 45) encontró fetos desde mayo hasta fines de agosto y según el peso de la lente ocular estimó que los nacimientos ocurren en marzo hasta fines de setiembre. Si las crías maman por períodos tan largos en el sur como en el norte, y si permanecen con sus madres al igual que en el norte, no hay tiempo suficiente para que una hembra pueda criar dos camadas en un mismo año.

Las hembras ovulan espontáneamente y siempre quedan preñadas o seudo preñadas después de la ovulación. El seudoembarazo dura aproximadamente el mismo tiempo que el embarazo. Después de la ovulación las mamas en las hembras aumentan de tamaño y pueden estar muy pigmentadas. Las mamas nunca vuelven a su condición preovulatoria. En el centro de los Estados Unidos y hacia el norte, las hembras crían únicamente una camada por año. Sin embargo, si una hembra está seudoembarazada o pierde su primera camada en el parto o cerca de él, puede ovular una segunda vez (y puede quedar preñada) durante el mismo año. Al ocurrir estos segundos apareamientos la mayoría de los machos ya no están activos sexualmente. De modo que los machos del mismo año probablemente sean los padres de estas segundas camadas. En Illinois, cerca de la mitad de las hembras del año quedan embarazadas. Si una hembra juvenil no pare cerca del mismo tiempo que las adultas, no tendrá una camada sino hasta su segundo año. De modo que en Illinois

las nulíparas adultas (según se determine por las mamas preovulatorias), muertas durante la estación de caza y de colecta, no ovularon como juveniles del año.

Las hembras cautivas que tienen una seudopreñez, a menudo, tienen cambios de comportamiento grandes. Un animal manso puede convertirse en un animal difícil de manejar sin equipo especial.

En Illinois, el tamaño de las camadas oscila entre uno a siete con un promedio de 3,5. Otros estudios han mostrado que en Maryland la camada promedio es de 2,4; de 1,9 en las costas de Carolina del norte; de 5,0 en Nueva York; y de 2,6 en Alabama. Al nacer los mapaches son ciegos y tienen poco pelaje, la máscara y los anillos de la cola son apenas visibles como pigmento sobre la piel. Las crías jóvenes abren los ojos entre 18-23 días de edad. Si la hembra transporta sus crías, los carga individualmente por la nuca al igual que los gatos. Las crías dependen exclusivamente de leche durante cerca de 10 semanas, cuando abandonan la madriguera y comienzan a viajar con la madre. El destete ocurre cerca de la semana 15 ó 16 aunque las crías generalmente viajan con la hembra y duermen con ella hasta la próxima estación de cría (Sanderson 1970).

- Goldman, E. A. 1950. Raccoons of North and Middle America. *North American Fauna* no. 60.
- Hall, E. R., and Kelson, K. R. 1959. *The mammals of North America*. Vol. 2. New York: Ronald Press.
- Johnson, A. S. 1970. Biology of the raccoon (*Procyon lotor varius*) Nelson and Goldman in Alabama. *Auburn Univ. Agric. Exp. Sta. Bull.* no. 402.
- Keefe, J. 1953. Knee deep in coons. *Missouri Conserv.* 14:10-11.
- Koopman, K. F.; Hecht, M. K.; and Ledecy-Janeck, E. 1957. Notes on the mammals of the Bahamas with special reference to the bats. *J. Mamm.* 38:164-74.
- Lyall-Watson, M. 1963. A critical re-examination of food "washing" in the raccoon (*Procyon lotor* Linn.). *Proc. Zool. Soc. London* 141:371-93.
- McKinley, D. 1959. Historical note on the Bahama raccoon. *J. Mamm.* 40:248-49.
- Mann, S. A., and Gunn, J. 1956. Raccoons in Saskatchewan. *Blue Jay* 14:27.
- Sanderson, G. C. 1951a. Breeding habits and a history of the Missouri raccoon population from 1941 to 1948. *North American Wildl. Conf. Trans.* 16:445-60.
- . 1951b. The status of the raccoon in Iowa for the past twenty years as revealed by fur reports. *Iowa Acad. Sci.* 58:527-31.
- . 1970. The raccoon. In *Alive in the wild*, ed. Victor H. Cahalane, pp. 92-97. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
- Sanderson, G. C., and Nalbandov, A. V. 1973. The reproductive cycle of the raccoon in Illinois. *Illinois Nat. Hist. Surv. Bull.* 31:29-85.
- Sowls, L. K. 1949. Notes on the raccoon (*Procyon lotor hirtus*) in Manitoba. *J. Mamm.* 30:313-14.

Saccopteryx bilineata (Murciélago de Saco, Sac-wing Bat)

J. Bradbury

Este pequeño murciélago es una de las especies más comunes de Costa Rica; se le encuentra en la mayoría de los hábitats de bajura, incluyendo los bosques más secos de Guanacaste. En estos últimos sitios se encuentran las colonias en las secciones más bajas y mejor iluminadas de los árboles huecos de los bosques ribeños. En el bosque muy húmedo, se les encuentra en las cavidades de las gambas de los árboles grandes de *Ceiba*, así como en huecos de otros árboles. También se les puede encontrar en grietas en los acantilados y hacia las regiones externas de cuevas. El género se puede reconocer inmediatamente por su pequeño tamaño, su posición de descanso peculiar en el cual las patas se adhieren a superficies verticales mientras que las porciones anteriores del cuerpo giran libres de la superficie, al igual como por las dos líneas blancas onduladas a lo largo del lomo. *S. bilineata* se confunde fácilmente con su simpátrico *S. leptura*. La especie anterior es mayor (7-9 g), vive en colonias mayores (cinco a cincuenta animales, aunque pueden haber machos solitarios), y por preferir las cavidades para descansar. La segunda especie es más pequeña (5-6 g), vive en colonias pequeñas (de uno a nueve animales en el bosque seco y de uno a cinco animales en el bosque húmedo), y prefiere descansar en lugares expuestos en los árboles o en la superficie inferior de las grandes ramas. Una tercera especie, *Rhynchonycteris naso*, vive en colinas grandes sobre los troncos de los árboles o sobre los acantilados, aunque siempre está cerca de 30 m de agua corriente; también es la especie más pequeña (4-5 g) y su piel es erizada de color beige.

Saccopteryx bilineatus es altamente social, y las colonias diurnas siempre se dividen en territorios contiguos defendidos cada uno por un macho adulto. Las hembras se dividen al azar entre los territorios de los machos, formando así harenes de una a nueve hembras por cada macho. Esta estructura social se mantiene por medio de un repertorio de señales estereotipadas que se pueden observar fácilmente en el campo. Al amanecer, los machos vuelven a sus territorios y comienzan cantos largos y complicados que el oído humano puede captar. Al volver las hembras, y durante varias veces del día, los machos abandonan la madriguera en un giro corto y revolotean delante de las hembras. Mientras revolotea, el macho abre dos glándulas situadas en la membrana antebraquial del ala y libera hacia la hembra un almizcle con el batir de sus alas. Esta secreción es fácilmente perceptible por el hombre. El macho también vocaliza durante sus revoloteos con una secuencia de trinos estereotípicos y la hembra puede responder con una vocalización. Los machos pueden trasladarse hacia la frontera territorial y sacudir las glándulas abiertas de sus alas hacia otros machos o hembras en los territorios adyacentes. Los machos vecinos pueden participar en "combates almizcleros" durante largos períodos sobre una frontera común.

Mientras que los machos son relativamente filopátricos en sus perchas, las hembras con frecuencia van de un harén a otro y entre una colonia y otra. Los cambios mayores en el tamaño de las colonias y los harenes parecen relacionarse con los cambios mayores estacionales. Aunque los machos están sexualmente activos durante todo el año, la copulación se limita a un período corto al final de la estación lluviosa, y los partos están muy sincronizados con el inicio de las lluvias en el mes de mayo. Las hembras tienen una única cría cada año. (Esto contrasta con el simpátrico *S. leptura*, que puede tener una cría en mayo y otra en octubre-noviembre.)

Estos murciélagos son totalmente insectívoros; abandonan sus perchas diurnas antes de oscurecer totalmente y forrajean por debajo del dosel en el bosque vecino. Conforme oscurece, vuelan a sus corrientes sitios de forrajeo que pueden estar hasta 300 m de distancia de sus perchas diurnas. Esta especie es oportunista ya que tiende a alimentarse en períodos de 3-10 semanas dentro de un tipo dado de hábitats, conforme las plantas subyacentes atraviesan sus períodos mayores de actividad fenológica. Así, en Guanacaste, se alimentan sucesivamente sobre el río a un lado del bosque ribeño, y luego sobre el otro lado en la estación seca, y luego se pasan a una serie de bosquetes caducifolios conforme la brotación de cada especie y el consiguiente aumento de insectos en la estación lluviosa. Aparentemente las colonias individuales tienen ámbitos de forrajeo anuales que no se traslapan. Dentro de un área usada corrientemente por una colonia, cada hembra tiene su propio territorio de forrajeo, y las hembras, que generalmente anidan con un macho del harén, tienden a tener territorios adyacentes. El ámbito de forrajeo de cada macho del harén se traslapa con los de sus hembras. Así, la estructura social de la colonia parece estar directamente diseñada según los territorios de forrajeo. Las hembras que se cambian de harén, o de percha, cambian de igual modo sus territorios de forrajeo.

La depredación sobre estos pequeños murciélagos es aparentemente baja. No limitan sus vuelos durante las noches de luna como lo hacen las especies más grandes. En las perchas son excesivamente cautelosas, no tienen períodos de torpeza durante el día y tienen una vista excelente, aun a niveles moderadamente fuertes de luz. Cuando se les molesta en sus perchas, pueden descender sitios a más oscuros o volar a otro lugar cercano. En apariencia, la mayoría de la mortalidad de los adultos ocurre durante la segunda mitad de la época seca, cuando la cantidad de insectos es muy baja y cuando el peso corporal puede descender hasta el 17% de aquel de la época lluviosa. La sobrevivencia anual de los adultos es cerca de 68% en todos los sitios estudiados (Costa Rica, Trinidad, y Panamá).

El cuidado de las crías lo lleva a cabo únicamente la hembra, y las crías nunca se dejan solas durante la noche, sino que su madre las lleva a escondites individuales mientras ella caza. Los jóvenes pueden volar a las 2 semanas pero normalmente maman durante varios meses. Durante este período sus estómagos pueden contener tanto leche como insectos. La dispersión es en agosto y setiembre,

cuando las crías tienen cerca de 3 meses de edad. Mientras que casi todas las hembras emigran de las colonias paternas (y generalmente fuera de las áreas de estudio), hasta el 50% de los machos jóvenes intentan establecer sus territorios cerca de sus colonias originales o dentro de ellas. Algunos machos aún permanecen en una condición "crypto" dentro de su harén paterno y pueden ascender a propietarios cuando mueren sus presuntos padres.

Bradbury, J., and Emmons, L. 1974. Social organization in some Trinidad bats. 1. Emballonuridae. *Z. Tierpsych.* 36:137-83.

Bradbury, J., and Vehrencamp, S. 1976. Social organization and foraging in emballonurid bats. 1. Field studies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1:337-81. (Three additional papers derived from data in the 1976 paper above followed in the same journal. Cf. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1:383-404; 2:1-17; 2:19-29.)

Sciurus granatensis (Ardilla, Ardilla Roja, Chisa, Red-tailed Squirrel)

L. R. Heaney

La ardilla de cola roja (fig. 9.24) es en la actualidad el único esciúrido neotropical para el que hay datos ecológicos. Es una especie común en algunas partes de Costa Rica, incluidos el borde norteño de su ámbito; en América del Sur está muy difundida morfológicamente en la parte norte. La mayor parte de los datos siguientes son de ardillas de un solo sitio de estudio en Panamá (Heaney y Thorington 1978; Glanz et al. 1981).



Fig. 9.24 *Sciurus granatensis*: Ejemplar adulto. Sirena, Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

El peso promedio de las hembras adultas es de 465 g y el de los machos un poco menos. El territorio de las hembras adultas no se traslapa y varía desde 1/3 a 1 ha, mientras que los de los machos se traslapan entre sí y con los de las hembras, y son de 1 a 4 ha. Los hábitos alimenticios varían según el sexo. Ambos prefieren frutos grandes y especialmente semillas de cáscara dura de palmeras y de algunas leguminosas. Los machos se mueven libremente entre los árboles de frutos grandes y su dieta consta casi totalmente de sus alimentos preferidos. La dieta de las hembras incluye cualquier cosa que esté disponible dentro de su territorio. A menudo, comen hojas tiernas, frutos suaves, flores y corteza de árboles. Las hembras, a veces, esconden semillas de palmeras de las que dependen durante períodos de escasez; los machos muy raramente esconden nueces sino que comen aquellas almacenadas por las hembras. Las ardillas almacenan su alimento en varios escondites, y estas nueces, a menudo, son parasitadas por larvas de brúquidos. Cuando la densidad de ardillas es alta, almacenan la mayoría de las nueces y muy pocas son dañadas por los brúquidos. Cuando la densidad de ardillas es baja, como sucede generalmente en Costa Rica, los brúquidos pueden dañar más de la mitad de las nueces. Sin embargo, la cantidad de nueces almacenadas, consumida luego por las ardillas, es alta, de modo que la tasa de pérdida de semillas es más alta en donde hay ardillas.

S. granatensis puede producir de 2 a 3 camadas por año, con un promedio de dos crías por camada. La actividad de apareamiento es especialmente conspicua durante la época seca. El apareamiento se lleva a cabo durante una persecución "matrimonial" en donde cuatro a ocho machos persiguen a una hembra en 3-4 ha, generalmente en la mañana. A menudo, un solo macho establece su dominio y mantiene a los demás lejos de la hembra en un radio de varios metros, aunque del mismo modo, a veces ningún macho permanece dominante. Generalmente hay una copulación muy breve (10 segundos), y la hembra escoge al macho (valiéndose del engaño para evadir el macho dominante si fuera necesario); hay pruebas de que las hembras prefieren los machos que conocen bien —o sea, los machos que a menudo atraviesan los territorios de las hembras. Anidan generalmente en huecos en los árboles. La gestación es de aproximadamente 44 días, y la lactancia continúa durante 8-10 semanas. La distancia de dispersión de los juveniles es variable, a veces, las hembras ocupan una esquina del territorio original de la madre y los demás juveniles se trasladan por lo menos a un kilómetro de distancia. Los porcentajes observados de juveniles en la población varía de 28-56%. Las densidades locales máximas son de ocho a diez por hectárea, siendo una densidad "buena" más cerca de dos por hectárea; pueden mantener poblaciones con densidades por debajo de 0,2 por ha.

Como su nombre común lo indica, la cola de *S. granatensis* es de color herrumbre, a menudo, con el extremo negro y su pelaje es corto, áspero y de color pardo rojizo en el dorso y herrumbre claro en el vientre. Otra

ardilla común en Costa Rica es *Sciurus variegatoides*, que es más grande, de pelaje más largo, y de cola grisácea. Algunas poblaciones tienen una mancha parda prominente en el lomo y los costados claros; la apariencia de otras poblaciones es grisácea, con las extremidades de color herrumbre. Generalmente, hay una mancha blanca postauricular. Esta especie se encuentra en hábitats relativamente más secos, más abiertos, y más alterados que *S. granatensis*, aunque, a menudo, son simpátricas. Supuestamente son territoriales y su presencia es patente por sus nidos de hojas en las cúspides de los árboles, parecidos a los que hacen las ardillas en los Estados Unidos.

S. deppei es más pequeña que *S. granatensis*; tiene la cola más oscura y más angosta, y el cuerpo es pardo con la panza anaranjada, y manchas postauriculares pequeñas y claras. Esta especie prefiere la vegetación densa y supuestamente es más terrestre que las otras dos. *Microsciurus alfari*, una ardilla enana, también se encuentra en Costa Rica, en su mayoría en elevaciones mayores; es de color pardo poco definido y es más pequeña que las especies anteriores. *Syntheosciurus poasensis* se conoce de Costa Rica de un único espécimen capturado en el bosque nuboso en el Volcán Poás. N. del E. La "ardilla del Poás" mantiene poblaciones viables en todo ese macizo volcánico y es frecuente observarla cerca del centro para visitantes de ese Parque.

Glanz, W. E.; Thorington, R. W.; Madden, J.; and Heaney, L. R. 1981. Seasonal food use and demographic trends in *Sciurus granatensis*. In *Seasonality of Neotropical rain forest environments*, ed. E. Leigh. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, in press.

Heaney, L. R., and Thorington, R. W., Jr. 1978. Ecology of Neotropical red-tailed squirrels, *Sciurus granatensis*, in the Panama Canal Zone. *J. Mamm.* 59: 846-51.

***Sigmodon hispidus* (Rata Algodonera Híspida, Hispid Cotton Rat)**

R. H. Baker

Las ratas algodonerías del género *Sigmodon* son roedores dominantes, consumidores de gramíneas y constructores de caminos en la mayoría de los hábitats breñeros de los climas sureños templados y tropicales de América del Norte y Central. En esta región, las ratas algodonerías habitan ambientes comunitarios y juegan papeles algo similares a aquéllos de los ratones comunes de campo del género *Microtus* de las partes templadas y boreales del continente (Baker 1969). Aunque son escasos los registros de fósiles (Martin 1974), las ratas algodonerías se originaron alrededor del Plioceno en América Tropical (Hooper 1949), ya sea en un hábitat pastoril de América del Sur (Hershkovitz 1966) o de Centro América (Baker 1969), quizá de un ancestro cricentino (phylloine) consumidor de gramíneas (Hershkovitz 1962).

En el género hay por lo menos siete especies (Baker y Shump 1978; Zimmerman 1970); la especiación es mayor en el área mexicana. La omnipresente rata algodonería híspida goza del mayor ámbito de distribución, y se encuentra en tierra escogida del sur de América del Norte y de América Central, aunque las poblaciones de Costa Rica y de otros países centroamericanos pueden resultar a la postre ser específicamente separadas de *S. hispidus* de amplia distribución (A. S. Ahl. com. pers.; Bowers 1971; Dalby y Lillevik 1969; Johnson *et al.* 1972; Zimmerman 1970). Aunque, las distintas ratas algodonerías pueden vivir en hábitats de pastos similares, una especie tiende a dominar o posiblemente excluir a otra cuando hay dos especies en la misma área (Petersen 1973).

Una típica rata algodonería adulta (*fig. 9.25*) es de tamaño mediano, aproximadamente 250 a 300 mm de largo (de la nariz a la punta de la cola), y pesa 100 a 200 g (Jiménez 1971, 1972). El cuerpo es grueso, y la cabeza relativamente pequeña. La longitud de la cola es menor que la de la cabeza y el cuerpo, gruesa y en disminución, poco velluda y anillada. Las orejas son redondeadas y parcialmente tapadas por el pelaje largo que brota del borde anterior. Las patas son largas y los pies grandes. El pelaje es corto, adpreso y algo grueso. Los molares tienen coronas altas de superficies planas, con pliegues largos redondeados de capas gruesas de esmalte, en forma de S. La dentición y el tracto alimenticio de la rata algodonería están adaptados para masticar, digerir pasto y hierbas duras cubiertas de arena, además de semillas, insectos, etc. (Flemming 1970). La rata algodonería es altamente productiva (Flemming 1970); el período de gestación es de aproximadamente 27 días (Meyer y Meyer 1944); las camadas pueden ser hasta de doce, aunque en el laboratorio en Costa Rica el promedio fue de únicamente 2,8 (Bowdre 1971). Los juveniles pueden procrear a los 40-50 días de edad (Odum 1955). Las ratas algodonerías albergan enfermedades y parásitos de importancia para el hombre y los animales domésticos; compiten por los potreros con los animales domésticos y dañan los cultivos, tales como el arroz, el algodón, y el maíz. También se les ha usado en estudios biomédicos (Meyer y Meyer 1944) y como animales para ensayos biológicos (Underhill 1973).

La rata algodonería híspida recta es más activa durante el día, y prefiere los pastizales o áreas de pastos y arbustos (Fleming 1970; Goertz 1964). Aunque originalmente era de áreas de pastos naturales a las orillas de los bosques, pantanos y quebradas, la rata híspida algodonería se trasladó fácilmente a áreas taladas, a otros hábitats alterados y a pastizales y breñales, resultantes de la influencia humana. En algunas áreas, el sobre pastoreo extremo y las prácticas agrícolas intensas han reducido o eliminado las poblaciones de ratas algodonerías. Estos roedores ocupan para su movilidad trillos que ellos mismos construyen a través de los pastizales de cubierta arbustiva. Si los tallos de los pastos están muy juntos, los roedores construyen sus trillos talando la vegetación a nivel de tierra y manteniéndolos limpios y algo gastados por el uso frecuente. Varios vertebrados terrestres, incluyendo otros mamíferos pequeños, se aprovechan de estos trillos para su movilidad.



Fig. 9.25 *Sigmodon hispidus*: (Rata algodónera hispida); nótese el cuerpo grueso y corto, las orejas peludas, los ojos brillantes, la nariz roma, la piel erizada y la cola gruesa y casi lisa (foto R. H. Baker).

Ya que los pastos grandes pueden servir para ocultar estos trillos, el observador tendría que arrodillarse o agacharse y separar la cubierta para descubrir estos caminos. Otras pruebas llamativas de la actividad de la rata algodónera, a lo largo de estos trillos, incluyen los perdigones fecales cilíndricos (aproximadamente 6 m de longitud) que, a menudo, se encuentran en montones (letrinas), y los recortes del pasto. Estos recortes, por lo general de 15-30 mm de largo, a menudo, se encuentran en montones, como resultado del hábito que tiene la rata de cortar secciones basales de pasto para provocar el crecimiento tierno más cerca del nivel del suelo. El grado de frescura de estos montones de recortes es un indicio que se usa en la actualidad para el estudio del sistema de trillos. Las ratas algodóneras son cavadoras eficientes y pueden construir túneles, a menudo de 1 a 3 m de longitud. Estos trillos subterráneos pueden ser justo debajo de las raíces del pasto y pueden unirse con los trillos de la superficie.

Las madrigueras con los nidos, a menudo debajo de las raíces de arbustos o de árboles, pueden usarse como criaderos (nurseries) (Strecker 1929) sin embargo, los nidos de la rata algodónera (tanto para alimentar las crías como para refugio) se construyen sobre el nivel de tierra en la base de macollas de zacate, adyacentes a sus trillos, en áreas bien drenadas o en depresiones pequeñas para reducir los peligros de inundación. En Costa Rica, en la Península de Osa, Dawson y Lang (1973) encontraron nidos y sus entradas orientados hacia el sureste y noroeste de macollas de zacate. También observaron que la construcción del nido (zacates gruesos en el exterior y finos en el interior del techo) ayudaba a no permitir la entrada de la lluvia y aislaba efectivamente el nido de las temperaturas altas (ver también Shump 1978).

En Costa Rica, la rata algodónera hispida está muy ampliamente distribuida, desde el nivel del mar hasta elevaciones medias (como San José), en potreros pastoreados moderadamente, así como en áreas cultivadas y abandonadas y en sus perímetros, así como en las orillas de ciénegas y pantanos. El libro guía de la Organización de Estudios Tropicales (Organization for Tropical Studies handbook) de 1971 incluye a la ratas algodóneras hispidas en Osa, Cañas y San José. Cerca de Rincón en la Península de Osa, Dawson y Lang (1973) encontraron muchas ratas algodóneras en pastizales densos (en su mayoría *Paspalum* sp.) junto a un campo de aterrizaje usado por el Centro

Científico Tropical. Fleming (1973) las encontró en La Pacífica, aunque no así en La Selva. En los Lagos de Lindora al oeste de Santa Ana, se capturó vivas ratas hispidas algodóneras de las alturas centrales en potreros de pastos altos moderadamente pastoreados. Los trillos sobre la superficie en este lugar siempre estaban cubiertos, quizá debido a la distribución ancha de los tallos del pastizal que permitían el movimiento libre de los roedores al nivel del suelo. En su hábitat preferido la presencia de las ratas algodóneras hispidas no es solamente conspicua por sus trillos superficiales, sus letrinas y sus montones de pasto cortado, sino también esta especie es el segmento mayor de la biomasa de mamíferos pequeños. Los estudios de su ecología de comportamiento, sus relaciones con otros mamíferos pequeños, sus principales enemigos y otros aspectos de su biología en Costa Rica, no sólo aumentarían nuestros conocimientos sobre un mamífero pequeño importante en los ecosistemas tropicales, sino también aportarían datos muy útiles para la comparación con los conocimientos existentes sobre las ratas algodóneras del clima templado del sur de los Estados Unidos.

En la actualidad, un estudio de *S. hispidus* en el Parque Nacional Santa Rosa (W. Hallwachs y D. Janzen com. pers.) asegura que la rata hispida algodónera es abundante en potreros abandonados cubiertos de pastos, hierbas y arbustos y que también existe en los claros (caídas de árboles, incendios antiguos) dentro del bosque. La rata algodónera y *Liomys salvini* (ratón espinoso: Heteromyidae) son las dos especies de roedores más abundantes del parque; *Lyomys* principalmente un ratón del bosque, que también se encuentra en las orillas de charrales. En las trampas puestas, en los potreros abandonados durante año y medio, se encontró mucho más ratas algodóneras en marzo de 1980 (a mediados de la estación seca) que en noviembre de 1979 (final de la estación lluviosa), así como gran cantidad de individuos pequeños (probablemente juveniles); esto resulta sorprendente por ser las ratas algodóneras primordialmente consumidores de follaje, muy escaso en la segunda mitad de la estación seca. Un indicio de la alta densidad de ratas algodóneras de Santa Rosa, además del ruido que hacen y que se les ve de vez en cuando, es la gran cantidad de cáscaras vacías de semillas de *Acrocomia vinifera* (Palmae) debajo de las palmeras en los potreros abiertos. Todas las heces de coyote que había en el parque, en marzo de 1980 contenían gran cantidad de pelo de ratas algodóneras. Los estudios de alimentación con frutos, semillas e insectos sugieren que *S. hispidus*

- Baker, R. H. 1969. Cotton rats of the *Sigmodon fulviventer* group (Rodentia: Muridae). In Contributions in mammalogy, ed. J. K. Jones, pp. 177-232. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas* 51:1-428.
- Baker, R. H., and Shump, K. A., Jr. 1978. *Sigmodon fulviventer*. *Mamm. Species*, no. 94:1-4.
- Bowdre, L. P. 1971. Litter size in *Sigmodon hispidus*. *Southwest. Nat.* 16:126-28.
- Bowers, J. R. 1971. Resting metabolic rate in the cotton rat *Sigmodon*. *Physiol. Zool.* 44:137-48.

- Dalby, P. L., and Lillevik, H. A. 1969. Taxonomic analysis of electrophoretic blood serum patterns in the cotton rat, *Sigmodon*. *Mich. State Univ. Publ. Mus., Biol. Ser.* 4:65-104.
- Dawson, G. A., and Lang, J. W. 1973. The functional significance of nest building by a Neotropical rodent (*Sigmodon hispidus*). *Am. Midl. Nat.* 89:503-9.
- Fleming, T. H. 1970. Notes on the rodent faunas of two Panamanian forests. *J. Mamm.* 51:473-90.
- . 1973. The number of rodent species in two Costa Rican forests. *J. Mamm.* 54:518-21.
- Goertz, J. W. 1964. The influence of habitat quality upon density of cotton rat populations. *Ecol. Mono.* 34: 359-81.
- Hershkovitz, P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phylotoline group. *Fieldiana: Zool.* 46:1-524.
- . 1966. Mice, land bridges and Latin American faunal interchange. In *Ectoparasites of Panama*, ed. R. L. Wenzel and V. J. Tipton, pp. 725-51. Chicago: Field Museum of Natural History.
- Hooper, E. T. 1949. Faunal relationships of Recent North American rodents. *Univ. Mich. Mus. Zool. Misc. Publ.* 72:1-28.
- Jiménez, J. J. 1971. Comparative post-natal growth in five species of the genus *Sigmodon*. I. External morphological character relationships. *Rev. Biol. Trop.* 19:133-48.
- . 1972. Comparative post-natal growth in five species of the genus *Sigmodon*. II. Cranial character relationships. *Rev. Biol. Trop.* 20:5-27.
- Johnson, W. E.; Selander, R. K.; Smith, M. H.; and Kim, Y. J. 1972. Biochemical genetics of sibling species of the cotton rat (*Sigmodon*). In *Studies in genetics, VII*, pp. 297-305. University of Texas Publication no. 7213. Austin: University of Texas Press.
- Martin, R. A. 1974. Fossil mammals from the Coleman IIA fauna, Sumpter County. In *Pleistocene mammals in Florida*, ed. S. D. Webb, pp. 35-100. Gainesville: University of Florida Press.
- Meyer, B. J., and Meyer, R. K. 1944. Growth and reproduction of the cotton rat *Sigmodon hispidus hispidus* under laboratory conditions. *J. Mamm.* 25:107-27.
- Odum, E. P. 1955. An eleven year history of a *Sigmodon* population. *J. Mamm.* 36:368-78.
- Petersen, M. K. 1973. Interactions between the cotton rats, *Sigmodon fulviventer* and *S. hispidus*. *Am. Midl. Nat.* 90:319-33.
- Shump, K. A., Jr. 1978. Ecological importance of nest construction in the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*). *Am. Midl. Nat.* 100:103-15.
- Strecker, J. K. 1929. Notes on the Texas cotton and Attwater
- Underhill, A. 1973. Use of Neotropical rodents in protein efficiency studies. *Lab. Anim Sci.* 23:499-503.
- Zimmerman, E. G. 1970. Karyology, systematics and chromosomal evolution in the rodent genus, *Sigmodon*. *Mich. State Univ. Publ. Mus. Biol. Ser.* 4: 385-454.

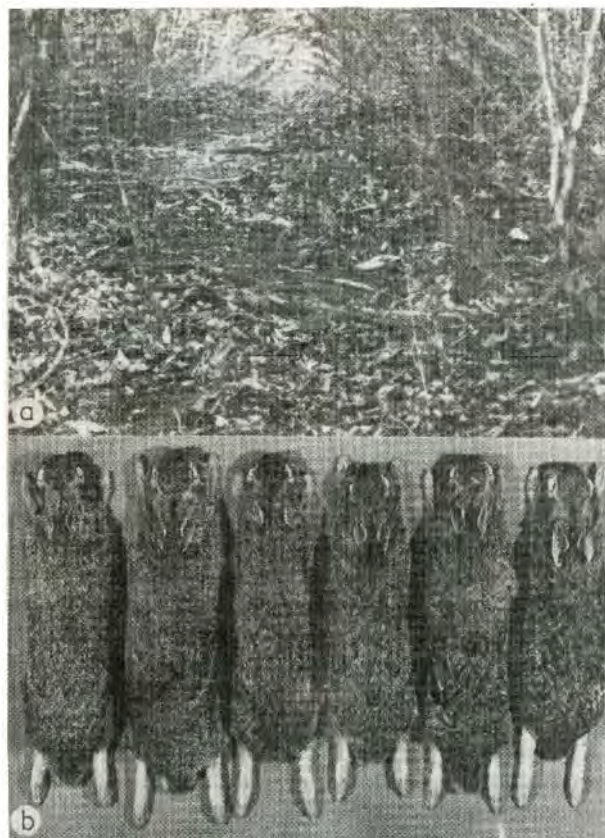


Fig. 9.26 *Sylvilagus floridanus*: a) Ejemplar adulto en el bosque caducifolio durante la estación seca (al centro viendo hacia la derecha). Mayo de 1980, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica (foto D. H. Janzen). b) Pieles de adultos del Estado de Maryland, Estados Unidos (foto J.A. Chapman).

generalmente son ávidos consumidores de frutos, consumen insectos moderadamente (la mayoría acepta insectos crípticos, aunque en pequeñas cantidades), y no aceptan muy bien las semillas. En cambio, *Liomys* parece ser un consumidor especializado de semillas que también consume algunos insectos y frutas aunque no un poco de desgano. La piel de *Sigmodon hispidus* no tiene valor comercial ni es un animal adecuado para el laboratorio. Estas ratas roen las puertas y demás mecanismos de las trampas, de modo que se recomienda el uso de trampas de acero galvanizado. También su olor es especialmente fuerte y acre y debe eliminarse de las trampas antes de volver a usarlas. En las jaulas son tímidas, se asustan muy fácilmente y no se amansan para la rutina de laboratorio, aún después de varios meses de cautiverio.

Sylvilagus floridanus (Conejo, Cottontail Rabbit)

J. A. Chapman

El conejo oriental (fig. 9.26) es un lagomorfo de tamaño medio, de color beige a rojizo, de longitud promedio entre 400 y 435 mm y su peso es entre 1.000 y 1.500 g. Sobresale entre los conejos del mundo, ya que habita áreas

tan diferentes como las provincias geográficas amplias desde Canadá a Centro y Sur América. Generalmente se le identifica como un mamífero de tierras cultivadas, potreros y setos; sin embargo, históricamente se le encuentra en parajes naturales y bosques, así como en desiertos, pantanos, estepas, bosques de maderas duras, bosques pluviales, y bosques boreales (Chapman, Hockman, y Ojeda C. 1980).

La habilidad que tiene esta especie para utilizar hábitats muy diferentes ha intrigado durante mucho tiempo a los biólogos de vida silvestre. Entre sus muchas adaptaciones está su habilidad de obtener agua de la vegetación, de modo que desde el Artico hasta los desiertos más calientes, el agua, por lo general, no es un factor limitante. Aparentemente su único requisito importante es que haya suficiente vegetación arbustiva, ya que su dieta se compone totalmente de plantas.

Al contrario de lo que ocurre con los demás *Lagomorpha*, que ocupan ámbitos y hábitats muy especializados, *S. floridanus* ocurre simpátricamente con muchos otros conejos. Su territorio se traslapa con aquellos de 6 otras especies de *Sylvilagus* y con seis especies de *Lepus*. Ningún otro conejo o liebre ocurre simpátricamente con otros lepóridos. Estudios recientes han demostrado que poblaciones muy separadas de *S. floridanus* tienen composiciones genéticas muy diferentes, lo que puede ser la razón por la cual esta especie ocupa hábitats tan diferentes (Chapman y Morgan 1973).

Por ser el conejo oriental un animal de caza tan importante en América del Norte, que proporciona diversión a millones de cazadores cada año, la especie se ha difundido muy ampliamente. La introducción de este animal a varios hábitats nuevos ha alterado grandemente su composición genética en América del Norte, dando como resultado una forma integrada, capaz de utilizar aún los hábitats más variados y ecosistemas alterados (Chapman y Morgan 1973).

El conejo oriental es uno de los lagomorfos más fecundos, pues produce más camadas y más grandes que los otros conejos. Bajo condiciones ideales esta especie puede producir hasta veinticinco crías por año en cinco a siete camadas (Chapman, Harman y Samuel 1977). Durante la época de celo, estos conejos pueden ser muy agresivos y las hembras reciben patadas y mordiscos durante la actividad de cría. Ocurren pleitos entre los machos, pues, a menudo, son agresivos, ya que sólo unos pocos machos dominantes participan en el apareamiento. Estos conejos son aptos para la cría cuando apenas cuentan tres meses de edad, y casi todos los animales en una población mueren o son matados por depredadores en su primer año de vida.

El territorio del conejo oriental varía de tamaño según el hábitat que ocupa pero, generalmente es de 2 a 5 ha. En algunos casos estos conejos pueden alcanzar densidades de más de 15 por ha.

Se sabe que estos conejos, en ciertas ocasiones, son portadores de enfermedades peligrosas para el hombre, tal como la tularemia y la fiebre de las Montañas Rocallosas. Debido a esto ha habido una preocupación considerable sobre introducciones de conejos para "reponer" las bajas poblaciones. Esta práctica se está descontinuando en la actualidad ya que no se considera una medida ecológica adecuada.

Los lagomorfos tienen una gran cantidad de características de comportamiento interesantes. Una de estas es el "congelarse" cuando hay peligro inminente, por ejemplo, cuando un depredador está listo para atacar. Esto ocurre después que el conejo ha sido perseguido durante cierta distancia. Su cola blanca, que el depredador sigue tan intensamente, de repente baja y desaparece de la vista, dejando desorientado al persecutor. Esto, quizá, ayuda al conejo a escapar.

Otro comportamiento exhibido por todos los conejos es la reingestión de materias fecales llamado coprofagia. Otros animales, como algunos roedores también tienen este comportamiento. La reingestión de ciertos perdigones, que se producen únicamente durante ciertos períodos durante el día, le permiten al conejo obtener vitaminas especiales que no se asimilan a través del primer pasaje de su alimento ya que son producidas por microbios que son escasos en su tracto gastrointestinal.

Muchos lagomorfos se adaptan muy bien al ambiente humano, específicamente en sus jardines. Al adaptarse a alteraciones del hábitat, el conejo ha probado ser una especie muy fuerte. Un seto urbano o un manchón de hierba le aporta todas sus necesidades nutricionales y de protección. Puede construir un nido para sus crías en el jardín de una casa o cerca de una vía muy transitada en una ciudad. Debido a su estrecha asociación con el hombre, este conejo es un mamífero muy importante, y sin embargo, también puede ser un depredador de sus cultivos en algunas partes de su ámbito. Debido a esto, la importancia del conejo como animal de caza y como plaga ha sido estudiada más que la de cualquier otro lagomorfo.

En Costa Rica, estos conejos se encuentran en una gran variedad de hábitats en las orillas de los montes. En los lugares de recuperación después de un incendio sobre la cima del Cerro de la Muerte (2.800-3.200 m de altura), las heces de los conejos son más comunes que las de cualquier otro vertebrado. Generalmente se ven los conejos sentados a la orilla de la carretera a la par del bosque pluvial en regeneración cerca de Puerto Viejo de Sarapiquí (50-80 m de altura). También son muy numerosos alrededor del Centro Histórico y de los principales edificios de administración (potreros abiertos) en el Parque Nacional Santa Rosa, así como en los terrenos de pastos y bosques decididamente caducifolios. A menudo, se encuentra pelo de conejo en las heces de los coyotes en estos lugares. Aunque no hay datos de su peso, el de los conejos de Santa Rosa aparentemente es la mitad del de los conejos adultos del área noroeste central de los Estados Unidos (D. Janzen com. pers.).

Chapman, J. A.; Harman, A. L.; and Samuel, D. E. 1977. Reproductive and physiological cycles in the cottontail complex in western Maryland and nearby West Virginia. *Wildl. Monogr.* 56:1-73.

Chapman, J. A.; Hockman, J. G.; and Ojeda C., M. M. 1980. *Sylvilagus floridanus*. *Mamm. Species* 136:1-8.

Chapman, J. A., and Morgan, R. P. 1973. Systematic status of the cottontail complex in western Maryland and nearby West Virginia. *Wildl. Monogr.* 36:1-54.

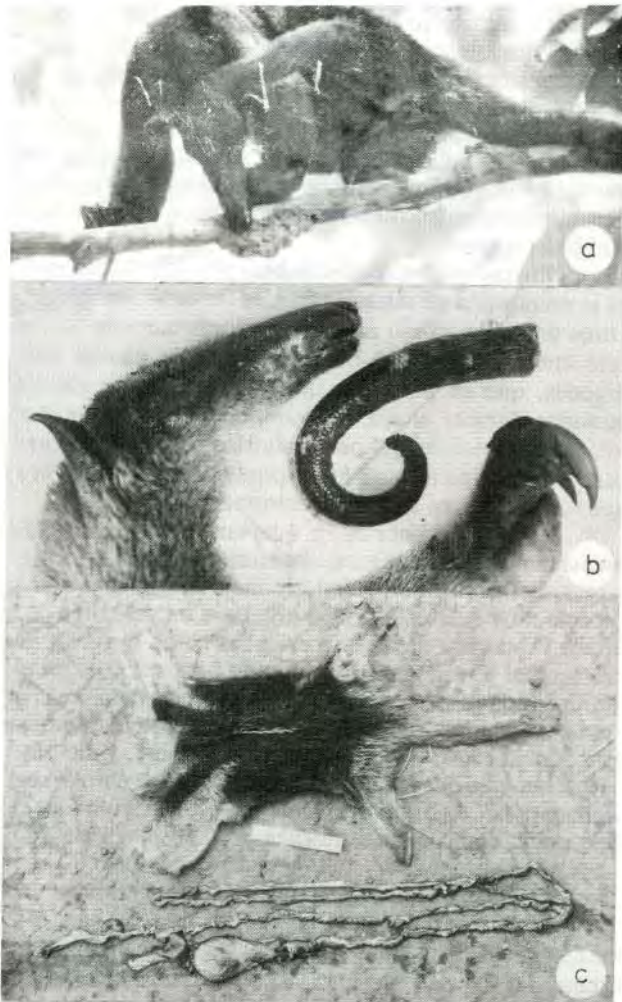


Fig. 9.27 *Tamandua mexicana*: a) Adulto rascándose violentamente después de atacar un nido de hormigas *Azteca*. Panamá (foto Y. Lubin). b) Cabeza y extremos de la cola prensil. c) Piel que muestra el color y (abajo) tracto gastrointestinal (b y c cerca de Liberia, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

Tamandua mexicana (Oso Jaceta, Hormiguero, Tamandua, Banded Anteater, Lesser Anteater)

Y. D. Lubin

El oso hormiguero menor rayado, *Tamandua mexicana* (fig. 9.27a) pesa de 4-6 kg y es muy común en elevaciones bajas y medias en Centro América y el norte de Sur América. Al sur y al este de Los Andes lo repone *T. tetradactyla*, que es algo diferente morfológicamente (Wetzel 1975) aunque la ecología y comportamiento de ambos son similares. En todo su ámbito, *T. mexicana* es de color dorado a pardo con una V negra en el lomo (como un chaleco puesto hacia atrás, fig. 9.27c).

Se puede considerar a *Tamandua* como el arquetipo del hormiguero edentado —tiene sus garras delanteras muy fuertes (fig. 9.27b) que le sirven para abrir los nidos de las hormigas y de las termitas en los troncos; y una

lengua larga cubierta de saliva viscosa con proyecciones microscópicas hacia atrás; su estómago es muscular y de paredes fuertes para moler los exoesqueletos quitinosos de las hormigas; y una cola prensil (fig. 9.27b) que le sirve para guardar el equilibrio en sus andanzas arbóreas.

Ambas especies de *Tamandua* son trepadoras y se movilizan, tanto en los árboles como en el suelo; son activos durante el día o la noche o durante ambos períodos, según el individuo. Hemos rastreado por medio de la radio a quince individuos en la Isla de Barro Colorado, Panamá (Montgomery y Lubin 1977), y no encontramos dos animales que tuvieran el mismo patrón de actividades. Individualmente también difieren en su grado de arborealidad —algunos pasaron más tiempo en los árboles mientras que otros permanecían principalmente en tierra.

Esta individualidad también se refleja en la biota de *Tamandua* que consume tanto hormigas y termitas y muy rara vez abejas (G. Otis y M. Winston, com. pers. encontraron a *T. mexicana* atacando los nidos de las abejas africanizadas en la Guyana Francesa). El porcentaje de hormigas y termitas de su dieta varía entre individuos con un promedio de cerca del 40% de hormigas (ámbito 5-93%) para *T. mexicana* (según muestras estomacales de veintiocho hormigueros). Los hormigueros que permanecieron más tiempo en los árboles tendían a consumir más hormigas, mientras que los terrestres consumieron más termitas. También existe un componente estacional en esta variabilidad; un hormiguero rastreado por radio que consumía principalmente hormigas cambió para atacar *Nasutitermes* y de otras termitas durante el período de transición de la estación seca a la lluviosa, época en que habían individuos reproductivos en desarrollo en los nidos (Lubin y Montgomery 1981; ver también la sección sobre *Nasutitermes*).

Tamandua consume muchas especies de hormigas y termitas aunque esto, de ningún modo, implica que es poco selectivo en su dieta. Algunos tipos de hormigas, por ejemplo, estaban notoriamente ausentes en la dieta de *T. mexicana* o eran consumidas únicamente en raras ocasiones; las hormigas ponerinas tienen una mordedura muy dolorosa y severa, especialmente las especies más grandes; las hormigas arrieras (Sorylinae) tales como *Eciton* y *Labidus* pican y muerden y fueron atacadas solamente en raras ocasiones; las hormigas cortadoras (Atini, Myrmicinae) son espinosas y pueden ser poco palatables. Apparently las defensas químicas de la mayoría de Formicinae (v.g., *Camponotus*), Dolichoderinae (v.g. *Azteca* y *Monacis*), y Myrmicinae (v.g., *Crematogaster*, *Pheidole*) son menos efectivas contra los osos hormigueros. Tales defensas pueden “trabajar” para reducir el nivel de depredación sobre un nido dado (por la acumulación de la poca palatabilidad más allá del nivel de tolerancia) y obligar a que el hormiguero adapte una estrategia de “cosechar” en muchas localidades. Esto, sin duda, es el caso de la depredación sobre *Nasutitermes*, cuyos soldados son de sabor desagradable y repelen exitosamente a los hormigueros de sus nidos (en donde la concentración de soldados es muy alta). Además los hormigueros consumen *Nasutitermes* primordialmente sobre madera en

descomposición y en agregaciones nutritivas lejos de sus nidos y consecuentemente hacen menos daño a la colonia (Lubin y Montgomery 1981).

Tamandua tiene una única cría cada vez; la reproducción en la Isla Barro Colorado aparentemente no es estacional. La cría permanece con la hembra hasta que alcanza casi la mitad de su tamaño. Cuando la madre se traslada de una madriguera a otra en (árboles huecos, troncos, o huecos en el suelo), la cría viaja sobre sus espaldas. La madre, a menudo, traslada la cría de un lugar a otro al principio del período de actividad y luego al final. Durante estos movimientos se detiene con frecuencia para alimentarse, y la cría baja a tierra y come a su lado. De este modo puede enseñar a la cría sobre la dieta y su territorio. Aparte de las interacciones entre la madre y su cría, *Tamandua* es una especie solitaria.

Este oso hormiguero utiliza trillos establecidos, tanto arbóreos como terrestres en sus actividades de forrajeo y, a menudo, ataca las mismas colonias repetidamente. En Barro Colorado, sus territorios son grandes, aproximadamente de 75 ha para *T. mexicana* y cerca de 350 ha para *T. tetradactyla* en los llanos boscosos de Venezuela Central. Hay algún traslape en sus territorios aunque los detalles no son claros.

Las otras dos especies de osos hormigueros neotropicales pueden considerarse como modificaciones o variaciones del arquetipo. El hormiguero gigante, *Myrmecophaga tridactyla* L., en la actualidad escaso en América Central, pesa 25-30 kg, es estrictamente terrestre y su dieta consiste casi totalmente de hormigas que anidan en el suelo y en madera especialmente *Camponotus*, *Pheidole*, y *Solenopsis*. Estos hormigueros gigantes son comunes en los llanos de Venezuela, en donde tienen territorios grandes que se traslapan (ca. 2.500 ha), pero, nunca se les ha visto en los bosques tropicales muy húmedos de bajura de Bocas del Toro, Panamá (R. Cooke, com. pers.) o en la Península de Osa, Costa Rica (D. H. Janzen com. pers.).

El hormiguero sedoso pequeño (*Cyclopes didactylus*) pesa cerca de 300 g, es estrictamente arbóreo y nocturno y se alimenta específicamente de hormigas diminutas capturadas en nidos dentro de ramas huecas y bejucos (especialmente Cephalotini y Crematogaster). *Cyclopes* muy especializado para transitar por bejucos pequeños durante la noche: la pata trasera es oponible y en forma de almohadilla (como la pata del camaleón); la cola es fuertemente prensil, y los ojos son grandes, comparados con aquellos de otras especies de hormigueros (que cazan sólo por olfato). El hormiguero sedoso probablemente es común en los bosques secundarios de bajura en América Central y del Sur, pero, es tan difícil verlo que se le considera muy escaso. Rastreamos con aparatos de radio a diecisiete hormigueros sedosos en la Isla Barro Colorado durante seis meses; sus territorios no se traslapan y son de 5 a 10 ha. Un hormiguero sedoso consume cerca de seis mil hormigas por día.

Lubin, Y. D., and Montgomery, G. G. 1981. Defenses of *Nasutitermes* termites (Isoptera, Termitidae) against *Tamandua* anteaters (Edentata, Myrmecophagidae). *Biotropica* 13:66-76.

Montgomery, G. G., and Lubin, Y. D. 1977. Prey influences on movements of Neotropical anteaters. In *Proceedings of the 1975 Predator Symposium*, ed. R. L. Phillips and C. Jonkel, pp. 103-31. Missoula: Montana Forest and Conservation Experiment Station, University of Montana.

Wetzel, R. M. 1975. The species of *Tamandua* Gray (Edentata, Myrmecophagidae). *Proc. Biol. Soc. Washington* 88:95-112.

Tapirus bairdii (Danto, Danta, Baird's Tapir) D. H. Janzen

Esta especie, en peligro de extinción, es el mamífero terrestre nativo contemporáneo más grande de América Central. Antes de que se le cazara con armas de fuego, era muy común en todos los hábitats, desde los pantanos en los manglares, los bosques pluviales y caducifolios hasta los matorrales de Bambú a 3.500 m en las montañas de Talamanca. En la actualidad, se le encuentra únicamente en donde está prohibida la cacería o es difícil, y en aquellas áreas (parques nacionales en general) su densidad está por debajo de lo normal, debido a cacerías anteriores. En el Parque Nacional Corcovado, hay de cien a trescientas.

Una danta adulta en la naturaleza pesa de 150 a 300 kg y tiene escasas cerdas de 1 a 3 cm de largo sobre su piel negra de 1 a 3 cm de grueso en el lomo. La piel del lomo es tan gruesa que parece una concha coriácea poco flexible. Los jóvenes hasta que alcanzan 4-8 meses de edad son pardos con manchas y rayas claras. El tapir es robusto, de patas cortas y fuertes, aunque en el bosque puede correr tan rápidamente como un hombre. En la pata trasera tiene un dedo grande central y a ambos lados hay dos dedos grandes y uno pequeño. La pata delantera tiene tres dedos grandes. Al sacar la pata del barro o de cualquier sustrato suave, los dedos flexibles se juntan permitiendo que salga



Fig. 9.28. *Tapirus bairdii*, macho adulto. Provincia de Guanacaste, Costa Rica (W. y L. Hagnauer, Finca La Pacífica, cerca de Cañas, Guanacaste, Costa Rica; foto, D. H. Janzen).

suave y silenciosamente del hueco mayor que hace al entrar con los dedos extendidos. La cola es muy corta y aparentemente no tienen otro fin que no sea cubrir el ano. El labio es extremadamente flexible, largo y algo extendido; es fácil imaginar que es el precursor evolucionario de un moco como el del elefante, es para llevar el alimento hacia la boca y el de arrancar hojas y ramas que no pueden ser alcanzadas por la lengua o por los dientes.

Al parecer, la dieta normal de la danta está compuesta por hojas de dicotiledóneas, ramitas, frutas y algunas semillas, que tritura con sus molares fuertes, que muestran poco desgaste, aun en los animales viejos, a menos que viva en hábitats arenosos. Mastica los frutos suaves y los licua contra el paladar áspero y ondulado, así como entre sus molares. Una danta puede triturar semillas que requieren de 300 a 500 libras de presión (v.g., semillas de *Enterolobium cyclocarpum*) aunque generalmente no quiebran las semillas grandes y duras sino que las escupen o las tragan enteras. Se dice que en el Parque Nacional Corcovado se tragan las enormes semillas de *Raphia taedigera* y las pasan enteras. Digieren las semillas duras (v.g., aquellas de *E. cyclocarpum*) por medio de su muy poco comprendido proceso de pasaje retardado a través de su aparato digestivo, que probablemente involucra la germinación de la semilla.

Una danta cautiva en Finca La Pacífica (Cañas Provincia de Guanacaste) tenía hábitos alimenticios muy peculiares, tanto cuantitativa como cualitativamente. Generalmente rechazaba las plantas por el olor o, quizá por el sabor. En una ocasión vomitó hojas aroides unos pocos segundos después de consumirlas. Rechazó por lo menos 300 especies de plantas nocivas de hoja ancha y aceptó otras 150. Comían pequeñas cantidades de cada especie de las plantas que aceptaba, hasta saciarse. Por ejemplo, rechazó el follaje de la mayoría de las leguminosas leñosas; comió seis especies de bejucos de Convolvulaceae y rechazó otras tres; consumió de ochenta a doscientos frutos maduros de *Guazuma ulmifolia* en cada una de sus muchas comidas. Aparentemente los alimentos silvestres no son muy abundantes en la dieta de las dantas. Una gran parte de la vegetación de los bosques primarios está compuesta por especies que las dantas cautivas rechazan. Algunos de esos alimentos favoritos (v.g., follaje *Alibertia edulis*) son escasos en donde se encuentran las dantas en cantidades en apariencia normales y comunes, donde se ha reducido su número. Eso sugiere que la escasez de alimento puede ser generada por el ramoneo de las dantas.

En su estado natural, las dantas de Costa Rica son esquivas y cautelosas, puesto que aún sufren los efectos psicológicos de la cacería. Su visión es pobre, pero sus sentidos, el oído y el olfato, son excelentes. Si se les asusta pueden huir estrepitosamente, aunque también pueden alejarse, en sigilo, sin hacer ruido. He visto dantas alimentándose durante la noche y el día. En los bosques caducifolios, del Parque Nacional Santa Rosa, se concentran quizá cerca de los aguaderos durante la estación seca y no está claro si para beber o para defecar, ya que parecen muy inclinadas a defecar dentro del agua. Si no hay agua (no es adecuada)

defecan repetidamente en el mismo lugar en tierra seca, según se observó en el Parque Nacional Chirripó. Las heces de las dantas son parecidas a la boñiga de los caballos, aunque contienen cantidades bastante mayores de astillas de material leñoso.

Los juveniles (1 por hembra) parecen acompañar a la madre hasta un año después de nacidos y alcanzar cerca de 2/3 partes de su peso. Se dice que las madres atacan al hombre que amenaza a su cría. Las dantas hacen trillos conspicuos en un bosque, y no transitan por áreas sin caminos. En general, se ve una o dos al mismo tiempo, y aparentemente no forman hatos. La danta acorralada en Finca La Pacífica tenía las mismas garrapatas y enfermedades fungosas que tenían los caballos, y murió de una enfermedad respiratoria. No tenía señas de infección por tórsalo, a pesar de la gran cantidad de estas larvas en el ganado en los potreros aledaños. Era muy afectiva hacia los humanos que quisieran rascarle o frotarle la panza, las axilas, o la barbilla. Hacía intentos de morder la gente que quería montarla. Con sus patas delanteras trepaba por el costado del corral para alcanzar alimentos que se le ofrecían.

En las bajuras suramericanas hay una segunda especie neotropical común (*Tapirus terrestris*) y su distribución traslapa aquella de *T. bairdii* en el noroeste de Sur América. También en las montañas de Sur América hay una danta más pequeña y más peluda (*Tapirus roulini*). La única otra danta (*Tapirus indicus*) es negra y blanca y se encuentra en la Malasia Peninsular. Se ha encontrado restos fósiles de dantas en todas las grandes masas terrestres excepto en Australia.

Janzen, D. H. 1981a. Digestive seed predation by a Costa Rican Baird's tapir. *Biotropica* 13 (suppl.): 59-63.

———. 1981b. Guanacaste tree seed-swallowing by Costa Rican range horses. *Ecology* 62:587-92.

———. 1981c. *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican Pleistocene seed dispersal agents. *Ecology* 62:593-601.

———. 1982. Wild plant acceptability to a captive Costa Rican Baird's tapir. *Brenesia*, in press.

Terwilliger, V. J. 1978. Natural history of Baird's tapir on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. *Biotropica* 10:211-20.

***Tayassu tajacu* (Saíno, Collared Peccary)**

L. K. SOWLS

Este mamífero parecido al cerdo (fig. 9.29) tiene uno de los ámbitos más grandes de todos los ungulados norteamericanos. Se le encuentra tan al norte como Arizona, Nuevo México, y Texas, y en el Hemisferio Sur hasta el Río de la Plata en Argentina. En esta gran área, vive en una amplia variedad de hábitats mostrando su gran adaptabilidad. Así, este mamífero versátil, a pesar de ser muy perseguido como alimento y por su piel de valor comercial, aún se encuentra en números bastante grandes en muchas partes de su ámbito. Se le encuentra en los bosques



Fig. 9.29 *Tayassu tajacu*: Manada en una estación experimental en Sur América (foto L. K. Sowls).

tropicales pluviales, caducifolios, parajes semiáridos y en bosques de arbustos. En algunas regiones agrícolas los saínos son una plaga seria.

Hay fuertes pruebas de que los animales nortefíos son bastante más grandes que los del sur. Hay una escasez de datos sobre el tamaño de los animales de América Latina, y en Arizona, en donde la especie es más grande, un muestreo de adultos midió entre 13,6-27,2 kg y la altura en los hombros fue de 45,7-55,9 cm y con una longitud de 88,9-96,5 cm (Sowls 1978).

El pelaje es grueso y largo, de hasta 15,2 cm en el lomo y el cuerpo es generalmente negro grisáceo. El collar blanco, del que toma su nombre, es conspicuo. El saíno de cuello blanco tiene únicamente una uña ("dewclaw") en cada una de sus patas traseras y las pezuñas son muy pequeñas. Al nacer, las crías son pardo rojizas y conforme envejecen cambian a negro grisáceo. Una glándula grande, cerca de 12-15 cm en el lomo, de la base de cola muy corta, produce un almizcle de fuerte olor.

Este saíno es altamente social y viaja en grupos de tres a más de treinta individuos que pernoctan en grupos para conservar el calor. Entre ellos se rascan, especialmente cuando se encuentran en el camino; cada uno frota el costado de su cabeza contra la glándula almizclera del otro, quien a su vez hace lo mismo. Dentro del hato hay un orden de dominación establecido que evita los combates serios. Las vocalizaciones incluyen un ladrido fuerte o nota de alarma, gruñidos agresivos (especialmente a la hora de comer), el chasquear de los dientes es una señal agresiva de reto, y "el ronroneo" es un sonido que se oye en todos los animales jóvenes y en la mayoría de los viejos. Los actos agresivos incluyen encuentros frontales (Schweinsburg 1971; Schweinsburg y Sowls 1972; Sowls 1974).

Este saíno se encuentra en una gran variedad de hábitats, desde el bosque virgen hasta áreas de matorrales y desiertos. Su dieta es muy amplia, e incluye raíces, tubérculos, bulbos, frutas, y rizomas de muchas plantas. En el desierto puede comer hojas o cladofilas de cactus, y

en los robledales come bellotas. En las áreas agrícolas come maíz, melones, calabazas, y frijoles (Leopold 1959; Langer 1979; Eddy 1961; Knipe 1958).

En Arizona y Texas, la mayoría de los partos son en junio, julio y agosto, época en que la vegetación está en su estado óptimo después de las lluvias del verano (Jennings y Harris 1953; Low 1970; Sowls 1966). El período de gestación varía de 142 a 148 días (Sowls 1961).

En Costa Rica, el ámbito de estos saínos es desde el nivel del mar hasta por lo menos 2.000 m de altura, en grupos de dos a quince animales. En los bosques caducifolios del Parque Nacional Santa Rosa, se pueden encontrar recién nacidos en mayo, 1-3 semanas después de iniciada la estación lluviosa. Si se les separa de los adultos, se pueden aclimatar estos animalitos al ambiente humano casi instantáneamente y se convierten en buenos animales caseros si uno puede tolerar su olor y su comportamiento de forrajeo agresivo. Se puede mantener a adultos juntos en corrales, aunque provengan de distintas manadas, siempre que se les haya mantenido físicamente (aunque no visual y olfatoriamente) separados durante varios meses. El saíno collarejo costarricense come insectos y pequeños vertebrados (muertos o vivos), así como material vegetal. En Santa Rosa comen frutos de *Ficus*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Manilkara zapota*, *Hymenaea courbaril*, *Guazuma ulmifolia*, *Quercus oleoides*, *Brosimum alicastrum*, y otras especies, pero en todos los casos, excepto en el de los higos, quiebran las semillas con sus molares, convirtiéndose estos animales en depredadores y no en dispersores de semillas. Durante la época seca, en el bosque caducifolio, los saínos hacen varios viajes al mismo aguadero durante el día, generalmente, temprano en la mañana. Si hay escasez de agua, puede haber encuentros agresivos en el aguadero, aunque no todos los animales que llegan beben en estas oportunidades. En Santa Rosa, durante la estación lluviosa, los saínos collarejos ramonean grandes cantidades de follaje (v.g., *Ipomoea digitata*, *Guazuma ulmifolia*, *Luehea* spp.), y en cautiverio pueden consumir porciones de follaje de cientos de especies de plantas nativas (D. Janzen com. pers.).

Eddy, T. A. 1961. Foods and feeding patterns of the collared peccary in southern Arizona. *J. Wildl. Mgt.* 25:248-57.

Jennings, W. D., and Harris, J. T. 1953. *The collared peccary in Texas*. Report no. 2. Austin: Texas Game and Fish Commission.

Knipe, T. 1958. *The javalina in Arizona*. Wildlife Bulletin no. 2. Tucson: Arizona Game and Fish Department.

Langer, P. 1979. Adaptational significance of the forestomach of the collared peccary, *Dicotyles tajacu* (L. 1758) (Mammalia: Artiodactyla). *Mammalia* 43: 235-45.

Leopold, A. S. 1959. *Wildlife of Mexico: The game birds and mammals*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press.

- Low, W. A. 1970. The influence of aridity on reproduction of the collared peccary (*Dicotyles tajacu*, Linn.) in Texas. Ph.D. diss., University of British Columbia.
- Schweinsburg, R. E. 1971. The home range, movements and herd integrity of the collared peccary. *J. Wildl. Mgt.* 35:344-60.
- Schweinsburg, R. E.; and Sows, L. K. 1972. Aggressive behavior and related phenomenon in the collared peccary. *Z. Tierpsychol.* 30:132-45.
- Sows, L. K. 1961. Gestation period of the collared peccary. *J. Mamm.* 42:425-26.
- . 1966. Reproduction in the collared peccary (*Tayassu tajacu*) In *Comparative biology of reproduction in mammals*, ed. I. W. Roldans, pp. 155-72. London: Zoological Society.
- . 1974. Social behavior of the collared peccary *Dicotyles tajacu*. L. In *The behavior of ungulates and its relation to management*, ed. V. Geist and F. Walther, 1:144-65. IUCN New Series, Publication 24. Morges, Switzerland: IUCN.
- . 1978. Collared peccary. In *Big game of North America: Ecology and Management*, ed. J. L. Schmidt and D. L. Gilbert, pp. 191-205. Philadelphia: Wildlife Management Institute and Stackpole.

Trichechus manatus (Manatí, West Indian Manatee)

S. Ligon

El manatí de las Indias Occidentales (fig. 9.30) es un mamífero herbívoro marino grande (2,5-4 m, 200-600 kg) del orden Sirenia. Habita en ríos, estuarios y costas de las regiones tropicales y subtropicales de la vertiente Atlántica del Nuevo Mundo desde Florida hasta la costa boreal de Brasil; no pueden tolerar temperaturas bajas y muchos han muerto durante épocas frías, extemporáneas (15-21 °C) en Florida. En Costa Rica, anteriormente se encontraban manatíes en los ríos Sarapiquí, San Juan, Colorado, y San Carlos (Frantzius 1969). En la actualidad, son escasos en Costa Rica, pero con mucha paciencia se les puede ver en el Parque Nacional Tortuguero. Esta especie está en vías de extinción como resultado de explotaciones masivas en el pasado para utilizar su carne, aceite y piel. Los indios Miskitos de Costa Rica los cazaban anteriormente con bastante regularidad (Frantzius 1869). Actualmente, los principales peligros son los choques con lanchas a motor y con barcas, así como la cacería ilegal y los herbicidas que, a menudo, se usan para erradicar las plantas acuáticas que les sirven de alimento. Actualmente están legalmente protegidos en Costa Rica.

T. manatus es fusiforme y entre la cabeza y el cuerpo casi no hay diferencia, no existiendo indicación de que tuviera cuello. El hocico tiene un sesgo hacia abajo, hacia los labios carnosos que cuelgan lateralmente sobre los costados de la boca. Estos están cubiertos de cerdas gruesas y cortas y son extremadamente flexibles; con estas cerdas, el manatí empuja su alimento hacia la parte de atrás

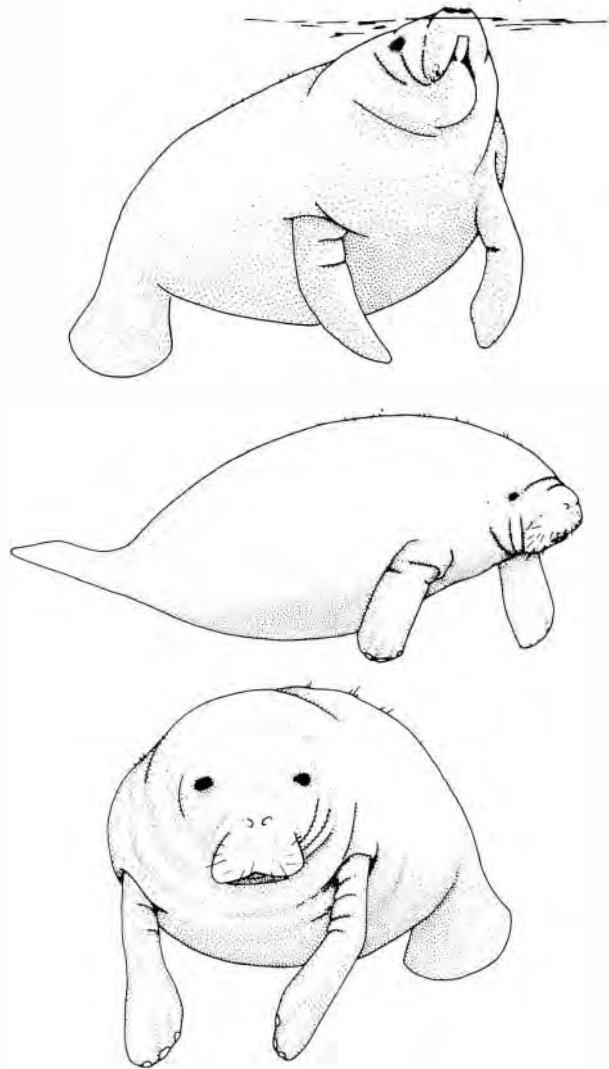


Fig. 9.30 *Trichechus manatus* (dibujos de S. Ligon, de fotografías).

de la boca donde están situados sus molares. El manatí es uno de los pocos animales que puede reponer los molares que migran desde la parte de atrás de las quijadas. Cuando se encuentra en el agua los fauces nasales, semicirculares giran la superficie para permitirle respirar. Los ojos son pequeños, redondos, de color café y sin pestañas, que se cierran por acción de un esfínter. Carece de pinnas externas y su vista es algo presbite (Hartman 1979) aunque, el sentido acústico está excepcionalmente desarrollado. En la superficie dorsal de sus aletas, tiene unas uñas aplanadas. Estas extremidades anteriores son flexibles y las usa para "caminar" sobre el sustrato, para rascarse, y para llevar el alimento a la boca; carece de extremidades traseras y el cuerpo va en disminución hacia atrás para formar una cola plana en forma de espátula. Generalmente se moviliza en el agua a una velocidad de 4 a 10 km/h aunque en distancias cortas (100m). Cuando se les persigue pueden alcanzar una velocidad de 25 km/h (Hartman 1979). El color de la piel varía desde gris a pardo, y es muy arrugada en todo su

cuerpo. Tiene unas pocas cerdas cortas sin pigmento en todo el cuerpo, así como algas, cirripedios, y, a menudo, varias incrustaciones sobre la piel.

Los manatíes son totalmente herbívoros y se alimentan de una gran cantidad de vegetación sumergida, natatoria y emergente. En Puerto Rico y Nicaragua, *Panicum molle* y *P. jumentorum* son quizá sus alimentos favoritos (Barrett 1935). En agua dulce también comen *Hydrilla*, *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Elodea*, *Typha*, *Cabomba*, y otras especies. En el agua salada, su dieta puede incluir los pastos marinos *Thalassia*, *Syringodium*, *Halophila*, y *Diplanthera*. El hecho de que los manatíes consuman el jacinto acuático (*Eichhornia cassipes*) les ha dado gran importancia como posible medio para erradicar esta prolífica y molesta hierba acuática que atascará los canales en todos los trópicos.

En apariencia, los manatíes son arrítmicos, sin patrones diarios específicos (Hartman 1979). Generalmente, se alimentan durante 6-8 h a diario y descansan de 2-12 horas, por lo general durante cortos períodos. Cuando están descansando o alimentándose, queda expuesto únicamente el hocico para respirar. El promedio de tiempo que los manatíes permanecen sumergidos es de 4-5 min; generalmente son silenciosos y sus chillidos y trinos tal vez sean impulsivos y no comunicativos. Las vacas y sus terneros, sin embargo, mantienen contacto vocal (Hartman 1979). La defecación es casi continua y la flatulencia es muy común; una buena señal de la presencia de manatíes es la salida de burbujas hacia la superficie.

T. manatus es moderadamente social (Reynolds 1979), aunque cuando se encuentra en grupos, exhibe algún grado de socialidad. Se les ha observado jugando en grupos persiguiéndose, besándose y golpeándose. Los machos tienen algunas actividades homosexuales (Hartman 1979). Los únicos encuentros agonísticos observados hasta la presente han sido el chocar los machos entre sí y empujarse al perseguir las hembras en celo (Hartman 1979). Las asociaciones de los manatíes son efímeras y no están basadas en la edad o en el sexo. Las únicas relaciones permanentes (1-2 años) son entre una vaca y su ternero (Hartman 1979).

La hembra del manatí de las Indias Occidentales puede estar en celo durante todo el año, y el período de gestación es quizá de 385-400 días (Hartman 1979). Las crías maman en dos tetas axilares debajo del agua. Se desconoce su longevidad en el estado natural pero, en Florida, un ejemplar en cautiverio fue mantenido como adulto durante 23 años (anónimo 1973).

Esta especie puede estar parasitada por: *Plicololabia hagenbecki*; y copépodos *Harpacticus pulex* (Husar 1977). Se desconoce si el manatí de las Indias Occidentales tiene otro depredador que no sea el hombre.

Frantzius, A. von. 1869. Die Säugethiere Costaricas. *Archiv. Naturgesch.* (Berlin) 35:247-325.

Hartman, D. S. 1979. *Ecology and behavior of the manatee (Trichechus manatus) in Florida*. Special Publication no. 5. American Society of Mammalogists.

Husar, S. L. 1977. The West Indian manatee (*Trichechus manatus*). *U.S. Fish Wildl. Serv., Wildl. Res. Rept.* 7:1-22.

Reynolds, J. E. 1979. The semisocial manatee. *Review*, June, pp. 93-96.

***Vampyrum spectrum* (Vampiro Falso, False Vampire Bat)**

J. Bradbury

Vampyrum spectrum es el murciélago más grande de todo el mundo. Es un animal imponente, pesando los adultos hasta 200 g, con una envergadura casi de 80 cm. La especie está al final de una serie de murciélagos filotómicos que comparten una misma fisonomía y una preferencia dietética por presas mayores. Todos tienen pinnas grandes completas, hocicos caninos, y hojas nasales alargadas. Las formas más pequeñas, tales *Micronycteris* se alimentan de insectos y también de frutas, las formas intermedias como *Trachops* y *Chrotopterus* consumen una mezcla de insectos grandes y vertebrados pequeños (lagartijas), y el más grande, *Vampyrum* tiene una marcada preferencia por vertebrados como pájaros, roedores, y otros murciélagos. Las mandíbulas de *Vampyrum* son fuertemente provistas de grandes dientes caninos y una fila de molares desgarradores (carnassiallike); el cráneo tiene una cresta sagital pronunciada que le sirve como anclaje de sus fuertes músculos mandibulares. Si no fuera por la hoja nasal este murciélago muy fácilmente podría confundirse con un perro pequeño, en vista de la forma de su cabeza.

El nombre científico está equivocado. Los antiguos exploradores al oír de murciélagos vampiros, simplemente creyeron que el murciélago más grande y en apariencia el más feroz podía ser "el vampiro". Uno de estos exploradores relató que *Vampyrum* dormía a sus víctimas abanicándolas con sus grandes alas, y otros creían que la hoja nasal y las estructuras asociadas a ésta eran aparatos usados para chupar la sangre. Se demostró que ambas creencias eran meramente especulativas ya que los verdaderos vampiros (*Desmodus*, *Diaemus*, y *Diphylla*) no abanican a sus víctimas y lamen la sangre en lugar de chuparla.

Las perchas de *Vampyrum spectrum* contienen grupos hasta de cinco individuos en las partes superiores más oscuras de árboles huecos. La mayoría de las demás especies de murciélagos no se acercan a estos árboles, a excepción de *Saccopteryx bilineata*, que puede tener sus perchas cerca de los huecos de estos mismos árboles. Los pocos grupos que han sido capturados aparentemente consisten de una pareja de adultos y sus crías recién nacidas.

Anonymous. 1973. Baby Snooks eats and performs, but problem continues. *Tampa Tribune*, 8 March.

Barrett, O. W. 1935. Notes concerning manatees and dugongs. *J. Mamm.* 16:216-20.

En Guanacaste, uno de estos grupos consistió de dos adultos, un cachorro amamantando, un macho juvenil y una hembra de casi el tamaño adulto pero que aún no había llegado a la madurez sexual. En sus perchas los murciélagos forman una agrupación de contacto. En apariencia son altamente sociales, y pueden permanecer en grupos estables durante períodos largos. Cuando se les molesta, el grupo entero emite chillidos suaves, ruido característico de esta especie que constituye una buena indicación de la presencia de *Vampyrum* en un árbol hueco dado. En cautiverio, grupos de *Vampyrum* han demostrado una gran tendencia hacia el comportamiento social; por ejemplo, cuando se separan algunos animales de su grupo para forrajear, al regresar a sus perchas, los demás los reciben con júbilo entrelazando sus bocas al igual que hacen los lobos. Una serie de chillidos agudos acompañada por vibración de las alas plegadas, es una forma de comportamiento contagioso que parece afectar a todo el grupo. Los murciélagos al abandonar sus madrigueras en busca de alimentos a menudo emiten un graznido agudo que repiten varias veces durante el vuelo. Se desconoce la función de este sonido, ya que los murciélagos forrajejan solos.

Como se dijo anteriormente, estos murciélagos son carnívoros, puesto que la mayoría de los contenidos estomacales, las heces y los desechos alrededor de sus nidos confirma que los principales artículos de sus dietas son pájaros, roedores y otros murciélagos. Pueden consumir frutas e insectos, aunque es raro. Un estudio largo sobre los restos de presas llevadas a una madriguera en Guanacaste mostró una fuerte inclinación por aves no paserinas, tales como "anis", tórtolas, pericos, momotos, y trogónidos. La mayoría de estas presas son de mal olor o anidan en grupos nocturnos. Algunas de las especies apresadas son del mismo peso que los murciélagos. Este mismo estudio sugiere que no todos los murciélagos se alimentan todas las noches, que un *Vampyrum* mientras forrajea puede saciarse dentro de una hora de haber abandonado su madriguera, y que los murciélagos necesariamente no forrajejan a grandes distancia de sus madrigueras. También demostró que, aunque las crías que estaban amamantando en el grupo de estudio permanecieron en la madriguera, siempre estaban "custodiadas" por un adulto o subadulto del grupo. Existen algunas

pruebas de que en Trinidad una pareja en cautiverio fue provisionada por un macho adulto, lo que quizá constituye un comportamiento común en esta especie. Esto confirmaría la presencia de restos de presas en el piso de la madriguera. Cuantitativamente, estos restos son insuficientes para los requisitos energéticos de todos los murciélagos del grupo, pero son suficientes para ameritar una explicación. No todas las presas que consumen son llevadas a la madriguera, aunque el aprovisionamiento de los juveniles (y de las nodrizas) parece muy posible. Es muy cierto que estos murciélagos tienen una vida familiar compleja que puede tener muchos paralelos con la de otros mamíferos carnívoros tales como los cánidos.

Vampyrum se encuentra en un amplio ámbito en los trópicos americanos, aunque en números poco densos. Esto, quizá, es una función de su condición de carnívoro grande. Esta dispersión rala, en años recientes, ha irritado a los colectores de pieles de los museos y a los biólogos de campo que no dejan en paz a los murciélagos. En Trinidad y en Costa Rica, las madrigueras de *Vampyrum* se mantienen en secreto por miedo que algún museo pequeño se sienta tentado de completar su colección de pieles a expensas de estas especies en disminución. A los trabajadores de campo se les conmina para que disfruten de estos murciélagos grandes sin que tengan la necesidad de molestarlos, y se debe evitar destruirlos hasta donde sea posible.

- Casebeer, R. S.; Linsky, B. S.; and Nelson, C. 1963. The phyllostomid bats, *Ectophylla alba* and *Vampyrum spectrum*, in Costa Rica. *J. Mamm.* 44:186-89.
- Goodwin, G. G., and Greenhall, A. M. 1961. A review of the bats of Trinidad and Tobago. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 122:191-301.
- Greenhall, A. M. 1968. Notes on the behavior of the false vampire bat. *J. Mamm.* 49:337-40.
- Peterson, R. L., and Kirmse, P. 1969. Notes on *Vampyrum spectrum*, the false vampire bat, in Panama. *Can. J. Zool.* 47:140-45.
- Vehrencamp, S.; Stiles, F. G.; and Bradbury, J. 1977. Observations on the foraging behavior and avian prey of the Neotropical carnivorous bat, *Vampyrum spectrum*. *J. Mamm.* 58:469-78.

CAPITULO 10

AVES

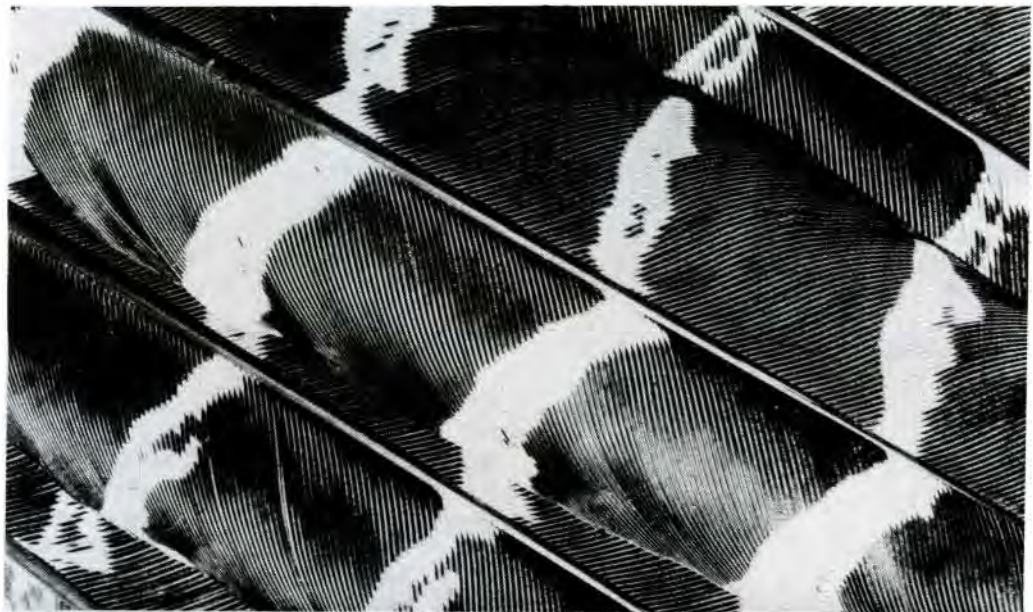
INTRODUCCION

F. G. Stiles

Costa Rica es afortunada entre otros países de América Latina por tener una avifauna extremadamente rica y relativamente bien estudiada (más de 820 especies; más que en todo América del Norte). La taxonomía y la distribución de las aves de Costa Rica son bastante conocidas debido a los esfuerzos de una serie de investigadores, desde hace un siglo, entre los cuales están Von Frantzius, Lawrence, Zeledón, Cherrie, Carriker, Ridgway, Alfaro y Aukstin Smith, hasta Slud y otros investigadores recientes, a menudo relacionados con la Organización de Estudios Tropicales (OTS). Durante muchos años, el Museo Nacional de Costa Rica fue un centro importante para la ornitología neotropical, y ahí se reunió una famosa colección de aves, gracias a los esfuerzos de Zeledón, Camiol Underwood, Cooper, Endre y otros. La larga serie de estudios sobre la biología de la reproducción y la historia natural de las aves de Costa Rica de Skutch, son inigualables

en los trópicos del Nuevo Mundo y, nos proporcionan el punto de partida y el estímulo para estudios modernos de ecología y de comportamiento. En gran parte, los trabajos de Mac Arthur y sus colaboradores sobre las aves tropicales continúan ocupando lugares claves en nuestro esfuerzo por comprender las comunidades tropicales. Hemos aprendido a hacer preguntas más realistas, pero aún hay pocas respuestas generales bien documentadas. Costa Rica, con sus buenos parques nacionales y el aumento continuo de centros de investigación, es un lugar cada vez más apropiado para buscar muchas de esas respuestas.

El presente ensayo trata de mostrar un amplio esquema de la ecología y evolución de la avifauna de Costa Rica, con particular atención a nuevos enfoques, nuevas preguntas. La discusión de la clasificación y de los orígenes de la avifauna servirá para establecer, desde el principio, un vocabulario común. Entonces comentaré sobre la organización de la avifauna en el tiempo y el espacio con énfasis especial en varios aspectos de la organización de la comunidad. No trataré aquí en detalle,



Vista dorsal de las plumas centrales de la cola en una hembra adulta de una pava granadera (*Craspedochlamys erythrorhynchos*). Es tema de especulación de cuál sería el proceso que produce las bandas blancas a través del fondo color herrumbre, independientemente del desarrollo morfológico de la pluma. Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

TABLE 10.1. Taxonomic and Ecological Survey of Costa Rican Birds

Family	Spp. ^a	BV/R ^b	PR ^c	NBV/R ^d	Representative Common Names	Ecological, Behavioral, Morphological Characteristics ^e
Tinamidae	5		5		Tinamous	Terrestrial, poor fliers; fallen fruits and seeds
Podicepsidae	2		2		Grebes	Freshwater divers; fish, aquatic insects
Procellariidae	7			7	Shearwaters, petrels	Pelagic; fish, squid; come to land only to nest
Hydrobatidae	5			5	Storm-petrels	Pelagic; mostly plankton feeders
Pelecanidae	2		1	1	Pelicans	Coastal (mostly); large; dive for fish; huge bill
Sulidae	4		1	3	Boobies	Coastal or pelagic; dive for fish or squid
Phalacrocoracidae	1		1		Cormorants	Fresh or salt water; pursue fish underwater
Anhingidae	1		1		Anhingas	Fresh water; pursue fish underwater; long neck, bill
Fregatidae	1			1	Frigatebirds	Marine soaring birds; swoop to surface, rob other birds
Phaethontidae	1			1	Tropicbirds	Marine; ternlike; plunge for fish, squid
Ardeidae	18		11	11	Hérons, egrets	Long-legged waders; aquatic insects and vertebrates
Ciconiidae	2		2		Storks	Long-legged waders; large; heavy bill; mostly fish
Threskiornithidae	4				Ibises, spoonbills	Long-legged waders; curved or spatulate bill; fish, invertebrates
Anatidae	15		5	10	Ducks	Surface swimmers, some dive; plant matter, some insects, fish
Cathartidae	4		4		Vultures	Large, soaring carrion feeders
Accipitridae	36	2	28	8	Hawks, kites, eagles	Predators; soar or ambush in vegetation; strong bill, feet
Falconidae	12		9	3	Falcons, caracaras	High-speed predators, thicket hunters; wasp or carrion feeders
Pandionidae	1			1	Osprey	Dive for fish; coast or large rivers
Cracidae	5		5		Guans, chachalacas	Medium to large; mostly arboreal; fruits and seeds
Phasianidae	8		8		Quail, wood-partridge	Smaller; mostly terrestrial; fruits and seeds
Rallidae	13		11	2	Rails, gallinules	Marsh-dwelling swimmers and stalkers; aquatic invertebrates
Aramidae	1		1		Limpkin	Large wading snail-eaters; marshes
Heliornithidae	1		1		Sungrebe	Surface swimmers; streams and sloughs; insects from vegetation
Eurypyidae	1		1		Sunbittern	Stream- and swamp-edge waders, rock hoppers
Jacanidae	1		1		Jacanas	Marshes; walk on vegetation; insects, invertebrates
Haematopodidae	1		1 ?	1	Oystercatchers	Seashore, mud flats; mollusk feeders; scissors bill
Charadriidae	7		2	6	Plovers	Seashore, mud flats; peck-and-pursue predators; invertebrates
Scolopacidae	28			28	Sandpipers	Seashore, mud flats, fresh water; peck or probe; invertebrates
Phalaropodidae	3			3	Phalaropes	Fresh or water; surface feeders for tiny invertebrates
Recurvirostridae	2		1	1-2	Avocets, stilts	Long-legged, slender-billed waders
Burhinidae	1		1		Thickknees	Largely cursorial savanna dwellers
Stercorariidae	4			4	Skuas, jaegers	Gull-like, mostly pelagic predators and robbers

TABLE 10.1. Continued

Family	Spp. ^a	BV/R ^b	PR ^c	NBV/R ^d	Representative Common Names	Ecological, Behavioral, Morphological Characteristics ^e
Laridae	18	1		17	Gulls, terns	Seashore; omnivores and predators, or dive for fish
Rynchopidae	1			1	Skimmers	Skim water surface for fish
Columbidae	24		24	2	Pigeons, doves	Terrestrial or arboreal; strong fliers; fruits, seeds
Psittacidae	16		16		Macaws, parrots	Strong-billed arboreal frugivores; strong fliers; highly social
Cuculidae	10		8	2	Cuckoos, anis	Slender, long-tailed insectivores; some parasitic or highly social
Strigidae	16		14	2	Owls	Nocturnal or crepuscular predators; forest or savanna
Tytonidae	1		1		Barn owls	Highly nocturnal predators; open country, cities
Nyctibiidae	2		2		Potoos	Nocturnal; large insectivores; perch on stubs
Caprimulgidae	9		7	2	Nightjars, nighthawks	Nocturnal or crepuscular; sally for insects, or aerial pursuers
Apodidae	11		8	3	Swifts	Extremely aerial insectivores; rarely alight
Trochilidae	51		50	1	Hummingbirds	Small hovering nectarivores; also insects, spiders
Trogonidae	10		10		Trogons, quetzal	Thick-billed frugivores; also sit-and-wait predators
Alcedinidae	6		5	1	Kingfisher	Mostly freshwater; dive from perch for fish
Momotidae	6		6		Motmots	Strong-billed sit-and-wait predators, frugivores; racket tail
Galbulidae	2		2		Jacamars	Sally for insects, lizards, etc.; long or strong bills, metallic plummage
Bucconidae	5		5		Puffbirds	Fluffy, big-headed, strong-billed; sit-and-wait predators
Capitonidae	2		2		Barbets	Large-billed frugivores or insectivores; solitary or social
Ramphastidae	6		6		Toucans	Huge-billed, social frugivores and nest predators; arboreal
Picidae	16		15	1	Woodpeckers, piculets	Strong-billed, wood-drilling insectivores, also fruit
PASSERINES—ORDER PASSERIFORMES						
Dendrocolaptidae	16		16		Woodcreepers	Slender, mostly long-billed trunk gleaners
Furnariidae	18		18		Foliage gleaners, leaf-tossers	Arboreal or terrestrial, rummage in foliage, epiphytes for insects
Formicariidae	29		29		Antbirds	Strong-billed insectivores; arboreal or terrestrial; some follow army ants
Rhinocryptidae	1		1		Tapaculos	Terrestrial; thicket-dwelling small insectivores
Cotingidae	19		19	1	Cotingas, tityras, etc.	Broad-billed; arboreal frugivores or insectivores
Pipridae	9		9		Manakins	Small, stubby frugivores; notable male display
Oxyruncidae	1		1		Sharpbill	Rare, canopy of subtropical forest; frugivores
Tyrannidae	75	3	60	13	Flycatchers, tyrannulets, kingbirds	Insectivores or frugivores; sally or glean; strong, often hooked bill

Cuadro 10.1. Continuación

Family	Spp. ^a	BV/R ^b	PR ^c	NBV/R ^d	Representative Common Names	Ecological, Behavioral, Morphological Characteristics ^e
Hirundinidae	11		4	8	Martins, swallows	Aerial insectivores
Corvidae	5		5		Jays	Omnivores; strong bills, feet; highly social
Cinclidae	1		1		Dippers	Subtropical white-water streams; feed at water's edge; sometimes swim
Troglodytidae	23		23		Wrens	Noisy; insectivorous thicket dwellers; many highly social
Mimidae	1			1	Catbird	Inconspicuous thicket dwellers; insects and fruit
Turdidae	15		11	4	Thrushes, robins, solitaires	Canopy, understory, or open areas; fruit, invertebrates; notable songsters
Sylviidae	4		4		Gnatcatchers, gnatwrens	Small insectivores (gleaners); canopy or thickets
Bombycillidae	3		2	1	Silky-flycatchers waxwings	Flocking frugivores; mostly in canopy
Vireonidae	16	1	8	7	Vireos	Small, strong-billed leaf gleaners and frugivores
Parulidae	48		12	36	Warblers	Small, fine-billed (most); glean or sally; insects, some nectar and fruit
Icteridae	19	1	14	4	Orioles, caciques, blackbirds	Sharp-billed, various sizes; insectivores or omnivores; variety of social systems
Zeledoniidae	1		1		Wrenthrush	Small highland thicket dwellers
Coerebidae	7		7		Honeycreepers	Small, sharp-billed omnivores or nectarivores
Thraupidae	45		42	3	Tanagers	Frugivores or omnivores; often colorful; many heavy-billed
Fringillidae	49		46	4	Grosbeaks, finches, sparrows	Conical-billed seed or fruit eaters
Ploceidae	1		1		Old World sparrows	Conical-billed urban omnivores and granivores

^a Número de especies en la familia de Costa Rica.

^b Visitantes y residentes hereditarios: presentes en Costa Rica solamente por raza, luego parten.

^c Residentes permanentes: presentes por un año, incluyendo la herencia.

^d Visitantes y residentes no hereditarios: presentes por un año o parte de un año (generalmente aves jóvenes) pero no heredan; incluye generalmente emigrantes del Norte. Esta y las otras dos columnas anteriores podrían agregarse a más de una de las especies, porque algunas especies ocurren en más de una categoría (a menudo diferentes subespecies).

^e Características representativas, morfológicas, ecológicas y de conducta de la familia representada en Costa Rica.

sobre fenómenos de poblaciones, tales como sistemas sociales, repertorios de comportamiento o sistemas de explotación, ya que muchos de estos temas se verán en las descripciones de las especies representativas. Espero que este ensayo ayude a estimular y a orientar alguna investigación significativa sobre las aves de Costa Rica.

COMPOSICION Y AFINIDADES DE LA AVIFAUNA

Grupos taxonómicos principales y sus relaciones

El cuadro 10.1 muestra un esbozo rápido de la avifauna de Costa Rica por familias. El primer grupo

grande de familias desde *Tinamidae*, a *Rynchopidae*, incluye las grandes aves terrestres (*Tinamus*, *Galliformes*, buitres y aves de presa diurnas) y aves acuáticas, el resto. La mayoría de estas familias tienen largos historiales de fósiles y de distribución cosmopolita o pantrópica. Son excepciones *Eurypygidae* (ave de sol) y *Aramidae*; ramas laterales especializadas del orden Gruiformes (ráldidos y grullas) de amplia distribución. Los *Cathartidae* y *Cra-cidae* están actualmente limitados al Nuevo Mundo, pero los fósiles indican que tuvieron una amplia distribución en el pasado. Los tinamus son peculiares, considerados por algunos muy cercanos a los grandes "ratiles" (aves no voladoras como rhea, avestruz, etc.) y por otros a galliformes; a menudo se les considera como las aves vivientes más primitivas.

Las familias en el próximo grupo, desde *Columbidae* a *Picidae*, son a menudo llamadas los “no passeriformes” superiores”. La mayoría son cosmopolitas o pantropicales aunque hay también un contingente grande de endémicos del Nuevo Mundo (colibríes, momotos, jacamares, tucanes, Bucos y Nictibios). De estos, sólo los primeros han invadido Norte América al Norte de México. Las otras familias incluyen principalmente aves especializadas insectívoras o frugívoras o de ambas clases: Son depredadoras sedentarias que cazan insectos grandes, vertebrados pequeños y, algunas veces, frutas. En los trópicos del Viejo mundo hay tipos ecológicos análogos, pero no así en las zonas templadas.

El resto de las familias se encuentra dentro del enorme orden de los *Passeriformes*, las aves percheras o “passerinas”, que incluyen más de la mitad de las especies de aves vivientes. Este orden evidentemente ha sufrido una mayor y muy reciente radiación adaptativa y es probable que aún esté evolucionando rápidamente en el presente; las divergencias morfológicas dentro del orden son relativamente menores y las relaciones de muchas familias y géneros permanecen controversiales. (Debido a su pequeño tamaño, los passerinos también tienen una historia fósil muy pobre y muchos grupos pueden ser más viejos de lo que se creía).

A la clasificación de los paserinos a nivel de familias se le ha asignado hasta ahora un énfasis equivocado sobre un único carácter, la morfología de la siringa —el órgano productor de sonido (otro nombre para los paserinos es “aves canoras”). Las familias, desde *Dendrocolaptidae* a *Tyrannidae*, tienen la siringa más simple, supuestamente “más primitiva”, y se les llama colectivamente los “Suboscines”; el resto de las familias tienen una siringa más elaborada y constituyen supuestamente el más avanzado de los “Oscines”. Convencionalmente, se dice que la historia evolutiva de los Passeriformes ha estado compuesta, principalmente, por el reemplazo de los suboscines primitivos por los más avanzados oscines en todo el mundo. Esta interpretación ha sido recientemente impugnada, tanto morfológica como lógicamente. Resulta que

los suboscines tienen un aparato del oído medio avanzado derivado; mientras que el de los oscines sigue el patrón general de las otras aves (Feduccia 1977). En Sur América no hay evidencia de que numéricamente los suboscines estén declinando, aun por la influencia humana o por condiciones anormales del clima (Willis 1976). Estos autores, sugieren que los oscines y los suboscines representan líneas evolutivas separadas que han desarrollado diferentes adaptaciones morfológicas para producir y recibir sonidos, quizás relacionadas con los supuestos hábitats originales de cada grupo: el interior del bosque tropical para los suboscines, hábitat no boscoso (¿o dosel?) para los oscines. Ciertamente los aspectos acústicos de estos hábitats son diferentes (Morton 1975).

Excepto por dos familias pequeñas paleotropicales de afinidades dudosas, los suboscines son un grupo del Nuevo Mundo y sólo *Tyrannidae* se extiende bien en Norte América. Entre los oscines de Costa Rica, las familias *Hirundinidae* a *Bombycillidae*, además de los *Ploceidae* y algunos de la familia heterogénea *Fringillidae*, son más diversos en el Viejo Mundo (excepto los Troglodites y Mimidae). El resto, los *Vireonidae* y *Fringillidae* restantes, están todos estrechamente emparentados y representan la mayor radiación de oscines en el Nuevo Mundo. Colectivamente, se los llama los “oscines de nueve primarios” (la mayoría de las aves tienen diez plumas primarias en cada ala; también los vireos, pero la décima primaria es muy pequeña). Supuestamente, el grupo *Fringillidae* es un grupo diverso que incluye contingentes de nueve y de diez primarias, posiblemente originarios del Nuevo y del Viejo Mundo. Generalmente se cree que las aves que se alimentan de semillas han tenido una radiación muy reciente, ya que las gramíneas no eran abundantes sino hasta el Plioceno.

Afinidades de especies residentes y migratorias

Como un primer paso hacia la división ecológica de la avifauna de Costa Rica, podemos separar las especies residentes de las migratorias y visitantes. Hay diferencias

Group	Permanent Resident Only	Breeding Resident Only	Resident and Migrant Populations	Nonbreeding Migrant or Visitant Only	Nonbreeding Summer Population	Total Species
Water birds	39	1	14 +	96	40 +	150
Land birds: nonpasserines	229	2	9	18	0	258
Land birds: suboscines	151	3	2	11	0	167
Land birds: oscines	172	1	3	69	0	245
Totals	592	7	28	193	40 +	820
		627				Total avifauna
		Total breeding avifauna		221		Total migrant avifauna

NOTA: Cifras son el número de especies.

Cuadro 102. Patrones de distribución estacional de diversos grupos taxonómicos y ecológicos de aves de Costa Rica.

notables entre las aves acuáticas y terrestres, los oscines y los suboscines, con respecto a la migración (*Cuadro 10.2*). La gran mayoría de las aves acuáticas de Costa Rica son migratorias: la mayoría de las aves de agua dulce (patos, garzas, etc.) y las aves costeras y sus parientes cercanos (gallinitas, chorlitos, gaviotas, golondrinas de mar, etc.) anidan en Norte América, mientras que las aves marinas (paños, golondrinas, pelícanos, fragatas, etc.) anidan en lugares tan dispersos como el Cabo Hornos, Perú, Nueva Zelanda, Islas Galápagos, Panamá, Baja California, y Alaska. En algunos grupos, especialmente en las garzas, una pequeña población puede anidar en Costa Rica (Leber 1980) pero, la gran mayoría anida en Norte América y pasa el invierno nortero en los trópicos. La mayoría de las aves migratorias de agua dulce (excepto los patos) y muchas aves costeras, las gaviotas y las golondrinas de mar, permanece durante todo el año en Costa Rica, pero aquellas aves que se encuentran aquí durante el verano nortero no anidan aquí, pues son juveniles. Muchas de estas especies maduran muy lentamente (muchas garzas y gaviotas, etc.), anidan en áreas del alto riesgo, como la Tundra Artica (aves costeras, págalos, etc.). Así, el éxito reproductivo de los pájaros jóvenes sin experiencia probablemente sería bajo en todo caso, y no les sería provechoso el migrar hacia el Norte durante su primera primavera.

Entre las aves terrestres, sólo algunos de los no paseriformes son migratorios, sin embargo, algunas de sus migraciones son espectaculares (v. g. Halcones, Buteo, buitres). Los mosqueros son los únicos migrantes de largas distancias entre los suboscines: virtualmente todos los que anidan en el este y en el centro de Norte América llegan a Costa Rica. Entre los oscines, muchas especies emigran, incluyendo la mayoría de la reinitas y golondrinas. A diferencia de las aves acuáticas, las aves terrestres migratorias no permanecen todo el año en Costa Rica: los juveniles migran al norte, durante su primer año con las aves mayores, y son aptas para la cría. Sin embargo, muchas aves terrestres pasan 6 ó 7 meses del invierno en el trópico —más de lo que pasan en sus territorios de crianza del norte. Además, la gran mayoría tiene parientes cercanos que son residentes en los trópicos: no hay lagunas taxonómicas entre residentes y migratorios terrestres (Stiles 1979a). La mayor excepción es la familia Parulidae en la que la mayoría de las especies y muchos géneros enteros son migratorios. Sin embargo, se cree que esta familia tuvo su origen en Centro América, adoptando los hábitos migratorios muy temprano y cumplió su radio de acción extensivamente en el Pleistoceno, conforme los períodos glaciales e interglaciales produjeron contracciones y expansiones en sus territorios de crianza (Mayr 1946; Mengel 1964). Esto sugiere que es incorrecto considerar al menos las aves migratorias terrestres como un elemento “extraño”, superpuesto sobre la avifauna tropical “endémica”: ambos son parte integral de la avifauna costarricense.

ZOOGEOGRAFIA DE LAS AVES DE COSTA RICA

Consideraciones históricas

En la actualidad, la teoría de que hubo tierra firme continua desde Norte América hasta por lo menos al norte de Nicaragua durante todo el Terciario está adaptada; así como que durante el Plioceno medio esta tierra se extendió hasta el Centro de Panamá, y que el último paso marino entre Centro y Sur América se cerró al final del Plioceno (Howell 1969). El área desde el sur de México al norte de Nicaragua se denominó “Centro América Nuclear” o “Norte América Tropical” puesto que esencialmente fue una península tropical de Norte América durante el Terciario y se cree que ahí fue el centro de origen de tales grupos como parúlidos, momotos, y troglodítidos, a la vez que fue el centro de radiación en el Nuevo Mundo de los cuervos (Mayr 1946, Howell 1969).

La historia geológica del área al sur de “Centro América Nuclear” no está bien definida. Durante la mayor parte del Terciario, el sur de Centro América era un arco de islas atravesado hasta por tres rutas marítimas grandes, aunque aparentemente no existió una única ruta continua durante todo el Terciario; quizá existió brevemente un puente terrestre continuo entre Norte y Sur América durante el Eoceno (Haffer 1974). Según la opinión general, la región era tectónicamente inestable durante el Terciario, pero la ausencia de una barrera acuática permanente permitió al menos un intercambio avifaunístico intermitente durante esta época. Esto hizo posible los arribos tempranos y las extensas radiaciones secundarias en Sur América de grupos holárticos tales como los “túrdidos” y las golondrinas; sucedió lo contrario con las aves insectívoras de Norte América ya que casi todas son de origen Neotropical (incluyendo a Centro América) (Snow 1978). La orogénesis de los Andes al final del Plioceno restringió enormemente el intercambio faunístico entre Centro América y la Amazonia; las especies modernas de Centro América, de reciente derivación, tienen sus afinidades más estrechas con las avifaunas trasandinas al norte y al oeste de estas montañas (Haffer 1974).

Las actuales tierras altas de Costa Rica y Chiriquí, un arco de islas volcánicas en el Oligoceno, surgieron como una cordillera independiente durante el Mioceno; otro levantamiento en el inicio del Pleistoceno dio a estas tierras altas su forma actual (Wolf 1976). Intermitentemente aisladas por vías marítimas al norte y al sur durante el Terciario, estas tierras altas llegaron a ser el mayor centro de especiación y de diferenciación de las aves. En el Pleistoceno, hubo glaciares en la parte alta de la Cordillera de Talamanca, y la vegetación de páramo probablemente se extendió hasta los 2.000 m de altura o aún más abajo (Wolf 1976). Durante los períodos glaciales el bosque tropical de bajura estuvo reducido, probablemente, a unos pocos parches o “relictos”. En el sur de Centroamérica, tales relictos se localizaron probablemente en la región de Golfo Dulce así como cerca de las costas caribeñas de Nicaragua o de Costa Rica, o en ambas costas, y en el Darién de Panamá (Haffer 1974; Müller 1973).

Estos bosques se extendieron durante los períodos interglaciales más cálidos y húmedos; los períodos recurrentes de aislamiento y de unión de estos relictos, sin duda, produjo una especiación en las aves y en otros grupos (Haffer 1974).

Patrones Contemporáneos de Distribución

En su resumen geográfico de la avifauna residente de Costa Rica, Slud (1964) reconoció cuatro grandes "zonas aviraunistas" que corresponden aproximadamente a las mayores subdivisiones geográficas del país: las tierras bajas del Pacífico norte, las tierras bajas del Pacífico Sur, las tierras del Caribe y las tierras altas de Costa Rica-Chiriquí.

La avifauna de tierras bajas más sobresaliente es de las bajuras del Pacífico norte —el bosque seco (y húmedo) tropical. Esta avifauna de "Guanacaste" es, en la actualidad, el segmento más sureño de la avifauna de bosque seco de Centroamérica, que se extiende al norte por el Pacífico hasta Sonora, México y alcanza su máxima diversidad aproximadamente desde Oaxaca, a través de El Salvador. Esta es la avifauna de bajura más pequeña de Costa Rica, compartiendo algunas pocas especies con otros sectores del país. Estas especies compartidas entre el bosque seco y las zonas de vida más húmedas, generalmente, se encuentran en áreas abiertas o alteradas o en el bosque (v. g., *Todirostrum cinereum* y *T. sylvia*). Las especies del bosque seco pueden, por tanto, dispersarse hacia áreas más húmedas al avanzar la deforestación, como ha ocurrido en la Meseta Central.

Los mayores hábitats para aves de esta zona son bosques tropicales caducifolios, bosques perennifolios ribeños y en sabanas sujetas a quemadas periódicas. En la cuenca del Tempisque en un extremo sistema de pantanos y lagunas estacionales (que hoy día se están drenando), existe la más rica avifauna de agua dulce de Centroamérica. Durante los 6-7 meses severos de la estación seca, casi todos los árboles pierden sus hojas (excepto en ambientes ribeños) y muchos florecen; muchas lagunetas y pantanos se secan y disminuyen los recursos alimenticios de muchas aves (insectos y muchas frutas; cf. Janzen and Schoener 1968). Las aves de bosques secos (y las acuáticas) soslayan estos cambios, ya sea cambiando de hábitat o de dieta o por migración. En esta zona hay muchas especies migratorias que pasan el invierno en Sur América, así como contingentes más grandes de aves migratorias norteamericanas que en cualquiera otra región de Costa Rica (cuadro 10.2). Un gran número de especies se traslada hacia hábitats ribereños durante la estación seca, luego vuelven al bosque seco al iniciarse las lluvias (*Thamnophilus doliatus*).

Dado las similitudes en clima, hábitats y avifauna las tierras bajas del Caribe y del Pacífico Sur pueden ser consideradas bajo una sola clasificación (cf. Muller 1973). El tipo de hábitat principal es el bosque tropical muy húmedo o pluvial, cuya característica perennifolia refleja la estación seca relativamente moderada y corta. La avifauna de estas zonas muestra una mayor afinidad con la

de Sur América que con aquellas de Guanacaste, especialmente en los grupos neotropicales bien representados como los hormigueros, jacamares, tucanes, tanagaras, (Howell 1969).

A lo largo de la vertiente Atlántica de Centro América, se extienden los bosques tropicales perennifolios casi ininterrumpidamente desde el Norte de Colombia hasta el Sureste de México. En general, la avifauna llega a ser progresivamente más pobre y los elementos suramericanos más diluidos por especies endémicas de Centro América y por especies de afinidad norteamericana, conforme se traslada uno a lo largo del istmo, aun sin la discontinuidad obvia del hábitat. Muchas especies escasamente llegan a Costa Rica (v.g., *Dysithamnus puncticeps*, otras hasta la latitud de Limón (v.g., *Pionus menstruus* o no llegan siquiera a Nicaragua (v.g., *Myiornis atricapillus*). La mayoría de las especies de la avifauna del bosque pluvial de Costa Rica se extiende del sureste al noroeste de Sur América, aunque algunas son representantes centroamericanos de géneros sureños (v.g., *Phloeocastes*, *Campophilus guatemalensis*, *Aphanotricus capitalis*) que, evidentemente, se diferenciaron en los refugios forestales del Pleistoceno (Müller 1973).

En la vertiente del Pacífico, se encuentra el bosque muy húmedo tropical (o se encontraba hasta recientemente) sólo desde Parrita hacia el sur hasta el oeste de Chiriquí en Panamá. Esta área está aislada del cuerpo principal del bosque tropical muy húmedo en la vertiente del Caribe por bosques secos y sabanas hacia el norte y hacia el sur y por la cordillera de Talamanca en el este. Este aislamiento quizá, data desde los refugios del Pleistoceno, y se refleja en su avifauna: muchas especies sedentarias tropicales comunes de la vertiente atlántica (hormigueros, tanagaras, momotos, tucanes, etc.) no se encuentran en los bosques de Golfo Dulce. Sus lugares en la avifauna pueden ser ocupados por especies o subespecies endémicas (v.g., *Thryothorus semibadius* reemplaza a *T. nigricapillus*; *Thamnophilus bridgesi* reemplaza a *T. punctatus*) o por especies de elevaciones medias que aquí se extienden hasta las tierras bajas, pero no hacia la vertiente Atlántica (v.g., *Dysithamnus mentalis*, *Momotus momota*). Muchas especies del Atlántico no tienen reemplazos obvios (v.g., *Phaenostictus mcleannani*, *Mitrospingus cassinii*) y el total de la avifauna del área de Golfo Dulce es menor (cuadro 10.3). También hay menos emigrantes norteamericanos, reflejando el relativo aislamiento de las mayores rutas de migración a lo largo de la costa caribeña. Estudios comparativos autoecológicos en las tierras del Caribe y del Golfo Dulce ofrecen numerosas oportunidades para evaluar los conceptos de equivalencia ecológica y la descarga competitiva.

La región General-Térraba incluye una pequeña aunque interesante "sub-zona" de la avifauna del Pacífico suroeste. Esta región enclavada recibe menos precipitación, especialmente durante la estación seca, que aquellas áreas que la rodean debido a las barreras interpuestas por las cordilleras de Talamanca y la Costeña. Los charrales y las sabanas (ya sean antropogénicas o no

permanece en controversia) han persistido en esta región por largo tiempo y muchas aves suramericanas de sabanas (v.g., *Synallaxis albescens*, *Emberizoides herbicola*) alcanzan su límite norte aquí. La deforestación en las tierras bajas del Golfo Dulce también ha permitido la invasión de esta región por muchas especies sureñas de áreas abiertas en donde se han multiplicado rápidamente (v.g., *Milvago chimachima*; cf. (Kiff 1975; Skutch 1971).

Las tierras altas de Costa Rica-Chiriquí forman una unidad avifaúnica bien definida. Unas 50 especies y 75 subespecies, más de la mitad de la avifauna, son endémicas de estas tierras altas (Slud 1964). En general, el nivel de endemismo es más alto en paserinos que en los no paserinos (excepto en los colibríes); no es sorprendente, que aquí también sea más alto el número de especies restringidas a elevaciones altas que en especies con amplio ámbito altitudinal (Wolf 1976). Las afinidades avifaúnica en su mayoría son principalmente suramericanas: aproximadamente hay tres veces más especies que alcanzan su límite norte aquí que las especies que alcanzan su límite sur (Slud 1964). Sin embargo, las afinidades geográficas de la avifauna cambian con la altitud. La rica avifauna del bosque nuboso de elevaciones bajas y medias es casi exclusivamente de derivación suramericana, pero, la proporción de especies con afinidad sureña (sensu Howell 1969) disminuye agudamente en las elevaciones altas. Muchos grupos tropicales, tales como los hormigueros, bucónidos, manacas, difícilmente penetran en los bosques, o llegan sólo a elevaciones medias. En las alturas mayores, la avifauna consiste principalmente de oscines y otras especies de grupos de amplia distribución o claramente de afinidad norteña (v.g., *Junco vulcani*, *Melanerpes formicivorus*, etc.). Evidentemente, la rica avifauna del páramo de Los Andes no ha podido colonizar estas alturas. Por otro lado, los grupos norteños, sin duda, llegaron durante un intermedio glacial y se quedaron como poblaciones, retirándose, paulatinamente, a elevaciones mayores con la llegada de los períodos postglaciales más cálidos.

Distribución altitudinal

Generalmente, es difícil definir franjas o zonas altitudinales en la mayoría de tierras altas de Costa Rica. Los patrones de reemplazo altitudinal de congéneres varían entre los diferentes géneros y, a menudo, no coinciden (fig. 10.1). Esto, sin duda, refleja el hecho de que diferentes grupos responden a diferentes aspectos del hábitat que puede cambiar a diferentes tasas o en diferentes lugares a lo largo del transecto altitudinal. Porejemplo, conforme se asciende la Cordillera de Talamanca, los robles dominan el dosel del bosque y los bambúes del sotobosque, aunque este cambio puede ocurrir gradual o súbitamente a diferentes elevaciones o a diferentes grados de inclinación de las pendientes. *Catharus frantzii* es reemplazado bastante abruptamente por *C. gracilirostris* conforme el bambú domina en el sotobosque. Sin embargo, *Henicorhina leucophrys* (Soterré de Selva pechigris) se presenta abundantemente desde las elevaciones medias hasta bien adentro de la zona de bambú, siendo reemplazado por *Thyorchilus browni* únicamente en las alturas mayores. Algunas especies del dosel son afectadas por otros parámetros del hábitat, tales como el volumen y clases de epífitas (v.g., gran cantidad de Furnariidae).

Estos patrones avifaúnicos de reemplazo, complejos y sutiles, también fueron encontrados en un transecto altitudinal en Los Andes por Terborgh (1971) y por Terborgh y Weske (1975) quienes eventualmente llegaron a la conclusión de que muchos factores, especialmente la competencia interespecífica, eran importantes en la limitación de la distribución altitudinal de las aves. Algunos patrones altitudinales de reemplazo de congéneres en la avifauna de Costa Rica, también sugieren una competencia (fig. 10.1) aunque se carece de pruebas directas. En otros casos (v.g., *Tangara*) muchas especies parecen responder similarmente, quizá, a parámetros discontinuamente variantes de hábitat. Es notable el número de especies restringidas a la zona entre los 600-1.400 m en la vertiente del Caribe: muchas especies de *Tangara*,

	Golfo Dulce	Northeastern Costa Rica
Permanent resident water birds	22	18
Permanent resident land birds	216 ^a	235 ^a
Breeding residents	3	1
Winter resident land birds	29	32
Migrant land birds from North America	27	35
Altitudinal migrants	3	14
Endemic species	8	0
Endemic subspecies	10	0
Species at northern limit of range	10	18
Total	365	385

NOTA: El área de Golfo Dulce incluye Palmar-Coto y la Península de Osa; por el noreste de Costa Rica se entiende el área entre La Selva y Tortuguero: las Llanuras de Tortuguero y las Llanuras de Sarapiquí. Estas áreas son aproximadamente del mismo tamaño (ca. 2,500 km²).

^a Incluyen especialistas en mangle.

Tabla 10.3. Características de avifauna y niveles de endemismo: NE de Costa Rica comparado en la Región del Golfo Dulce.

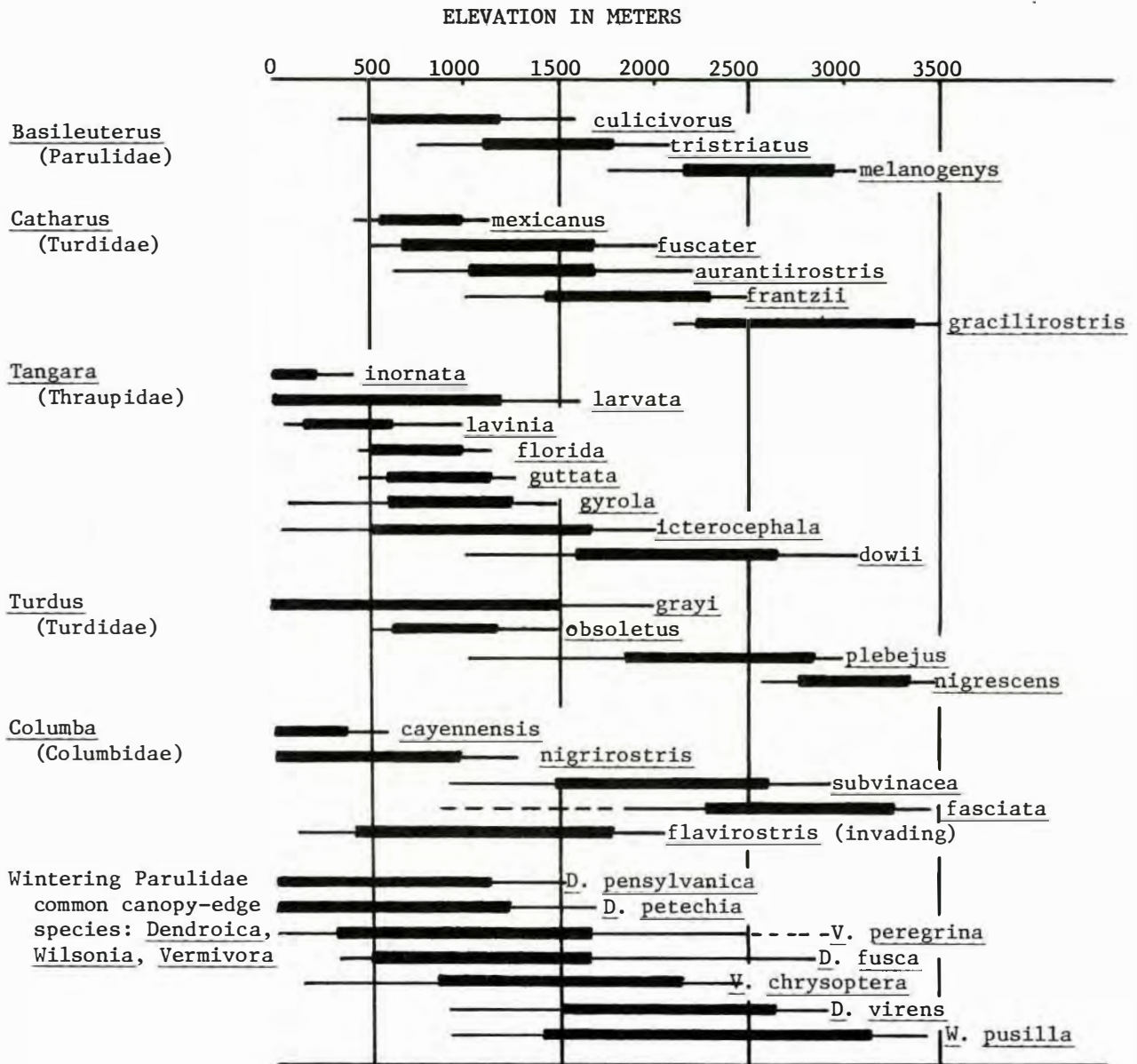


Fig. 10.1 Ambitos altitudinales de los miembros de ciertos géneros de aves de la Vertiente Atlántica de Costa Rica.

Buthraupis, el mosquero *Philoscarter*, varios colibríes, etc. Los bosques nubosos más húmedos se encuentran en estas alturas, y también en Los Andes este tipo de vegetación tiene una avifauna especialmente rica. (Terborgh 1977).

Relaciones de hábitats y distribución

El bosque tropical contiene muchos tipos de hábitats estructurales: el dosel del bosque, el interior del bosque, el borde del bosque y el "no bosque", relacionados con la posición y la orientación de la interfase follaje-aire (fig. 10.2; Stiles 1979a). Los claros naturales y bordes son parte integral de la dinámica propia del bosque; para muchas

plantas y animales son necesarios para poder vivir en áreas boscosas (Stiles 1975; Hartshorn 1978; Schemske y Brokaw 1981). Los claros naturales varían grandemente en tamaño y permanencia desde los producidos por la caída de árboles pequeños hasta los de grandes árboles, y a las orillas de las quebradas, hasta áreas extensas a lo largo de ríos que se mantienen en etapas iniciales de sucesión temprana por inundaciones periódicas. Muchas especies consideradas en la actualidad como aves de "crecimiento secundario" o de "charral" estuvieron limitadas a tales hábitats ribeños en el pasado (Terborgh y Weske 1969). Dada la dinámica y la naturaleza tipo mosaico del bosque, no creo que sea lógico limitar el mote de "aves del bosque" a aquellas especies que se encuentran únicamente en el

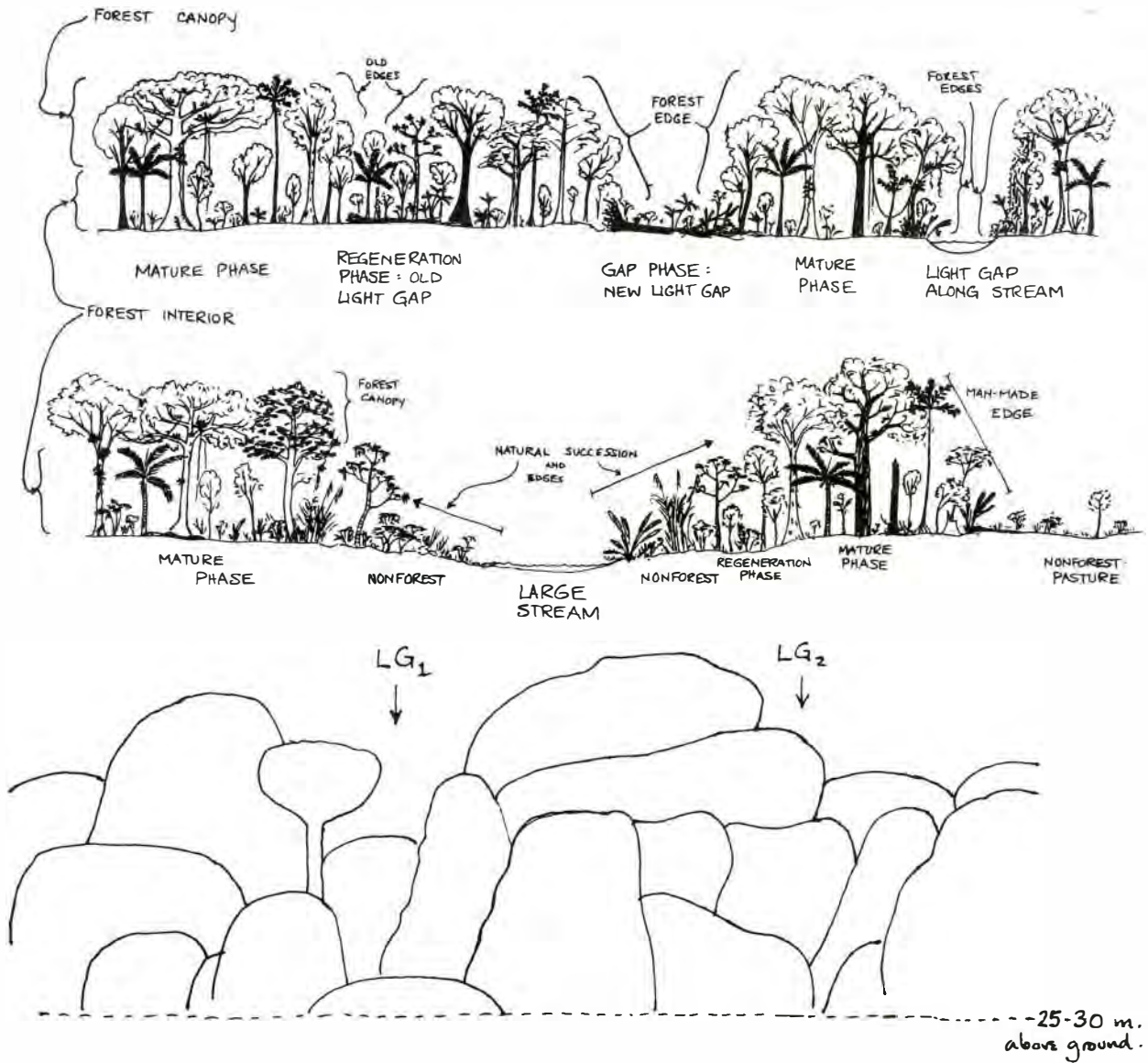


Fig. 10.2 a) Mosaico del bosque: clases de hábitats de las aves. b) Configuración del dosel del bosque en Finca La Selva como se ve desde una plataforma a 30 m sobre el suelo, hacia el noreste. Nótese la presencia de un claro de tamaño considerable de aparente formación reciente (LG₁) y, al frente hacia la derecha y claro de mayor edad que en la actualidad está en la fase avanzada de regeneración (LG₂). Nótese también la cantidad de "borde" vertical en el dosel en sí.

interior de una fase madura del bosque (Sensu Hartshorn 1978, 1980); como ha sido la costumbre de otros autores (v.g., Slud 1964; Terborgh 1977). De manera inversa, para mí, el término "ave de fuera del bosque" debería limitarse a aquellas especies que requieren áreas extensas en donde la interfase follaje-aire está muy cerca del suelo. Con la deforestación y los cambios en el hábitat producidos por el hombre, las poblaciones de estas especies, así como el ámbito de su distribución, se están incrementando explosivamente, hoy día, lo que no se ha tomado en cuenta en estudios de su ecología y de sus sistemas sociales (v. g., Pulliam 1973).

La naturaleza pasajera, heterogénea e impredecible de muchos hábitats de claros, debe haber colocado a

muchas de las aves bajo presiones de selección muy diferentes de aquellas que afectan las especies del interior del bosque adyacente. Una alta movilidad y flexibilidad en el comportamiento o en el sistema social y una alta tasa de reproducción, pueden haber sido atributos importantes de las especies que deben "saltar" continuamente hacia nuevos claros conforme crecen las especies más viejas. Muchas de estas especies (incluyendo la mayoría de las "no-forestales" o las de "crecimiento secundario"), se encuentran en ámbitos altitudinales o de humedad muy amplios (v.g., *Turdus grayi* desde el nivel del mar a los 1.800 m en zonas de vida tanto secas como húmedas). Estas especies, a menudo, pueden cruzar extensiones considerables de bosque: uno puede capturar con red fina a semilleros como

	Tortu- guero (T)	La Selva (LS)	Virgen del Socorro (VS)	Muñeco (M)	Cerro Chom- pipe (CC)	Villa Mills ^a (VM)	Osa ^b (O)	Santa Rosa (SR)	Palo Verde (PV)	San Vito (SV)	Monte- verde ^c (MV)	San José (SJ)
Slope and elevation ^d	C, 5	C, 100	C, 900	C, 1,600	C, 2,250	D, 3,000	P, 100	P, 150	P, 20	P, 1,150	P, 1,500	P, 1,150
<i>Permanent residents</i>												
Nonpasserines	75	96	64	42	24	17	98	67	61	70	63	23
Suboscines	59	73	62	39	18	7	61	30	29	64	37	10
Oscines	56	66	76	52	32	24	57	33	31	72	47	32
<i>Winter residents</i>												
Nonpasserines	2	3	2	3	3	1	3	5	7	1	4	1
Suboscines	3	5	2	1	0	0	3	5	4	3	1	2
Oscines	24	24	20	10	6	2	23	26	26	23	13	24
<i>Breeding residents</i>												
All groups	1	1	1	1	0	0	3	5	5	3	3	3
<i>Total resident land birds</i>												
All groups	220	268	227	147	83	51	248	171	163	236	168	95

^a Includes area below timberline, down to Villa Mills road camp.

^b Excluding mangrove specialists and species restricted to elevations over 200 m.

^c From the top of the community to the continental divide.

^d C = Caribbean slope; P = Pacific slope; D = on the continental divide. Elevations are given in meters (mean for each locality).

Cuadro 10.4. Afinidades taxonómicas entre residentes permanentes y de invierno en varias localidades costarricenses.

Sporophila dentro del bosque, pero no capturará así a pájaros hornigueros en potreros.

En contraste, las aves del interior del bosque vivieron en un hábitat esencialmente continuo hasta muy reciente. Es probable que hubiera muy poca selección para la dispersión en sí: el comportamiento sedentario de las aves del bosque y su renuencia a cruzar los claros es proverbial (v.g., Willis 1974). La mayoría de estas especies tienden a tener nidadas pequeñas y a sufrir una depredación intensa de sus nidos (Skuth 1966; Cody 1966), de manera que las poblaciones de aves del bosque están más expuestas a sufrir extinciones locales o interrupciones en el flujo genético (MacArthur 1972), permitiendo la diferenciación local, y, a veces, la especiación (cf. Diamond 1973). La mayoría de las especies del interior del bosque y algunas del dosel se encuentran así muy restringidas en sus ámbitos ecológicos y geográficos. En efecto, son "específicos" con respecto a zonas de vida, mientras que las especies de fuera del bosque, "específicas del hábitat", pueden ocupar su hábitat preferido o de configuración de follaje en un amplio ámbito de las zonas de vida. Muchas aves acuáticas son también "específicas del hábitat" en este sentido. Me di cuenta de esto hace algunos años en una corta visita a Colombia; ahí vi más de 75% de aves de áreas abiertas y de charral, pero sólo alrededor de un tercio de las aves de bosque se encuentran en hábitats comparables en Costa Rica.

Las lagunas distribucionales, sin embargo, de ningún modo son una propiedad exclusiva de las aves del bosque. Los patrones históricos de expansión y

contracción del hábitat son responsables en muchos casos de los relictos de poblaciones de aves nortefías en los montes altos. Otro caso es el *ictérido* de sabana *Icterus chrysater* que en la actualidad esquivó a Costa Rica en su distribución aunque tal vez existió aquí en los períodos glaciales más fríos y secos, cuando las sabanas eran más extensas (Muller 1973). La presencia de un congénere similar, en posible competencia intragenérica, puede ser el responsable de algunas de estas lagunas, como es un buen ejemplo el pequeño mosquerito *Ornithion semiflavum*, de los extremos noreste y sureste de Costa Rica, pero que es reemplazado por *O. brunneicapillum* en el resto de la vertiente del Caribe. Sin embargo, cuando hay una laguna grande de distribución en un hábitat esencialmente continuo, sin la intervención obvia de un competidor, el ave en cuestión generalmente habita en el bosque—por ejemplo, *Automolus rubiginosus* (no colectado entre Nicaragua centro y sur de Costa Rica). Este furnárido, común y accesible en San Vito, bien amerita estudios adicionales sobre este tema.

LAS COMUNIDADES DE AVES DE COSTA RICA

Ha habido muchos estudios sobre las comunidades de aves tropicales para compararlas con las de zonas templadas, con el fin de explicar algún aspecto de la "diversidad de especies". Mi preocupación aquí es hacia las comunidades de aves de Costa Rica en sí, pero haré en esta y en otras secciones más adelante muchos comentarios con respecto a comparaciones de zonas tropicales y templadas. Karr (1971, 1975) ha escrito buenas revisiones sobre este tema.

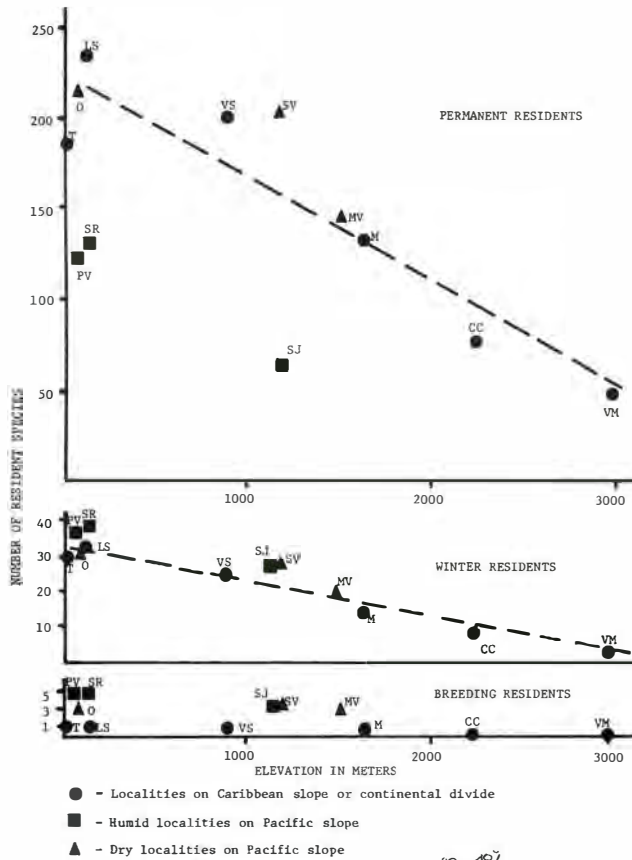


Fig. 10.3 Número de taxa residentes en varias localidades de Costa Rica (aves terrestres). Las localidades son: LS=Finca La Selva; O= Península de Osa; VS=Virgen del Socorro; SV=San Vito; MV=Monteverde; M=Muñeco; CC=Cerro Chompipe; VM=Villa Mills; SR=Parque Nacional Santa Rosa; PV=Palo Verde; SJ=San José; T=Parque Nacional Tortuguero.

Tendencias en el número de especies

Se han usado dos clases de datos para la evaluación de la riqueza y de la diversidad de las especies de las comunidades de aves de América Central: las listas de especies se derivan de observaciones cualitativas a largo plazo (Slud 1960, Stiles 1979) y de censos cuantitativos a corto plazo en pequeñas áreas de estudios (Oriana 1969, Karr 1971). Es más probable que los primeros incluyan secciones transversales representativas de los hábitats localmente disponibles, en especial con respecto al mosaico dinámico del hábitat de los bosques tropicales, aunque tales datos sólo permiten un análisis estadístico limitado. La segunda técnica arroja más datos cuantitativos, permitiendo los cálculos de diversidad de especies, si se resuelven las dudas sobre el "status" de la diversidad. Sin embargo, en ningún estudio se ha evaluado el uso del hábitat total del bosque por las aves: la mayoría de estos estudios tratan sobre una pequeña parcela durante la fase madura del bosque en cada localidad. Los conceptos como "escasez" se pueden definir con precisión en estos estudios pero pierden su significado biológico excepto en el sentido del "uso de la parcela de estudio" (v.g., Karr 1977). Una

tercera técnica, usada por Pearson (1975), para estudiar las comunidades de aves del Amazonas consiste en registrar las especies a lo largo de transectos extensos a través de un espectro representativo del hábitat, donde cada especie está clasificada según la facilidad con que se le encuentra (Emlen 1971). Este método, junto a la clasificación dinámica del hábitat, puede dar datos óptimos sobre la estructura de la comunidad de aves. Estudios interesantes y de corto plazo, podrían ocuparse de la utilización por la avifauna de las diferentes clases de claros o fases de la regeneración del bosque (cf. Hartshorn 1978). Las capturas con redes finas han sido usadas para suplementar varios métodos de observación, pero aún quedan problemas, al comparar las dos clases de datos (Karr 1971). Finalmente, ningún estudio detallado y cuantitativo ha tomado en cuenta el efecto de las aves migratorias de invierno o de los demás residentes estacionales.

Las listas de especies de varias localidades permiten llegar a varias conclusiones sobre las variaciones en las comunidades de aves con respecto a la elevación y la humedad. El número de especies permanentes y residentes de invierno disminuye más o menos, en forma lineal, con la altitud en las zonas de vida húmedas en ambas vertientes de Costa Rica. (Considero residente a una especie si pasa regularmente 3 o más meses por año en un sitio determinado.) Se han propuesto muchas explicaciones para esta tendencia, la mayoría de ellas respecto de la relación inversa entre la temperatura y la altitud. Con el aumento en la altura disminuyen la productividad primaria, la biomasa de insectos, la abundancia de insectos grandes o nocturnos y los reptiles pequeños, así como el tamaño promedio de las hojas; el viento aumenta con la altura (Oriana 1969). Entre las aves, los suboscines disminuyen más rápido con la altura, seguidos por los no paserinos; los oscines predominan en las alturas mayores (cuadro 10.4).

Esta tendencia, sin embargo, no es enteramente uniforme, puesto que un gran número de especies no se da al nivel del mar (Tortuguero) sino hacia donde las tierras bajas se juntan a la cordillera Central (La Selva). También existe una saliente pronunciada en las elevaciones medias en el borde inferior del frío y húmedo bosque "nuboso" (ca. 1.000-1.200 m). Janzen (1973) encontró un pico entre la densidad de insectos (en vegetación primaria) y en la cantidad de especies a estas elevaciones; explica esto como una alta capacidad aprovechable de producción primaria en estas elevaciones debido al menor expendio de energía para el mantenimiento de las plantas en las noches frías. Además, esto podría aplicarse en una comparación de las aves de La Selva y Tortuguero: las noches de La Selva son definitivamente más frías. Sin embargo, también se encuentran en La Selva las especies de tierras altas en la parte inferior de su distribución altitudinal aunque no así en Tortuguero (v. g., *Xiphorhynchus erythropygius*); algunas especies por ejemplo, las que forrajean en tierra, encuentran que su hábitat en Tortuguero es limitado. Terborgh (1977) encontró una disminución similar en la cantidad de especies con respecto a la altura en Los Andes peruanos, así como un aumento en la diversidad y biomasa de las aves en

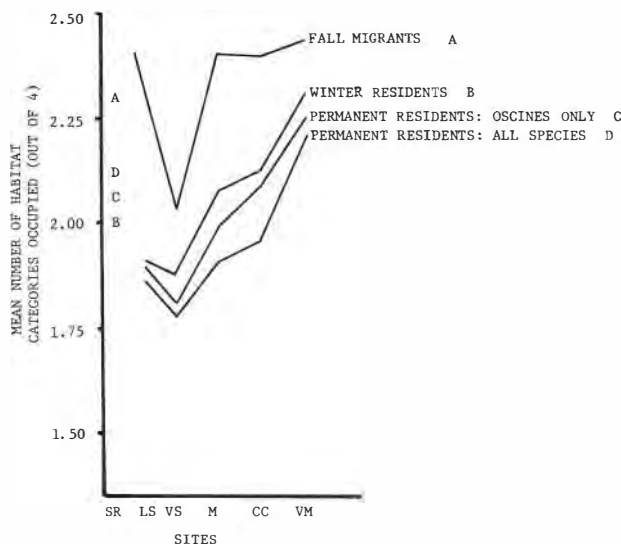


Fig. 10.4 Número medio de hábitats foliares ocupados por aves terrestres (de 4 posibles hábitats) en 6 sitios de Costa Rica.

elevaciones medias, pero solo con respecto a las capturas con redes finas; no se sabe cómo se puede comparar este aumento con lo encontrado por Janzen (1973) en insectos.

La Península de Osa tiene menos aves terrestres residentes que La Selva, reflejando su aislamiento, tanto de las fuentes zoogeográficas como de las mayores rutas de migración desde Norte América. Los dos sitios de Guanacaste tienen en forma considerable menos residentes permanentes, y más estacionales que las tierras húmedas bajas. Esto, tal vez, refleja la extrema estacionalidad de las lluvias, la caída de las hojas, la floración y la fructificación del bosque seco tropical. San Vito también tiene muy marcada estacionalidad seco-húmeda y una rica avifauna estacional, aunque las neblinas matutinas atenúan la estación seca; ahí el bosque es perennifolio y la avifauna es similar a la de las zonas de vida húmedas. San José se encuentra climáticamente entre San Vito y Guanacaste. Su bosque original es probable que fuera perennifolio pero, muchos de los árboles dominantes nativos y exóticos en el actual paisaje alterado por el hombre, son caducifolios en la estación seca; la avifauna es una versión enormemente empobrecida de la de Guanacaste.

Patrones de uso del hábito

La clasificación simplificada de la fig. 10.2 se usará para determinar las tendencias de uso de hábitat por las aves de Costa Rica. Muy pocas aves están limitadas a uno de los cuatro tipos de follaje; la moda es dos. La media de categorías de follaje ocupado aumenta con la altura tanto para los residentes permanentes como para los de invierno, aunque la mínima para ambos grupos ocurre en Virgen del Socorro (fig. 10.4). Los residentes de invierno tienden a ocupar unas pocas categorías más de follaje que los residentes permanentes pero, esta diferencia desaparece en su casi totalidad si únicamente se considera a los oscines

entre los últimos (la mayoría de los residentes de invierno son oscines). El follaje usado por los migratorios de otoño es más amplio y no se aumenta con la altura. Durante este tiempo, a menudo, se pueden ver migratorios (v.g., *Vermivora peregrina*) acompañando bandadas mixtas de especies dentro del bosque, mientras que durante la residencia de invierno estas especies se encuentran solo en la interfase aire-follaje.

En todas las localidades, la mayoría de las especies se encuentran en el borde del bosque (fig. 10.5), donde la interfase aire-follaje está muy inclinada y la luz directa del sol incide sobre un amplio ámbito vertical del follaje. Tales bordes ocurren en claros de varios tipos y a menudo están caracterizados por la maleza a nivel del suelo con gran cantidad de enredaderas, más arriba. La mayoría de las especies del dosel sigue la interfase follaje-aire a lo largo de estos bordes, a menudo dando la impresión equivocada de que son aves del borde (dada la dificultad que tiene el observador desde el suelo de descubrirlos en el dosel, particularmente problemático para muchos pajarillos residentes en el invierno, que localizan poco en esta estación; ct. Greenberg 1981b). Por otra parte, hay una gran cantidad de "bordes" verticales fuertemente inclinados dentro del dosel mismo, debido a la heterogeneidad de

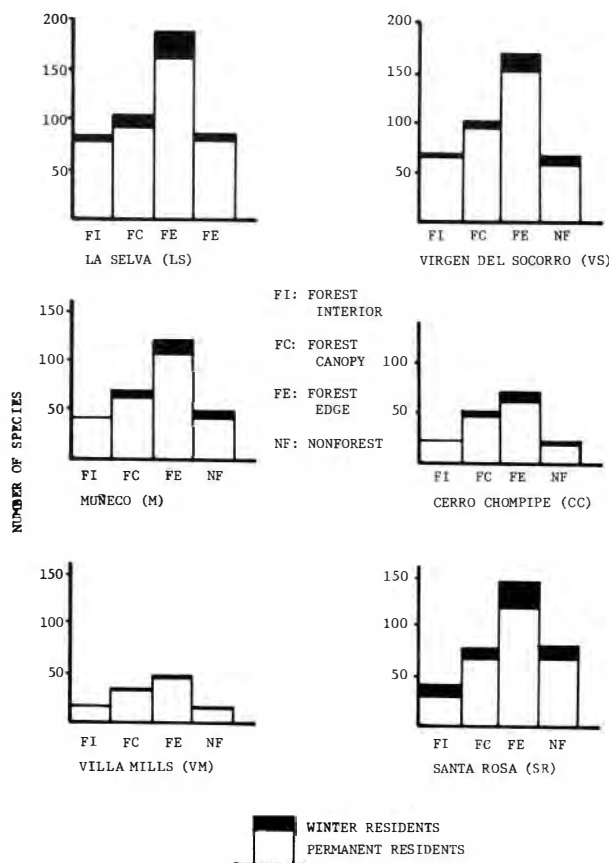


Fig. 10.5 Número de especies de aves terrestres permanentes y residentes de invierno ocupando diferentes hábitats en 6 localidades de Costa Rica. Ver figura 10.3 para localidades y elevaciones de los diferentes sitios.

las formas y altura de los árboles (*fig. 10.2b*): el borde formado en los claros es más similar a una extensión hacia abajo del dosel para estas aves. Esto también explica por qué las dos categorías de follaje que comparten la mayoría de las especies son del dosel y del borde del bosque (Stiles 1979a). Otro grupo de especies de los bordes son aves de fuera del bosque que siguen la interfase follaje-aire hacia arriba (v.g., *Ramphocelus passerinil*, que usaría el dosel adyacente al borde excepto en una fase sólida madura del bosque).

Una minoría de las especies parece preferir el borde en sí (v.g., *Thryothorus nigricapillus* o bandadas de *Phaethornis superciliosus* en la maleza). Las plantas que sirven de alimento a *Phaethornis* y a muchos otros colibríes son más abundantes en los claros y bordes (Stiles 1975).

En las zonas de vida húmedas, las especies del interior del bosque y del dosel son bastante similares, con menos especies de fuera del bosque. En el bosque seco (Santa Rosa) hay más especies de fuera del bosque que del interior, reflejando tanto la extensión de la sabana, así como el hecho que el "interior del bosque" deja de existir excepto en los hábitats ribeños.

En las localidades húmedas, los residentes de invierno son relativamente más numerosos en hábitats no forestados que la mayoría de residentes permanentes (*fig. 10.5*). Esto refleja las amplias afinidades taxonómicas: la mayoría de los residentes del interior del bosque son suboscines mientras que los residentes de invierno son, en su mayoría, oscines. Los oscines residentes y permanentes y los residentes de invierno tienen una preferencia similar con respecto al uso del follaje (Stiles 1979a; Greenberg 1981b). Por otro lado, en Santa Rosa hay pocos suboscines del interior del bosque. Allí, los oscines residentes de invierno son un elemento prominente de la avifauna del interior del bosque.

El grado de selección del hábitat horizontal puede también ser diferente entre las aves del bosque seco y las del húmedo. En censos de parcelas pequeñas en la estación húmeda Oriens (1976) obtuvo números similares de especies de aves en fases maduras de bosques húmedos y secos. Las parcelas de bosque húmedo tuvieron así una menor proporción (ca. 50%) del total de la avifauna del "bosque" en sus respectivas regiones que en las parcelas del bosque seco (ca. 90%). Tomando en cuenta la naturaleza de tipo mosaico de la sucesión del bosque tropical, es probable que las diferentes especies pudieran especializarse en la fase de claros (v.g., *Grallaria fuiviventris*, la de regeneración (v.g. *Myrmeciza exsul*) o en la fase madura (v.g., *Grallaria perspicillatus*). Estas especializaciones deberían ser mayores en el bosque tropical húmedo, puesto que las diferencias entre las fases se anulan casi totalmente durante la estación seca en el bosque seco caducifolio. Como las parcelas de Oriens contenían, en su mayoría o en su totalidad, bosques en su fase madura, sin claros mayores, no es sorprendente que ahí encontrara sólo la mitad de la avifauna del "bosque", dada la gran cantidad de especies en los bordes y en los claros (*fig. 10.5*). También son más comunes en los bosques tropicales muy húmedos los

sustratos especiales de forrajeo, como las palmeras y las bromelias, que aumentan la posibilidad de selección de hábitat y también la cantidad de especies propias del bosque seco. El incremento en las especies entre los hábitats primarios y secundarios del Amazonas, con perfiles similares en follaje, fue achacado ampliamente por Tergorgn y Weske (1969) al aumento en la disponibilidad de tales sustratos en el último tipo de bosque. También existe esta diferencia en los bosques de las zonas templadas (Oriens 1969).

La estratificación vertical más amplia del hábitat en los bosques tropicales que en los de zonas templadas es la causa por la que hay una mayor diversidad de especies en los primeros (MacArthur, Recher, y Cody 1966). En la fase madura del bosque tropical húmedo, muchas aves, en apariencia, muestran fuertes preferencias por ciertos estratos. Generalmente, el forrajeo vertical es directamente proporcional a la altura media de forrajeo: las especies del dosel forrajean en ámbitos más amplios de altura; las del sotobosque o del suelo en los ámbitos más estrechos (Karr 1971; Pearson 1977). Asimismo, cambia la composición taxonómica: los hormigueros y furnáridos son los elementos cosecheros del follaje dominantes en el sotobosque; los mosqueros y oscines predominan en el dosel. Estas diferencias son menos pronunciadas en bosques caducifolios estacionales, ya sea en el trópico seco o en zonas templadas. Además, esta estratificación, a menudo, es anual en los claros y bordes. El consenso es que el aumento en la estratificación vertical es un componente relativamente menor que la alta diversidad de especies tropicales (Oriens 1969; Karr 1971).

Estructura trófica y asociaciones de forrajeo

Debido a la variedad de alimentos consumidos por las aves tropicales y a menudo por el inesperado grado de polifagia entre ellas, no es fácil llegar a una clasificación sencilla de sus hábitos alimenticios. La *fig. 10.6* nos da la solución más fácil a que puede llegar para abarcar todos los principales tipos de alimentación. La mitad de varias especies se colocó en una categoría y la otra mitad en otra; prefiero esta clasificación a que sean colocadas en una categoría amplia de "omnívoros" que colocaría juntos a los colibríes con los córvidos (v.g., Karr 1971). Tampoco puedo considerar a los frugívoros, los nectarívoros y los insectívoros, como categorías siquiera remotamente independientes, como lo hizo Terborgh (1977). Todas las aves nectarívoras requieren de pequeños artrópodos como fuente de proteína. Los troglonidos, córvidos, momotos, algunas cotingas, mosqueritos, etc., comen tanto insectos grandes como frutas y muchos mosqueros pequeños y oscines, comen insectos pequeños y frutas. Aún los grandes rapaces, a menudo, cazan insectos grandes así como vertebrados, y casi todas las especies que comen insectos grandes también comen reptiles pequeños. Los insectos grandes y pequeños son en general cazados por diferentes técnicas de forrajeo, las de acecho o de "emboscada" para los primeros y la caza activa para los segundos (Fitzpatrick 1980). También, en forma teórica, se puede hacer una

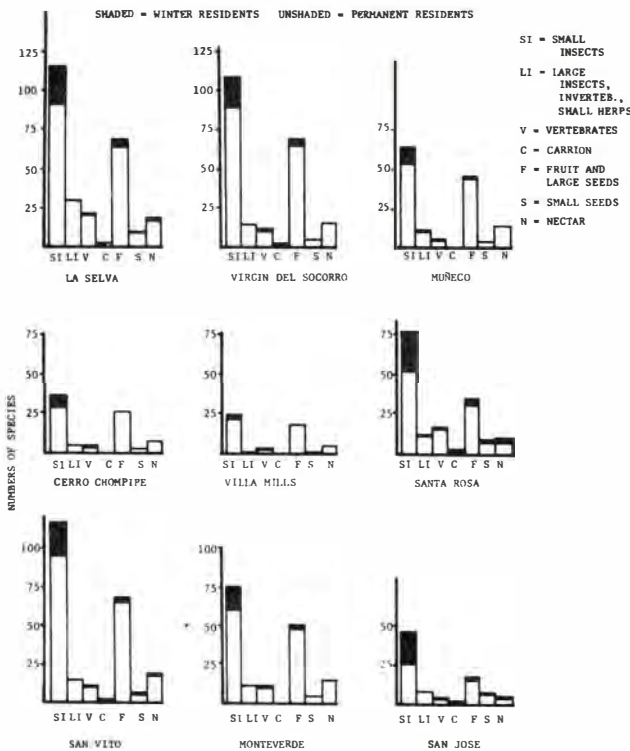


Fig. 10.6 Número de especies de aves residentes que ocupan diferentes recursos alimenticios en 9 sitios de Costa Rica.

separación de especies basado en frutas pequeñas y grandes (McKey 1975; Howe y Estabrook 1977). Yo no hice esta separación porque hay muchos tipos de frutas intermedias e indeterminadas y porque las mismas aves pueden mostrar diferentes “cualidades” para la dispersión de diferentes frutos (v.g., los tucanes con respecto a *Virola* y *Casearia*; c.f. Howe y Vande Kerckhove 1981).

Se puede concluir, dentro de estas limitaciones, como varían en diferentes maneras las costumbres alimenticias de las comunidades de aves con respecto a la altura y la humedad (fig. 10.6, 10.7). En las zonas húmedas hay una explotación de insectos homogénea por parte de la avifauna en cualquier altura, aunque la proporción de especies que consumen insectos de gran tamaño disminuye drásticamente con el aumento altitudinal. Entre los residentes permanentes hay una disminución en las especies que se alimentan de carroña y de vertebrados con el aumento de altitud, mientras que hay un leve incremento de nectarívoros y de frugívoros. Sin embargo, el aumento de frugívoros se da entre las especies pequeñas y relativamente poco especializadas con Turdididae y Thraupidae, mientras que especies de mayor tamaño y más especializadas (tucanes, cotingas, capitónidos; sensu Snow 1981) se vuelven más escasas a mayores alturas. La proporción de semilleros cambia poco en la altura, aunque las pequeñas palomas de las bajas son reemplazadas por oscines en las alturas. Hay una menor cantidad de frugívoros y especies que se alimentan de insectos grandes en los bosques secos de tierras bajas; muchos de los nectarívoros son abundantes o no, de acuerdo con la

estación (Wolf 1970; Morton 1977). Hay también más graminívoros y aves de rapiña en Santa Rosa que en los bosques húmedos, lo que refleja el efecto de las amplias sabanas con sus abundantes pastizales y buenas condiciones de caza para muchos rapaces.

La mayoría de residentes invernales en las zonas de vida húmedas capturan insectos pequeños y son parcialmente frugívoros (v.g., muchos panítidos y túrdidos) o nectarívoros (algunos parúlidos y oropéndolas). En la mayoría de los grupos hay una disminución en el número conforme aumenta la altura, aunque hay un leve aumento en los rapaces. Hay más residentes invernales que consumen vertebrados, semilla y néctar en el bosque tropical seco que en el bosque tropical húmedo, además de una proporción considerablemente mayor de insectívoros pequeños que son también residentes invernales (fig. 10.6).

Se dice que un grupo de especies emparentadas taxonómicamente que explotan en forma similar un determinado alimento (v.g., los cosechadores de follaje insectívoro forman un gremio de forrajeo (Root 1967). Este tipo de mecanismo permite la coexistencia de varios posibles competidores dentro de estas asociaciones, y que en los gremios tropicales hay más asociados que en sus contrapartes de las zonas templadas.

Se puede ver, en muchos estudios que una gran cantidad de estos se refiere a los aspectos morfológicos de este problema, como lo demuestran las pieles preservadas

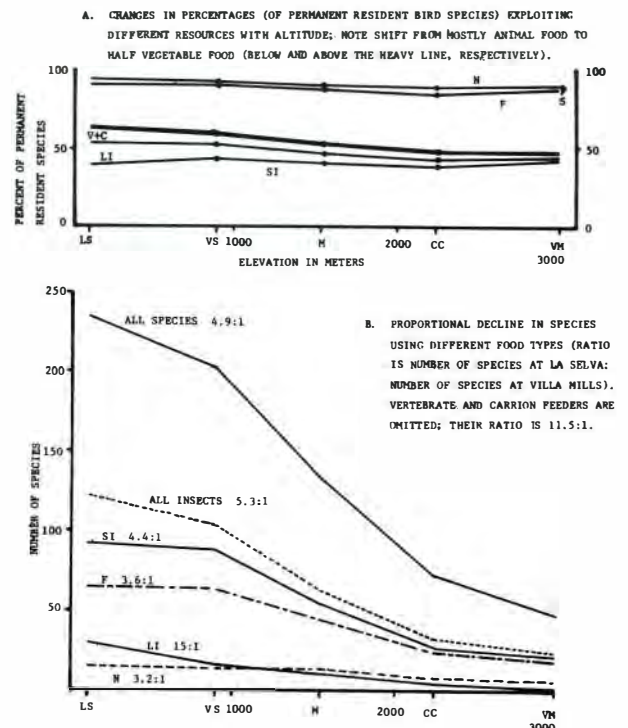


Fig. 10.7 Cambios en números de especies que explotan diferentes recursos alimenticios sobre una gradiente altitudinal: Vertiente del Caribe de Costa Rica (las abreviaciones de los alimentos son iguales a las de la figura 10.6; las de las localidades, como en la figura 10.3).

en los museos (largos del pico, tamaño del cuerpo, etc.). Sin embargo, las importancias de estos aspectos morfológicos varía en los distintos gremios (Schoener 1965), y en todo caso sólo aportan información indirecta de los mecanismos de comportamiento que son realmente vitales para su coexistencia—además estos deben estudiarse en el campo. Muchos congéneres supuestamente simpátricos de los bosques tropicales rara vez se encuentran debido a las preferencias por diferentes microhábitats (v.g., *Hylophillus* spp., *Todirostrum* spp.); otros prefieren diferentes sustratos de forrajeo (v.g., *Myrmotherula axillaris* y *fulviventris*). Hay otros aspectos morfológicos que pueden reflejar importantes diferencias en el comportamiento de forrajeo y en el escogimiento del alimento (v.g., la carga del disco del ala, tamaño de la cola, las cerdas peribucales, y diferentes dimensiones en el pico de pequeños mosqueros: T. W. Sherry, pers).

El gremio de los nectarívoros es, quizá, el gremio tropical que se ha estudiado más detalladamente, por lo menos en Centro América. Las diferencias en la morfología del pico, el tamaño del cuerpo, y quizá la carga del disco del ala afecta la energética del forrajeo y el escogimiento de las flores. Las diferentes estrategias de forrajeo, a menudo características de ciertas especies o de categorías de edad y sexo, pueden representar respuestas a los patrones típicos de la dispersión de las plantas alimenticias preferidas. La división del recurso se aumenta aún más, por los mecanismos de interferencia como son la territorialidad para el forrajeo y las jerarquías interespecíficas de dominancia, así como para la preferencia por diferentes microhábitats y movimientos estacionales, entre lo que en otras condiciones serían formas similares (Wolf 1970; Wolf, Stiles y Hainsworth 1976; Feisinger 1976; Stiles 1975, 1979b, 1980).

La capacidad para la repartición del recurso, entre las aves frugívoras, se da en función de la variedad de tamaños, texturas, contenidos nutritivos y grados de asequibilidad de las diferentes frutas. Los diferentes árboles con frutos atraen una gran variedad de grupo de forrajeros, que disponen de la fruta en forma diferente y que dependen de ellos en diferente grado (Snow 1971; Howe 1977; Ricklefs 1977). La competencia de interferencia es relativamente poco importante entre los frugívoros, ya que las fuentes de fruta por lo general proveen alimento en abundancia o cantidades diarias que son demasiadas pequeñas para ameritar su defensa (Snow 1971; Leck 1972; McKey 1975). No se ha estudiado en forma detallada, aún, ningún gremio frugívoro neotropical, pero, como en el caso de los nectarívoros la coexistencia de muchas especies se mantiene, gracias a la compleja interacción entre el comportamiento y la morfología de las aves, así como de las propiedades cualitativas y cuantitativas del recurso esencial para cada una. Observaciones detalladas y cuantitativas de las visitas de las aves a los árboles en fruto, son aún muy necesarias (v.g., Howe 1977; Kantak 1981; McKiarmid, Ricklefs y Foster 199).

Orians (1969) propuso que uno de los principales factores para la mayor diversidad en las especies de aves en

los trópicos húmedos es la disponibilidad de más tipos de recursos, de tal forma, que permita la especialización en cada uno de ellos. De entre estos “nuevos” recursos los más destacados son: el néctar, los insectos de gran tamaño, pequeños reptiles y frutas. La diversidad de alimentos en cada uno de estos tipos de recursos, es lo suficientemente amplia para permitir varias especializaciones, tanto morfológicas como de comportamiento, que facilitan la coexistencia. Según cálculos de Karr (1975), un 70% de la diferencia entre la diversidad de especies de Illinois y los bosques húmedos de tierras bajas de Panamá, se debe a un mayor ámbito de los recursos y oportunidades de forrajeo en Panamá.

PATRONES ESTACIONALES EN LA AVIFAUNA COSTARRICENSE

Aparte de los gastos energéticos para un metabolismo normal, las aves deben afrontar cada año dos, y algunas veces tres, demandas principales sobre su tiempo y energía: apareamiento, muda, y (para muchas especies) migraciones estacionales de diferente magnitud. Desde el punto de vista de selección natural, el apareamiento es el más crítico, así el de mayor gasto energético. La muda es tal vez en forma considerable menos costosa, aunque debe llevarse a cabo a menudo para mantener las condiciones óptimas para vuelo, la termorregulación y probablemente el apareamiento (si existe un plumaje nupcial específico). Las migraciones pueden ser hasta de miles de kilómetros o traslados locales cortos y el gasto de energía igualmente proporcional.

Clima y disponibilidad del recurso

Los patrones estacionales y geográficos de disponibilidad del recurso son de suma importancia en la disposición de las demandas energéticas durante los ciclos anuales de las aves. En las zonas templadas, la uniformidad, y la larga duración del día y la asociación a los ciclos de temperatura imponen limitaciones estacionales a la vez que aportan información confiable para la programación de la disponibilidad del recurso alimenticio. Los ciclos de estos factores quizá giran en forma más lenta en los hábitats tropicales en donde la precipitación es el principal marcador de los patrones estacionales. Sin embargo, en un mismo lugar, los patrones de precipitación pueden variar de acuerdo con la localidad, e inclusive de año a año. Una cantidad determinada de precipitación puede incidir en forma diferente según la localidad o en relación con los diferentes recursos en una misma localidad. De modo que en Costa Rica los patrones de disponibilidad del recurso y los ciclos anuales de las aves, muestran un grado de variación espacial y temporal, que excede ampliamente a aquellos en latitudes mayores. Para la visualización de esta variación propongo una localidad costarricense de tierras bajas que hipotéticamente tenga todos sus componentes; con sus patrones de precipitación y de recursos además de los ciclos anuales de las aves para luego poder extrapolar sus

desviaciones a localidades en donde haya más información. Para fundamentar esta localidad hipotética, me baso en la información obtenida por Skutch (1950, 1957, 1960, 1969), Karr (1976), y Snow (1965b), así como en los datos acumulados por muchos investigadores de la OTS y en mi experiencia. Sin embargo, debo aclarar que no existe una localidad en Costa Rica en la que se haya recogido datos simultáneamente de precipitación, recursos de las aves y ciclos anuales de toda la avifauna.

En mi localidad hipotética, los patrones de precipitación muestran (*fig. 10.8a*) una tendencia típica en el amplio patrón de precipitación en Costa Rica: los meses más secos son febrero y marzo y la estación lluviosa tiene dos picos separados por un veranillo. Tanto la duración como la severidad de la estación seca, así como la prolongación y las magnitudes relativas de los dos picos de precipitación y del veranillo, varían considerablemente de lugar en lugar. La temperatura media mensual varía solo cerca de 2 °C durante todo el año con las temperaturas más altas en la estación seca y en el veranillo, mientras las más bajas se presentan al final de las épocas lluviosas.

Los patrones de disponibilidad del recurso se muestran en la *figura 10.8b*. La caída de las hojas se da, principalmente, en las etapas tempranas de la estación seca, mientras que el brote de hojas es casi siempre en el inicio de las lluvias. Las mayores floraciones son en el principio de la estación seca y en el principio de la estación lluviosa, y luego disminuyen a niveles muy bajos en el final de las lluvias; puede haber un leve resurgimiento en el veranillo. La fructificación muestra un amplio pico entre las etapas tempranas y medias de la estación lluviosa, así como un pico secundario, aproximadamente en el inicio de la estación seca. Aquellas especies de semillas grandes que producen frutos nutritivos florecen principalmente en la estación seca y fructifican en el principio de la estación lluviosa; las frutas suculentas de semillas pequeñas son marcadamente menos estacionales (Smythe 1979), aunque tienen un pico en la estación lluviosa. La producción de frutas en la estación consta de una mezcla de tipos de frutas. A mediados de la estación lluviosa es cuando hay mayor abundancia de semillas (específicamente aquellas semillas frescas de gramíneas que florecieron con las lluvias). La abundancia de insectos tiene un ligero aumento durante la estación seca, coincidiendo, de manera amplia, con el pico de floración, y un pico mucho más amplio en las etapas tempranas de la estación lluviosa, cuando son más abundantes las hojas nuevas relativamente suaves y no tóxicas. Mi opinión es que un pequeño pico secundario o cuello en el veranillo y un mínimo en la abundancia de insectos en el final de las lluvias, puesto que, en apariencia, la floración y la actividad son mínimas durante estos períodos. Hay un aspecto que merece mi atención: supongo que las variaciones en el nivel de los recursos durante las estaciones seca y húmeda deben ser de igual magnitud que las diferencias entre estaciones. Al comparar una sola muestra de las estaciones seca y húmeda se puede obtener una idea muy incompleta o falsa de la variación anual en cualquiera de los parámetros o recursos. Dependiendo tanto del clima como de los recursos, habrá en las diferen-

tes localidades costarricenses diversas variaciones, aunque en realidad se mantienen las mismas relaciones entre los dos. Los insectos quizá sean más abundantes durante una estación seca de corta duración y no muy altas temperaturas que durante una estación larga y severa, especialmente en las etapas finales (Janzen 1973). Es de esperar también que conforme se prolonga la estación lluviosa, las lluvias tardías serán más fuertes o entre más favorable sea el veranillo, habrá una disminución más pronunciada en la floración (y tal vez en la abundancia de insectos) hacia el final de las lluvias (cf. Stiles 1978a). En elevaciones medias, la estación seca es generalmente menos severa o inclusive atenuada por nubes y neblina; por lo tanto, algunos recursos como los insectos pueden fluctuar, en forma más irregular, (Buskirk y Buskirk 1976). En alturas mayores, las lluvias frías y las lloviznas de la estación húmeda quizá produzcan una disminución en la actividad de los insectos, de tal forma que estarán más disponibles para las aves durante la estación seca. Sin embargo, las flores y tal vez los frutos pueden mostrar una fluctuación estacional menos marcada (Wolf, Stiles y Heinsworth 1976; Wolf 1976). Los niveles del recurso tienen una menor variación dentro del bosque que en áreas más expuestas debido al efecto amortiguador de la vegetación (Karr 1976).

Otro "recurso" que debe considerarse es el clima en sí. La estación seca tiene muchas horas más de luz solar, y además, especialmente en la vertiente del Pacífico, fuertes vientos. Estos vientos pueden facilitar el vuelo y el forrajeo para algunas aves (*v.g.*, especies planeadoras de gran tamaño) aunque no para otras (*v.g.*, pequeños insectívoros cazadores al vuelo). Por otro lado, las fuertes lluvias pueden limitar el tiempo de forrajeo de algunas aves (Foster 1974); las lluvias frías y fuertes de las grandes alturas pueden también disminuir el aislamiento termal y agotar las reservas energéticas, especialmente en las aves jóvenes (Skutch 1950). Las fuertes lluvias pueden dañar algunos nidos e inundar aquellos nidos ubicados en la superficie del suelo. Los cambios en el nivel del agua de pantanos, pozas y riachuelos son los aspectos más importantes de la estacionalidad lluviosa para muchas aves acuáticas. El aumento en el nivel del agua puede elevar la capacidad de anidación y el hábitat de forrajeo; así como la disminución en el nivel puede concentrar las presas (*v.g.*, peces pequeños) y aumentar la eficiencia del forrajeo.

Estaciones de Apareamiento y de Muda

En la mayoría de nuestra avifauna hipotética, las estaciones de apareamiento están levemente ligadas a la disponibilidad de los recursos críticos (*fig. 10.8c*). Por lo tanto, los nectarívoros se aparean principalmente durante el primer pico de floración, y unas pocas de estas especies (por lo general diferentes) se aparean durante el segundo pico, cuando hay otro tipo de flores disponibles (Stiles 1980). Los insectívoros, que constituyen el grupo más grande dentro de la avifauna, muestran una tendencia a aparearse desde aproximadamente el inicio de las lluvias hasta su primer pico; también hay un pico de menor

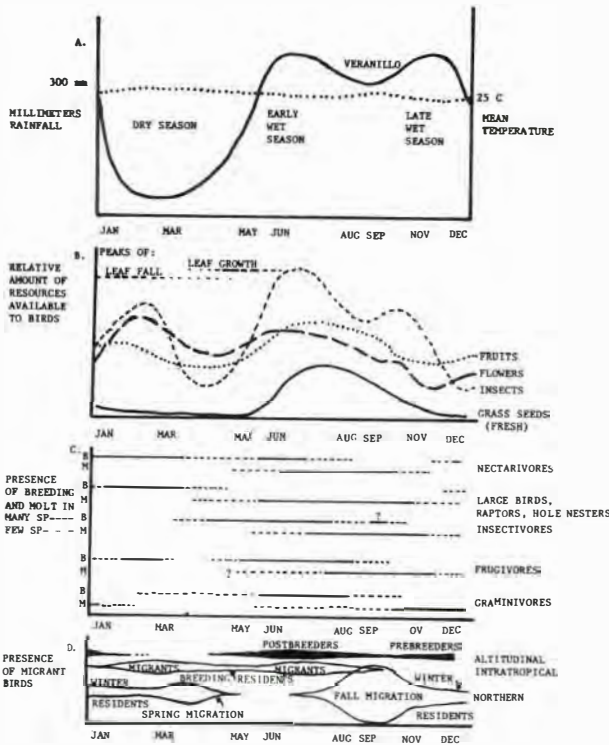


Fig. 10.8 Régimen pluvial hipotético, distribución de recursos, y ciclos anuales de aves en una localidad teórica de bajura en Costa Rica.

duración, de actividad territorial y de canto (y quizá de apareamiento por lo menos en algunos lugares) entre setiembre y octubre. La mayoría de los frugívoros, en particular, especies de tamaño pequeño como los manacos se aparean un poco más tarde entre las etapas temprana y media de la estación lluviosa. Si hay frutos específicos disponibles (v.g., Lauraceae), los frugívoros especializados de gran tamaño pueden aparearse más tempranamente (Snow y Snow 1964; Snow 1977). Los graminívoros pueden clasificarse en dos grupos: aquellos que parecen necesitar de semillas y aquellos que sólo necesitan semillas secas de hierbas y gramíneas (palomas terrestres). Estos últimos deben empezar su apareamiento al principio de la estación seca y aún continuar hasta la estación húmeda, mientras los primeros tienden a anidar solamente durante las etapas medias y tardías de la estación lluviosa.

El muy variado grupo de aves llamado aves de gran tamaño, rapaces, anidadores en huecos, etc., parece estar más ligado a las condiciones climáticas en su anidación de la época seca, que a cualquier otro recurso. En los rapaces, las aves acuáticas de gran tamaño y otras, ambos padres forrajean dejando, por lo general, a sus pichones en nidos expuestos, donde serían sumamente vulnerables a las fuertes lluvias. Para cuando llegan las lluvias estos pichones habrán crecido y la disponibilidad de alimento será mayor. Para aquellos que se alimentan durante el crepúsculo como los búhos y los chotacabras el período lumínico del día de la estación seca debe ser extremadamente crítico en términos energéticos (Skutch 1950); los chotacabras son

también anidadores del suelo. No existe una explicación satisfactoria para el hecho de que todos los anidadores de huecos, sin importar sus hábitos alimenticios (loras, tucanes, carpinteros, troglónidos, etc.) anidan en la estación seca. Me inclino fuertemente a creer que esto se debe al microclima en el nido: muchas de estas aves no quitan las heces de sus pichones del nido, y durante la estación lluviosa los hongos y el moho pueden ser dañinos para los pichones; estos organismos son mucho menos abundantes durante la estación seca. Los niveles de agua, que son mucho más bajos en la estación seca, son de suma importancia en la seguridad del nido para aquellas especies que anidan en la orilla de los ríos (el martín pescador).

En zonas cuya estación seca es muy severa (v.g., Guanacaste), las épocas de apareamiento de la mayoría de aves pequeñas, son más cortas y muy ligadas a las lluvias; en aquellas zonas donde la estación seca es menos severa (v.g., La Selva), hay una tendencia a que las épocas de apareamiento sean más largas y menos definidas, así como hay un mayor número de aves pequeñas (v.g., los calistes, *Tangaras* que inician su apareamiento en la estación seca). Las épocas de anidación, tienden a ser más largas y menos definidas en los bosques, que aquellas en zonas abiertas. Conforme aumenta la altura, la época de anidación tiende a ser progresivamente más temprana en muchos grupos, especialmente en los insectívoros y frugívoros de tamaño pequeño. En general, el tipo de apareamiento es entre marzo y abril en el Cerro y en la Selva en mayo. Esto es, sin duda, reflejo de las condiciones climáticas, así como a los niveles del recurso específico (vea anteriormente).

En las aves, las mayores demandas energéticas en el esfuerzo de anidación se presentan cuando los pequeños han crecido lo suficiente pero, aún no son capaces de alimentarse solos (aproximadamente la época en que abandonan el nido). Para que este período coincida con la mayor disponibilidad de los recursos se debe iniciar más tempranamente aunque los recursos sean escasos. Ya que no existen indicadores confiables, además de las lluvias, son éstas las que sirven siempre de estímulo para el apareamiento en muchas de las aves pequeñas. Aun cuando los insectos necesarios no han aparecido, muchos de los paserinos insectívoros empiezan su apareamiento, impulsados por la aparición de una mayor cantidad de nubes e incluso las primeras lluvias al final de la época seca. Según la variación en el patrón de precipitación hay, a menudo, diferencias de semanas y aun meses en el inicio del apareamiento (Skutch 1950; Snow y Snow 1964); este ámbito es imposible en latitudes más altas.

Otra característica de las épocas de apareamiento en los trópicos es su duración, por lo general, entre 4 y 6 meses. El hecho de que estas épocas de apareamiento sean tan prolongadas, debe de ser importante, al dar lugar a amplias oportunidades de reanidación, especialmente si se ha fracasado en una anidada anterior. El éxito de anidación de las aves tropicales es menor que el de aves de zonas templadas, debido, sobre todo, a la mayor depredación en los nidos tropicales (Ricklefs 1969; Skutch 1976). La probabilidad de que un nido dado, especialmente en los trópicos,

tenga éxito, es de uno en cada cinco o seis, en la mayoría de las especies (Skutch 1966). La tendencia sería, pues, a seleccionar negativamente la inversión de demasiada energía en un solo nido; las aves tropicales, especialmente de bosque, muestran una tendencia a tener nidadas menores que sus homólogos en las zonas templadas (Revisión de Cody, 1966). Más bien, dadas las mayores condiciones para reanidar (Snow y Snow 1964), muchas aves en el trópico parecen invertir la menor energía (huevos) en cualquier nidada que les permitiera aun así obtener una selectividad aceptable en cuanto a sus crías (Willis 1974).

Casi todas las aves, de esta fauna hipotética mudan durante la primera mitad del año (fig. 10.8c). En la mayoría de las aves, hay una muda completa que generalmente sigue al apareamiento; así las demandas energéticas de ambos se satisfacen, en secuencia, antes de que escaseen los recursos. Las épocas de muda de individuos y de las poblaciones de aves tropicales tienden a ser más constantes que las épocas de apareamiento, lo que sugiere que existen diferentes mecanismos fisiológicos de control (Snow y Snow 1964; Stiles y Wolf 1974). Una estacionalidad más flexible y oportunística y un programa de muda más flexible, quizá conducen a un posible traslape encontrado en varias aves costarricenses reflejando así varias causas ecológicas (Foster 1975). El traslape constante en la muda de cría es menos frecuente y debe constar de una muda muy lenta que minimice los gastos simultáneos de energía, como en el caso del colibrí *Phaetornis superciliosus* (Stiles y Wolf 1974). El hecho más común es que atrasara la muda en el caso de que se iniciara un nuevo intento de apareamiento especialmente en el caso de las hembras (Payne 1973). En muchas especies de aves costarricenses, esto es más probable si se iniciara un intento de cría ya muy entrado el año, por ejemplo, si hubiere condiciones propicias durante el veranillo.

Traslados y migraciones estacionales

Los movimientos estacionales de las poblaciones son en realidad la única forma práctica para evitar los períodos de escasez o mal tiempo en algunos hábitats o zonas geográficas pues utilizan los recursos ricos, aunque transitorios, e incluso explotan ambos. Estimo que al menos la mitad de la avifauna costarricense, muestra algún grado de movimiento estacional. Los casos más obvios y espectaculares son aquellos en que las aves abandonan los lugares donde han residido durante 6 y 7 meses para aparearse en América del Norte, aprovechándose de la "explosión de productividad" del verano en las latitudes elevadas. Este fenómeno se desplaza hacia el sur en algunas especies que invernan en Suramérica, y llegan a Centro América para aparearse, especialmente a la costa del Pacífico de Costa Rica. En Costa Rica, muchas especies también muestran movimientos estacionales muy marcados, especialmente los de muchas aves acuáticas, con respecto a los cambios en los niveles del agua, así como las migraciones altitudinales de muchas aves terrestres. Hay por lo menos de cincuenta a setenta y cinco

especies que practican migraciones altitudinales parciales, y quizá más, ya que aún se conoce poco sobre los movimientos de muchas aves del bosque. Los cambios de hábitat dentro de una misma localidad pueden ser aún más difundidos, aunque existe muy poca información al respecto. Un ejemplo muy claro lo constituyen muchos colibríes en La Selva, que cambian constantemente del dosel o del sotobosque a hábitats del sotobosque, a hábitats de crecimiento secundario y en ciertas épocas según la floración de ciertas plantas (Stiles 1978a, 1979b, 1980).

El patrón más común de migración altitudinal en las aves de Costa Rica consiste en trasladarse hacia arriba en las montañas durante el apareamiento en la estación seca, y hacia abajo en la estación lluviosa, y de esta forma evitan las fuertes lluvias características de las regiones más elevadas. Estas especies quizá contribuyen numéricamente, durante la estación lluviosa, al enriquecimiento de la avifauna de tierras bajas (fig. 10.8d, cuadro 10.3). El número de migratorios altitudinales es mayor en zonas de mediana altura aunque la proporción de especies en apareamiento que migran altitudinalmente varía, en forma directa, con la altura (fig. 10.9). En su mayoría los migratorios altitudinales conocidos son frugívoros o nectarívoros, incluidos muchos colibríes y oscines, así como mosqueros y cotingas.

Numéricamente, las aves terrestres que se aparean o anidan en Norteamérica representan un componente, de gran significado ecológico, en la avifauna costarricense. La biomasa de muchas aves pequeñas insectívoras y frugívoras puede aumentar, de manera considerable, en algunas localidades, durante las migraciones de otoño en setiembre y octubre (fig. 10.8d), en particular a lo largo de la costa del Caribe por donde están las mayores vías de migración. A mediados de noviembre la mayoría de los migratorios norteros, presentes en Costa Rica son considerados como residentes de invierno, y no se marcharán sino hasta en marzo o abril. Las migraciones de primavera son mucho más rápidas en cantidades considerables, durante todo el año menos durante 3 ó 4 meses.

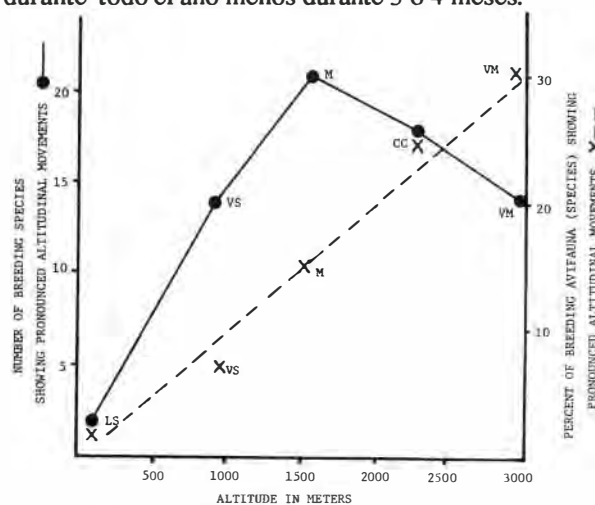


Fig. 10.9. Números y porcentajes de especies migratorias altitudinales entre la avifauna de cría de varias localidades de la vertiente del Caribe de Costa Rica (las abreviaturas de localidades igual a las de la fig. 10.3).

El efecto de estos migratorios de larga distancia sobre la avifauna residente es asunto muy controversial (ver Morton y Keast 1979). La mayoría de los apareamientos en la avifauna residente, por lo menos en zonas de baja elevación, ocurre precisamente cuando éstas están ausentes. Sin embargo, esto podría ser el reflejo, tanto del ritmo normal del clima en cada estación, como de la disponibilidad de los recursos en los hábitats tropicales (fig. 10.8b), o inclusive por la eliminación de la competencia ejercida por los migratorios. No se ha encontrado aún evidencia convincente de la expansión del hábitat, conforme abandonan el lugar los migratorios; más aún no se podría esperar que esto fuera así con el aumento de los recursos. Slud (1960) encontró que los migratorios hacen uso de hábitats y recursos que no explotan los residentes. El momento para que un residente extendiera su ámbito ecológico hacia un "nicho migratorio" sería durante la siguiente estación de cría, conforme aumentan las poblaciones y los juveniles aprenden a forrajear. Sin embargo, cualquier tendencia en esta dirección sería rápidamente anulada por la enorme afluencia de migrantes en este momento y por la explotación de la competencia resultante. Los residentes invernales, que permanecen después de que ha pasado la ola de migrantes otoñales, complementan ecológicamente a los residentes permanentes, aunque no son de ninguna forma una avifauna separada. Muchas de estas especies, que en sus campos de apareamiento son estrictamente insectívoros, adoptan costumbres más "tropicales" como la frugivoría y la nectivoría mientras están en Costa Rica (v.g., algunas reinitas, e Ictéridos); otros establecen territorios (algunas reinitas y probablemente otros), forman bandadas (verderones y algunas reinitas), o incluso se unen a bandadas mixtas de especies tropicales (unas cuantas reinitas; v. g., Tramer y Kemp 1979; Greenverg 1981 a,b).

La influencia de los migratorios es aún más fuerte en los grupos de aves acuáticas, especialmente los Charadriiformes. La mayoría de las aves costeras costarricenses anidan en latitudes no tropicales y debido a que el período de cría ahí es muy reducido, el pico de la migración de primavera es más tardío (abril-mayo) y el de la migración de otoño es más temprano (agosto-setiembre) que aquéllos de las aves terrestres (fig. 10.8d). Aún más, grandes poblaciones de individuos no reproductores de muchas especies permanecen en Costa Rica durante todo el verano (Cuadro 10.2). Por lo tanto, no es sorprendente que en Costa Rica sólo haya dos o tres especies de aves costeras que aniden aquí, así como una golondrina de mar, y que éstos sean ecológicamente diferentes de casi todos los migratorios que permanecen aquí cerca de 8-9 meses al año en hábitats favorables. Como en las aves terrestres, tanto los grupos residentes y los migratorios deben considerarse como partes integrales de la avifauna costarricense.

SISTEMAS SOCIALES DE LAS AVES EN COSTA RICA

Esta sección trata de los tipos de unidades sociales (número de miembros y sus relaciones), así como de su

dispersión. Mi intención es presentar un cuadro ecológico general que permita visualizar la organización social de la avifauna en Costa Rica: en la sección sobre ecología se dan descripciones de los sistemas sociales de muchas especies.

Organizaciones Sociales para el apareamiento y para la autoconservación

A menudo, es imposible especificar el sistema social de una especie: muchas de las especies cambian su organización social de acuerdo con la estación. Considérese, por ejemplo, un caso típico de una reinita migratoria (Parulidae) que anide, digamos, en Michigan y que inverte en Costa Rica. Al llegar en mayo a sus zonas de apareamiento, los machos definen sus territorios y atraen a las hembras mediante cantos muy conspicuos. Las parejas formadas ocupan y defienden estos territorios durante quizás dos meses; luego deambulan durante un período variable quizás como grupo familiar hasta principios de setiembre, cuando muchas aves forman bandadas para iniciar la migración otoñal. Cuando las reinitas llegan a Costa Rica a principios de octubre establecen territorios individuales que mantienen por cinco a seis meses hasta que las bandadas se forman de nuevo para comenzar la migración de primavera. Por lo tanto, durante el apareamiento se presentan diferentes sistemas sociales, así como también durante los períodos de migración y de mantenimiento; se puede inclusive reconocer otro durante el período post-anidatorio. Aun, si ambos individuos sobreviven, las parejas no serán necesariamente las mismas el año próximo: no es necesario que haya lazos sociales perdurables entre los individuos.

La situación debe ser bastante diferente para aquellas aves que residen todo el año en zonas tropicales. Las fluctuaciones climáticas menos rigurosas, así como las de los recursos pueden permitir la ocupación, de un territorio durante todo el año, y promover de tal forma asociaciones más duraderas entre los individuos (en parejas, bandadas, etc.) De este modo, es de esperar que la diferencia entre los sistemas sociales de apareamiento y de conservación sean menos marcados en estas aves que en aquellas migratorias de larga distancia. No es extraño encontrar, en los paserinos costarricenses, parejas permanentes (v.g., Willis 1966), así como también otros tipos de relaciones duraderas. Los grupos familiares post-anidatorios pueden permanecer juntos hasta la próxima época de cría, cuando los juveniles pueden ayudar a sus padres en la tarea de construcción de sus nidos (Skutch 1976; Lawton y Guindon 1981). Las parejas o grupos pueden mantener un territorio durante todo el año, en particular, entre especies insectívoras como los soterrés y los hormigueros; los frugívoros y los nectarívoros, así como algunos insectívoros pueden también ocupar un mismo territorio durante todo el año, siendo el patrón de ocupación el de la distribución del recurso (cf. Skutch 1957, 1960, 1969, Willis 1966; Stiles y Wolf 1979). Los sistemas sociales de apareamiento pueden simplemente superponerse a los sistemas de conservación. Por ejemplo, las grandes palo-

mas del género *Columba*, forrajean durante todo el año en bandadas de muy amplio ámbito y pueden anidar en colonias muy dispersas; supuestamente las parejas que están anidando comparten los quehaceres domésticos con otras, así como las actividades de forrajeo. En las especies que se alimentan al vuelo, como los vencejos y las golondrinas, se presentan sistemas algo similares. Los colibríes ermitaños visitan flores muy dispersas todo el año, pero durante el apareamiento sus rutas de forrajeo empiezan y terminan en el nido o en sus territorios de reunión (cf. Stiles y Wolf 1979). Muchas especies se unen a bandadas mixtas (ver más adelante) durante el apareamiento únicamente cuando estas bandadas atraviesan su territorio (Buskirk *et al.* 1972).

Una mayor variedad en la disponibilidad del recurso y las ventajas de una residencia estable para aprovecharlo, junto a la heterogeneidad del tiempo y del espacio de los hábitats tropicales, puede favorecer la evolución de una mayor variedad de sistemas sociales entre las aves tropicales que entre las de mayores latitudes. Karr (1971) reconoció la existencia de tres tipos de territorios en un intento por cuantificar estas diferencias: los territorios "clásicos" para todo propósito; el traslape de territorios residenciales, en donde el dominio se relaciona, a menudo, con la distancia desde el nido (cf. Willis 1966); y los territorios de gran tamaño, o residencias irregularmente atravesados. Pudo concluir que en los trópicos (Panamá), el tercer tipo de "territorio" es más común que en los hábitats de la zona templada (Illinois), y aún es más común dentro del bosque que en áreas abiertas en una misma zona. Sin embargo, él comparó sólo el sistema de apareamiento en Illinois, con mezclas de sistemas de apareamiento y de conservación en Panamá, y no intentó incluir la naturaleza de las unidades sociales (individuos, parejas, bandadas, etc.). Los residentes tropicales no limitan sus actividades de propaganda territorial a un período corto de tiempo, pues pueden ampliar diversas formas de defensa, menos conspicuas y más sutiles; es, por lo tanto, muy difícil distinguir territorios entre estas aves, especialmente si el estudio abarca un área muy pequeña.

Debido a estos problemas, puede ser más significativo comparar avifaunas en relación con tipos existentes de unidades sociales. Aquí la diferencia entre apareamiento y conservación es determinante. En las aves tropicales, hay una variedad mucho mayor de unidades sociales que en las aves de zonas templadas. Mientras que algunos pocos de estos últimos utilizan unidades para el apareamiento, además de la pareja, las aves tropicales presentan una variedad de unidades de apareamiento, a saber: individuos (hembras que anidan solas), parejas permanentes o transitorias, grupos familiares muy unidos y también grandes bandadas de individuos relacionados o no. Estos sistemas sociales complejos, como los ayudantes en el nido, nidadas compuestas, y anidación comunal, están específicamente restringidos a aves de zonas tropicales o subtropicales residentes, y en la mayoría de los casos pueden surgir naturalmente de los sistemas sociales de conservación de las bandadas. Es interesante que las bandadas de una sola

especie o multiespecíficas, sean comunes como organizaciones sociales no reproductivas en aves de latitudes no tropicales (v.g., Morse 1970). Son mucho más similares los tipos de unidades sociales de avifaunas en Michigan y Costa Rica en diciembre que en junio. Aún más, las aves nortefías pasan más tiempo en estos diferentes sistemas de conservación que como parejas de apareamiento. Los migratorios de largas distancias que se aparean en Costa Rica, sin excepción, lo hacen como parejas simples. Los migratorios altitudinales en Costa Rica tienden a confirmar la noción de que el residir en un lugar por largo tiempo produce complicaciones sociales: prácticamente todas estas especies, o se forman en parejas para el apareamiento, o carecen de un vínculo fuerte como pareja (colibríes, pájaro campana, etc.). Todo esto implica que la comparación cualitativa entre las avifaunas de los trópicos y de las zonas templadas con respecto a sus sistemas sociales, es considerablemente menos confiable de lo que se creía.

Los sistemas sociales de apareamiento de las aves costarricenses a menudo están fuertemente influenciados por patrones de la distribución y explotación del recurso. La anidación solitaria se ve sobre todo en los nectarívoros (colibríes) y frugívoros (pípridos, cotingas, algunos mosqueros, etc.), cuyo alimento es relativamente abundante, estacionario y de fácil acceso, lo que reduce el tiempo requerido para el forrajeo, y dando a la hembra la oportunidad de alimentarse ellos y sus pichones sin necesidad de ayuda (Morton 1973; Snow 1965a, 1971). Los machos "emancipados" de estas especies, pueden formar bandadas que intensifican la selección sexual y pueden servir de ayuda para que las hembras encuentren a los machos. Los colibríes aparentemente tienen dos sistemas divergentes de apareamiento basados en la disponibilidad del recurso para los machos, con muy pocos intermedios. Los machos de aquellas especies, socialmente dominantes, mantienen sus territorios alrededor de flores ricas en néctar que les sirven para atraer a las hembras quienes escogen a los machos de acuerdo con la calidad de sus territorios (flores); pueden formarse bandadas ("lecks") cuando las especies de aves no pueden defender las mejores flores debido a un nivel social subordinado o a la ausencia de flores (Wolf y Stiles 1970; Stiles y Wolf 1979). Por otro lado, los sistemas de apareamiento más complejos son aquellos de los insectívoros y de los omnívoros (anis, urracas), aunque hay muchos frugívoros, así como otros que forrajean en grupos familiares, o en bandadas, que se aparean según estas unidades: los pájaros que no se están apareando se convierten en ayudantes del nido. Globalmente, la unidad de apareamiento más común de la avifauna costarricense es, tal vez, la pareja solitaria especialmente en aquellos grupos que invierten mucho tiempo en la búsqueda individual de presas activas o poco conspicuas, tales como los insectívoros pequeños, los raptores, los piscívoros, y otras aves acuáticas. El gregarismo intraespecífico es de poca importancia en el forrajeo para tales especies, aunque pueden asociarse con bandadas de especies mixtas.

Formación de bandadas en las aves costarricenses

El tamaño, la complejidad y la frecuencia de las bandadas de especies mixtas (también llamados bandadas o grupos interespecíficos, multiespecíficos, o heteroespecíficos) en la avifauna neotropical siempre ha impresionado a los investigadores en las zonas templadas. La eficiencia en el forrajeo y la facilidad de localizar a sus presas son ventajas de los miembros de tales bandadas. Aunque se considera que estas dos hipótesis son mutuamente excluyentes, hoy día son complementarias, como podrá verse a continuación.

Buskirk (1976; y también Powell 1979), en un ambicioso intento de evaluar la organización social de la avifauna en el bosque de Monteverde, encontró que las especies que más tienden a formar o unirse en bandadas son forrajeros arbóreos que quizá sean los más vulnerables a los depredadores. Aquellas especies de bandadas que se movilizan en grupos de una sola especie o de especies mixtas tienden a explotar respectivamente, recursos apiñados y dispersos. Entre los forrajeadores terrestres, o los de acecho así como los colibríes, que son de una vulnerabilidad reducida, mostraron como regla un patrón de forrajeo solitario. En el cuadro 10.5 amplió el estudio de Buskirk para comparar las aves de diferentes localidades, hábitos alimenticios y afinidades taxonómicas, utilizando como parámetro las de Monteverde, las de una

zona elevada (Villa Mills), y las de una zona de tierras bajas (La Selva), de las que tengo una información más confiable sobre sistemas sociales. Quería, específicamente, comparar la proporción de aves no sociales (que por lo general, se encuentran en parejas o solitarias) y las "sociales" (que se encuentran en grupos o bandadas) y entre las especies sociales comparar solo aquellas que son gregarias intraespecíficamente con aquellas que en general se encuentran en bandadas de especies mixtas.

Entre estos últimos, unas cuantas especies son gregarias tanto, intraespecífica como interespecíficamente; son los "núcleos" alrededor de los cuales se forman las bandadas de especies mixtas (v.g., Vireos *Hylophilus* y *Myrmotherula* en La Selva *Basileuterus* y *Chlorospingus* en zonas muy elevadas). Un número mayor y más variable de especies intraespecíficamente no sociales tienden a unirse y seguir a aquellas "especies nucleares" y en general se les denomina "especies asistentes" (cf. Moynihan 1962; Buskirk *et al.* 1972). Las diferencias en las localidades, en cuanto al número de especies gregarias interespecíficamente, es por lo general, el reflejo de la variación en el número de especies asistentes. Uno de los objetivos de este estudio fue probar la muy conocida y subjetiva opinión popular de que las bandadas de especies mixtas son más frecuentes en zonas de mediana elevación (v.g., Karr 1971).

	La Selva				Monteverde ^a				Villa Mills			
	All Species		Social Species		All Species		Social Species		All Species		Social Species	
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
<i>Taxonomic</i>												
Nonpasserines	69	27	23	4	18	9	6	3	11	6	6	0
Suboscines	40	33	9	24	11	13	1	12	4	3	0	3
Oscines	26	40	20	20	8	20	8	12	11	13	4	9
<i>Diet^b</i>												
Fruit/large seeds	23	42	30	12	9	15	9	6	6	12	7	5
Large insects/small herps	19	11	3	8	3	0	0	0	1	0	0	0
Small insects	49	43	18	25	13	25	6	19	11	10	3	7
Nectar	15	1	0	1	7	1	0	1	5	0	0	0
Vertebrates and carrion	23	0	0	0	5	0	0	0	2	0	0	0
Small seeds	6	3	2	1	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Foraging</i>												
Aerial	4	6	4	2	0	2	2	0	0	1	1	0
Active arboreal	70	75	36	39	14	37	12	25	11	20	8	12
Active terrestrial	22	14	10	4	12	3	1	2	9	1	1	0
Sentinel	39	5	2	3	11	0	0	0	6	0	0	0
Total	135	100	52	48	37	42	15	27	26	22	10	12
Winter residents	27	5	2	3	3	6	0	6	2	1	0	1

Cuadro 10.5 Gregarismo inter e intraespecífico en el sistema social de varios grupos taxonómicos y ecológicos de aves en tres localidades de Costa Rica. Todas las especies. Especies sociales (en tres columnas).

NOTA: a=Solitario, parejas; b=Social: gregarios interespecíficos o intraespecíficos; c=Gregarios únicamente intraespecíficos; d=Gregarios interespecíficos independiente de gregarismo intraespecífico.

^a Modificado a Buskirk 1976.

^b Categorías de dieta asignadas como en las figuras 10.6 y 10.7.

La participación en las bandadas de especies mixtas está claramente influenciada por las afinidades taxonómicas de las especies residentes (*cuadro 10.5*). La mayoría de los paserinos no son sociales, y aquellos que lo son, se limitan a ser gregarios solo intraespecíficamente. La proporción de especies sociales, entre los suboscines, es mayor en Monteverde; en todas las elevaciones, la mayoría de los suboscines sociales se unen, por lo general como asistentes, a las bandadas de especies mixtas. La mayoría de los oscines son gregarios en cualquier localidad, y a mayores alturas lo son interespecíficamente. Entre los frugívoros, de acuerdo con su dieta y a cualquier altura, el sistema social prevaleciente es el de bandadas uniespecíficas, aunque unas cuantas especies son solitarias y otras forman "leks". La formación en bandadas, quizás aumenta la eficiencia para localizar ricas, pero muy dispersas fuentes de alimento (frutas), y el patrón típico de movimiento, de descansos largos seguido de vuelos directos largos no es muy práctico para el forrajeo de los asistentes insectívoros (Buskirk, 1976). El grupo dietético más grande es el de las especies que consumen insectos pequeños en alturas grandes y medias, casi la mitad de las especies son sociales, y en Monteverde las dos terceras partes lo son. El pico de distribución de forrajeros gregarios interespecíficamente en zonas de mediana elevación y, por lo tanto, en las bandadas de especies mixtas, es un verdadero fenómeno además se debe a la alta proporción de asistentes de los insectívoros pequeños. Sólo en La Selva se encuentran consumidores de insectos grandes como asistentes, en apariencia, aprovechándose de la conmoción causada por los miembros de la bandada al perturbar a las presas deseables que se encuentran escondidas dentro de la vegetación. Los otros grupos dietéticos incluyen prácticamente, a todos los forrajeros no sociales.

He hecho ciertas modificaciones a las categorías de forrajeo, de Buskirk, a saber: he agregado una categoría para los alimentadores aéreos, y prefiero considerar a los "cosechadores" al voleo ("hover gleaners") (v.g. muchos Tyrannidae pequeños), más como "arbóreos activos" que como acechadores (cf. Fitzpatrick 1980). Además he cambiado algunas especies que forrajean cerca del suelo en el sotobosque denso de la categoría de "arbóreos activos" a la de "terrestres activos". Las especies de "arbóreos activos" son según Buskirk, el único grupo grande con una mayoría de especies sociales, e incluye la mayoría de las especies gregarias interespecíficamente en todas las localidades. Esto es así, a pesar de incluir a los colibríes que forrajean en forma solitaria, lo que considero prudente, pues de ninguna forma, por lo menos en La Selva, han logrado librarse de los depredadores (Stiles 1978c). Las especies terrestres activas y centinelas son poco sociales; mientras los alimentadores de vuelo son en su mayoría sociales, quizás como resultado de sus costumbres coloniales de anidación o de forrajeo de amplio alcance, que de otra forma impedirían las interacciones sociales.

La mayoría de residentes de invierno son no sociales, excepto en zonas de mediana elevación, donde la mayoría de especies se comportan, como asistentes de las

bandadas de especies mixtas. Estas especies no necesariamente tienen que formar vínculos sociales, para la reproducción —sería imposible que las parejas se mantuvieran en contacto en las grandes bandadas migratorias en su mayoría nocturnas. Basado en los niveles de los recursos, un sistema social individualista debe por lo tanto funcionar mejor en la dispersión de estas aves insectívoras u omnívoras, predominantemente pequeñas. Aquellos residentes invernales que forman bandadas uniespecíficas, consumen por lo general, néctar, frutas, o semillas (v.g., *Vermivora peregrina*, *Passerina cyaneæ*). El hecho que algunas especies comunes (v.g., *Wilsonia pusilla*) sean parte de las bandadas mixtas en Monteverde (Buskirk 1976) pero no, por ejemplo, en Villa Mills, demuestra el mayor desarrollo de este tipo de bandadas.

LAS AVES EN LOS ECOSISTEMAS COSTARRICENSES

Se puede visualizar, el papel ecológico de los consumidores como las aves en un ecosistema complejo desde diferentes niveles. Los estudios de flujo de energía indican que la proporción de la productividad en los pastizales y bosques de zonas templadas, que se canalizan a través de las aves, es insignificante en términos energéticos (Wiens e Innis 1974; Holmes y Sturges 1975). Esta conclusión se aplica, sin duda, igualmente a los sistemas tropicales, ya que la energía total necesaria para mantener a la avifauna, tiene la misma relación con la productividad total anual del ecosistema (Karr 1975). Otra función de suma importancia que realizan las aves, es el control biológico de roedores e insectos herbívoros. Aunque, este papel de las aves tiene poca importancia en los ecosistemas sencillos de las latitudes superiores, es inexistente en los ecosistemas tropicales, en donde más bien la experiencia sugiere lo contrario (D. H. Janzen, com. pers.).

No obstante, las aves sí desempeñan un papel importante como agentes de dispersión de frutas en los ecosistemas neotropicales y en menor grado como polinizadores de las flores de las angiospermas. El surgimiento de las angiospermas, como grupo dominante en las floras principales del mundo, ha sido ligado, a la evolución de las aves, como excelentes dispersores a grandes distancias, (Regal 1977). Por ejemplo, el 49% de los árboles en La Selva, tienen frutos que son dispersados, principalmente o exclusivamente por aves (Hartshorn, 1979). Estos árboles representan especies pioneras (v.g., *Cecropia*), hasta especies maduras (v.g., *Virola*, *Protium*), e incluyen la mayoría de aquellas especies del dosel que requieren de claros en el bosque, para el establecimiento de sus plántulas (Hartshorn 1979). Las aves deben, así, desempeñar un papel preponderante, en el mantenimiento de la heterogeneidad espacial y en la diversidad del bosque en sí, que permita que los árboles puedan colonizar los claros de bosque a alguna distancia de la fuente de semillas, y al mismo tiempo evadir la depredación en una buena medida de estas semillas (Janzen 1970), aunque algunas aves son primordialmente depredadores de semillas (v.g., Higgins 1979). Los árboles y arbustos dispersados por las aves son también

abundantes en el sotobosque, en particular, entre las palmeras Rubiaceae y Melastomaceae. Estos importantes colonizadores de claros y de bosques secundarios como las grandes hierbas monocotiledóneas como *Heliconia* y arbustos y árboles pequeños como *Hamelia*, *Neea*, *Rubus*, y *Miconia*, son dispersados por aves. El punto crucial de la interacción ave-fruto, incluye las coadaptaciones en tamaño, contenido energético y nutritivo, la frecuencia de renovación y la abundancia de los frutos, con las necesidades nutricionales, la morfología y el comportamiento de las aves (Snow 1965a,b, 1971; Morton 1973; Mckey 1975; Howe 1977; Howe y Estabrook 1977; Howe y Vande Kerckhove 1979; Skutch 1980).

Las aves son también importantes polinizadores de algunos segmentos de la vegetación tropical en Costa Rica, las epífitas (bromelias, ericacias, generiacias, etc.) y muchas plantas de claros del bosque y de crecimiento secundario (*Heliconia*, muchas Acanthaceae, Rubiaceae, Lobeliaceae, etc.), son generalmente polinizadas por aves. Los colibríes, considerados como los principales polinizadores del Nuevo Mundo, pueden agruparse dentro de tres modelos básicos que difieren en su morfología y comportamiento. Los ermitaños son aquellos forrajeros de picos curvos y largos que buscan su alimento en circuitos; los colibríes "típicos" tienen picos más cortos y rectos, además de una gran cantidad de estrategias de forrajeo, incluida la territorialidad por flores ricas en néctar de muchas especies. Y por último, hay una cantidad de colibríes muy pequeños y no ermitaños, de pico corto, que visitan principalmente flores pequeñas con poco néctar, que inclusive son también visitados constantemente por pequeños insectos. (Snow y Snow 1972) y Stiles (1975, 1978a,b) describen las coadaptaciones morfológicas y calóricas entre las flores y los diferentes "modelos" de colibríes. Es interesante que sean muy pocos los árboles de dosel, en bosques costarricenses que son polinizados por aves, y estos pocos están adaptados a paserinos nectarívoros como los Ictéridos que tienden a viajar en grupos: si fueran colibríes que son más individualistas, rápidamente dividirían los árboles en territorios individuales de alimentación, lo que reduciría severamente la polinización cruzada. (Wolf y Stiles 1970; Stiles 1978b, 1981).

La influencia de las interacciones coevolutivas debe ser más marcada en las comunidades tropicales, debido a que en estas hay la posibilidad de que las aves y las plantas interactúen durante todo el año. La coevolución entre aves y plantas es responsable, en gran medida, de la existencia de una mayor disponibilidad de recursos para las aves en los trópicos, que en las zonas templadas. Mi hipótesis plantea que uno de los principales factores facilitadores de la diversificación, se da porque en los trópicos es mayor el tiempo disponible para la coevolución (no en años sino como una proporción de cada año, en que tales interacciones son factibles, cuando las aves y las plantas están expuestas a las mismas condiciones ambientales, y cuando se puede ejercer presión selectiva sobre los resultados. Tanto las aves migratorias como las plantas de

zonas templadas, se ven sometidas a diferentes presiones de selección durante el invierno; las aves residentes nortefías deben mantenerse activas mientras las plantas están invernando. En latitudes superiores, tanto la cantidad como la posición de las aves y de las plantas, entre sí, durante la primavera, cuando comienza el período de selección, son el resultado de eventos diferentes e independientes durante el invierno. Hay pocas o ninguna de esas interrupciones en las tierras húmedas bajas de los trópicos; la continua selección recíproca puede depurar las coadaptaciones entre las comunidades de aves y plantas, por lo tanto, la comunidad local constituye el marco dentro del cual deben actuar estas presiones selectivas. Los conjuntos de plantas simpátricas que comparten polinizadores o dispersores, o de aves que comparten flores o frutos, debe presentar una gran diversidad de arreglos coevolutivos, de tal forma, que el promedio de la pérdida de recursos por la competencia se disminuye. Además debido a la heterogeneidad espacial y la variabilidad año con año de los hábitats tropicales y del clima, tales arreglos coadaptativos pueden variar en las diferentes comunidades. Es de esperar, también, que haya más variación interlocal en los ciclos anuales de aves y plantas en los trópicos, ya que aquí las restricciones temporales de los eventos fenológicos son menos severas. Esto a su vez puede explicar, parcialmente, las muy notorias distribuciones de parche de muchas especies tropicales. Es evidente que para poder evaluar estas hipótesis se necesita más información sobre la fenología de las comunidades de plantas y animales en diferentes localidades tropicales.

La gran movilidad de las aves es de suma importancia en el papel desempeñado dentro de la dinámica de los bosques tropicales, así como también su sensibilidad a la alteración y fragmentación de estos bosques causadas por el hombre. Se requieren grandes extensiones de bosque para mantener las complejas comunidades de aves, ya que las muchas especies dependen de la heterogeneidad espacial del bosque para sobrevivir. Por otro lado, muchas plantas necesitan de las aves para encontrar hábitats apropiados dentro del bosque. Al aislarse un parche de bosque las especies de aves disminuyen, en forma exponencial, en proporción inversa al área del bosque (Diamond 1972). Un ejemplo claro de esto es la Isla de Barro Colorado, una pequeña reserva forestal, en Panamá, donde las especies de aves disminuyen a una tasa cerca de lo predicho desde que se aisló del Lago Gatún hace unos 60 años (Willis 1974; Terborgh 1974). Algunas plantas que dependen de estas aves desaparecerán eventualmente, provocando una retroalimentación positiva cuyo resultado será una comunidad paupérrima, como ha pasado en la Isla del Caño frente a la Península de Osa, un puente insular terrestre que quizá se aisló desde el Pleistoceno. Aquí, el bosque actual estructuralmente diverso pero con respecto a la florística es muy pobre, mantiene de ocho a diez especies de aves residentes en una área de aproximadamente 3 km².

La mejor estrategia de conservación para mantener a la avifauna costarricense es el sistema de parques nacionales, Costa Rica intenta de forma valiente y costosa proteger zonas lo suficientemente grandes de hábitats

- naturales para conservar la mayoría de su increíble riqueza biológica. Hay, sin embargo, una escasez de expertos ecólogos en muchos campos, y hasta el momento hay una serie de zonas de áreas claves (v.g., las tierras altas de Osa y los bosques nubosos bajos de la costa caribeña) fuera del sistema de parques. Los científicos extranjeros pueden contribuir, usando los parques nacionales de Costa Rica, en sus investigaciones, poniendo las técnicas y resultados hechos en Costa Rica, al alcance de estudiantes, científicos y administradores locales. Un aspecto crucial para el control continuo de esos parques es la avifauna: las aves son más sensibles a la reducción del hábitat, al aislamiento y a la alteración, que cualquier otro grupo de organismos y con el tiempo estos serán la mejor prueba de la eficacia de los parques y reservas en la conservación de la riqueza de especies tropicales.
- Buskirk, R. E., and Buskirk, W. H. 1976. Changes in arthropod abundance in a highland Costa Rican rain forest. *Am. Midl. Nat.* 95:288–98.
- Buskirk, W. H. 1976. Social systems in a tropical forest avifauna. *Am. Nat.* 110:293–310.
- Buskirk, W. H., Powell, G. V. N.; Wittenberger, J. F.; and Powell, T. U. 1972. Interspecific bird flocks in tropical highland Panama. *Auk* 89:612–24.
- Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20:174–94.
- Diamond, J. 1972. Biogeographic kinetics: Estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 69:3199–3203.
- . 1973. Distributional ecology of New Guinea birds. *Science* 179:759–69.
- Emlen, J. T. 1971. Population densities of birds derived from transect counts. *Auk* 88:323–42.
- Feduccia, A. 1977. A model for the evolution of perching birds. *Syst. Zool.* 26:19–31.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monogr.* 46:257–91.
- Fitzpatrick, J. W. 1980. Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers. *Condor* 82:43–57.
- Foster, M. S. 1974. Rain, feeding behavior, and clutch size in tropical birds. *Auk* 91:722–26.
- . 1975. The overlap of molt and breeding in some tropical birds. *Condor* 77:304–14.
- Greenberg, R. 1981a. Frugivory in migrant wood warblers. *Biotropica* 13:315–23.
- . 1981b. Abundance and seasonality of forest canopy birds. *Biotropica* 13:241–51.
- Haffer, J. 1974. Avian speciation in tropical South America. *Publ. Nuttall Ornithol. Club*, no. 14.
- Hartshorn, G. S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In *Tropical trees as living systems*, ed. P. B. Tomlinson and M. H. Zimmermann, pp. 617–38. Cambridge: Cambridge University Press.
- . 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (suppl.):23–31.
- Higgins, M. L. 1979. Intensity of seed predation on *Brosimum utile* by mealy parrots. *Biotropica* 11:80.
- Holmes, R. T., and Sturges, F. W. 1975. Bird community dynamics and energetics in a northern hardwoods ecosystem. *J. Anim. Ecol.* 44:175–200.
- Howe, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology* 58:539–50.
- Howe, H. F., and Estabrook, G. F. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *Am. Nat.* 111:817–32.
- Howe, H. F., and Vande Kerckhove, G. A. 1979. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology* 60:180–89.
- . 1981. Removal of wild nutmeg (*Vitrola surinamensis*) crops by birds. *Ecology* 62:1093–1106.
- Howell, T. R. 1969. Avian distribution in Central America. *Auk* 86:293–326.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104:501–28.
- . 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: Effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54:687–708.
- Janzen, D. H., and Schoener, T. W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49:96–110.
- Kantak, G. E. 1981. Temporal feeding patterns of some tropical frugivores. *Condor* 83:185–87.
- Karr, J. R. 1971. Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. *Ecol. Monogr.* 41:207–33.
- . 1975. Production, energy pathways, and community diversity in tropical forest birds. In *Tropical ecological systems: Trends in terrestrial and aquatic research*, ed. F. B. Golley and E. Medina, pp. 161–76. Ecological studies, vol. 2. New York: Springer-Verlag.
- . 1976. Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *Am. Nat.* 110:973–94.
- . 1977. Ecological correlates of rarity in a tropical forest bird community. *Auk* 94:240–47.
- Kiff, L. F. 1975. Notes on southwestern Costa Rican birds. *Condor* 77:101–3.
- Lawton, M. F., and Guindon, C. F. 1981. Flock composition, breeding success, and learning in the brown jay. *Condor* 83:27–33.
- Leber, K. 1980. Habitat utilization in a tropical heronry. *Brenesia* 17:97–136.
- Leck, C. F. 1972. Seasonal changes in feeding pressures of fruit- and nectar-eating birds in Panama. *Condor* 74:54–60.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology*. New York: Harper and Row.
- MacArthur, R. H.; Recher, H.; and Cody, M. L. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. *Am. Nat.* 101:377–85.

- McDiarmid, R. W.; Ricklefs, R. E.; and Foster, M. S. 1977. Dispersal of *Stemmadenia donnell-smithii* (Apoynaceae) by birds. *Biotropica* 9:9–25.
- McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. In *Coevolution of animals and plants*, ed. L. E. Gilbert and P. H. Raven, pp. 159–91. Austin: University of Texas Press.
- Mayr, E. 1946. History of the North American bird faunas. *Wilson Bull.* 58:1–68.
- . 1964. Inferences concerning the Tertiary American bird faunas. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.* 51: 280–88.
- Mengel, R. M. 1964. The probable history of species formation in some northern wood warblers (Parulidae). *Living Bird* 2:9–43.
- Morse, D. H. 1970. Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds. *Ecol. Monogr.* 40:119–68.
- Morton, E. S. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *Am. Nat.* 107:8–22.
- . 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *Am. Nat.* 109:17–33.
- . 1977. Intra-tropical migration of the yellow-green vireo and piratic flycatcher. *Auk* 94:97–106.
- Morton, E. S., and Keast, A., eds. 1979. *Migrant birds in the New World tropics*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Moynihan, M. 1962. The organization and possible evolution of some mixed-species flocks of Neotropical birds. *Smithsonian Misc. Coll.* 143:1–140.
- Muller, P. 1973. Dispersal centers for terrestrial vertebrates in the Neotropical realm. *Biogeographica* 2:1–244.
- Orians, G. H. 1969. The number of bird species in some tropical forests. *Ecology* 50:783–801.
- Payne, R. B. 1973. Patterns and control of molt. In *Avian biology*, ed. D. S. Farner and J. R. King, 2:103–55. New York: Academic Press.
- Pearson, D. L. 1975. The relation of foliage complexity to ecological diversity of three Amazonian bird communities. *Condor* 77:453–66.
- . 1977. Ecological relationships of small antbirds in Amazonian bird communities. *Auk* 94:283–92.
- Powell, G. V. N. 1979. Structure and dynamics of interspecific flocks in a Neotropical mid-elevation forest. *Auk* 96:375–90.
- Pulliam, H. R. 1973. Comparative feeding ecology of a tropical grassland finch (*Tiarra olivacea*). *Ecology* 54:284–99.
- Regal, P. 1977. Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science* 196:622–29.
- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in passerine birds. *Smithsonian Contrib. Zool.*, no. 9.
- . 1977. A discriminant function analysis of assemblages of fruit-eating birds in Central America. *Condor* 79:228–31.
- Root, R. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37:317–50.
- Schemske, D. W., and Brokaw, N. 1981. Treefalls and the distribution of understory birds in a tropical forest. *Ecology* 62:938–45.
- Schoener, T. W. 1965. The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. *Evolution* 19:189–213.
- . 1971. Large-billed insectivorous birds: A precipitous diversity gradient. *Condor* 73:154–61.
- Skutch, A. F. 1950. The nesting seasons of Central American birds in relation to climate and food supply. *Ibis* 92:185–222.
- . 1957, 1960, 1969. *Life histories of Central American birds*. Pacific Coast Avifauna, nos. 31, 34, 35. Berkeley: Cooper Ornithological Society.
- . 1966. A breeding bird census and nesting success in Central America. *Ibis* 108:1–16.
- . 1971. *A naturalist in Costa Rica*. Gainesville: University of Florida Press.
- . 1976. *Parent birds and their young*. Austin: University of Texas Press.
- . 1980. Arils as food of tropical American birds. *Condor* 82:31–42.
- Slud, P. 1960. The birds of Finca "La Selva," a tropical wet forest locality. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 121: 49–148.
- . 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1–430.
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a Neotropical forest. *Am. Nat.* 104:25–35.
- Snow, B. K. 1977. Territorial behavior and courtship of the male three-wattled bellbird. *Auk* 94:623–45.
- Snow, B. K., and Snow, D. W. 1972. Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad valley. *J. Anim. Ecol.* 41:471–85.
- Snow, D. W. 1965a. The evolution of manakin displays. *Proc. Thirteenth Int. Ornith. Congr.*, pp. 553–61.
- . 1965b. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* 15:274–81.
- . 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113:194–202.
- . 1978. Relationships between the European and African avifaunas. *Bird Study* 25:134–48.
- Snow, D. W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. *Biotropica* 13:1–14.
- Snow, D. W., and Snow, B. K. 1964. Breeding seasons and annual cycles of Trinidad landbirds. *Zoologica* 49:1–39.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285–301.
- . 1978a. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10:194–210.
- . 1978b. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *Am. Zool.* 18:715–29.
- . 1978c. Possible specialization for hummingbird-hunting in the tiny hawk. *Auk* 95:550–53.

- . 1979a. The evolutionary implications of habitat relations between permanent and winter resident landbirds in Costa Rica. In *Migrant birds in the New World tropics*, ed. E. S. Morton and A. Keast. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- . 1979b. El ciclo anual en una comunidad coadaptada de colibríes y flores en el bosque tropical muy húmedo de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 27:75–101.
- . 1980. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis* 122:322–43.
- . 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with special reference to Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68:323–51.
- Stiles, F. G., and Wolf, L. L. 1974. A possible circannual molt rhythm in a tropical hummingbird. *Am. Nat.* 108:341–54.
- . 1979. The ecology and evolution of a lek mating system in the long-tailed hermit hummingbird. *Am. Ornithol. Union Monogr.*, no. 27.
- Terborgh, J. 1971. Distribution on environmental gradients: Theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52:23–40.
- . 1974. Faunal equilibria and the design of wildlife preserves. In *Tropical ecological systems: Trends in terrestrial and aquatic research*, ed. F. B. Golley and E. Medina, pp. 340–48. Ecological Studies, vol. 2. New York: Springer-Verlag.
- . 1977. Bird species diversity along an Andean elevational gradient. *Ecology* 58:1007–19.
- Terborgh, J., and Weske, J. 1969. Colonization of secondary habitats by Peruvian birds. *Ecology* 50: 765–82.
- . 1975. The role of competition in the distribution of Andean birds. *Ecology* 56:562–76.
- Tramer, E. J., and Kemp, T. R. 1979. Diet-correlated variation in social behavior of wintering Tennessee warblers. *Auk* 96:186–87.
- Wiens, J. A., and Innis, G. S. 1974. Estimation of energy flow in bird communities: A population bioenergetics model. *Ecology* 55:730–46.
- Willis, E. O. 1966. The behavior of bicolored antbirds. *Univ. California Publ. Zool.* 79:1–132.
- . 1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panama. *Ecol. Monogr.* 44:153–59.
- . 1976. Effects of a cold wave on an Amazonian avifauna in the upper Paraguay drainage, southern Matto Grosso, and suggestions on oscine-suboscine relationships. *Acta Amaz.* 6:379–94.
- Willson, M. F.; Anderson, S. H.; and Murray, B. G. 1973. Tropical and temperate bird species diversity: Within- and between-habitat comparisons. *Caribbean J. Sci.* 13:81–90.
- Wolf, L. L. 1970. The impact of seasonal flowering on the biology of some tropical hummingbirds. *Condor* 72:1–14.
- . 1976. The avifauna of the Cerro de la Muerte region, Costa Rica. *Am. Mus. Nat. Hist. Novitates*, no. 2606.
- Wolf, L. L., and Stiles, F. G. 1970. The evolution of pair cooperation in a tropical hummingbird. *Auk* 87: 467–91.
- Wolf, L. L.; Stiles, F. G.; and Hainsworth, F. R. 1976. The ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 32:349–79.

LISTA DE AVES

F. G. Stiles

Esta lista da una idea aproximada de la categoría, la abundancia y la preferencia de hábitats para todas las especies de aves registradas hasta la fecha en aquellos sitios visitados, con mayor frecuencia, por los cursos de la OTS. Esta lista tiene las siguientes calificaciones:

1. La lista para la Península de Osa se refiere a la península en su totalidad, y no sólo al Parque Nacional Corcovado. Sin embargo, en Corcovado se espera encontrar virtualmente a todas las especies en la lista, a excepción de ciertas aves acuáticas.
2. Se incluye la zona de San José- Universidad de Costa Rica, ya que muchos estudiantes tienen su primera experiencia con las aves tropicales en esta área.
3. No se incluye a Tortuguero, ya que su avifauna es esencialmente un subconjunto de la avifauna de La Selva, añadiéndose ciertas aves acuáticas.
4. La lista para Las Cruces también incluye la zona alrededor de San Vito, especialmente los matorrales y pantanos cerca del aeropuerto (ya que prácticamente todo aquel que llega o se va de San Vito por avión pasa una o dos horas allí).
5. La lista para La Selva también incluye la zona de Puerto Viejo y los pastizales empantanados bajos al otro lado del río Puerto Viejo. Debido a las limitaciones obvias de espacio, sólo se puede dar una idea muy general de la abundancia y la distribución local. Por eso, se anotan los hábitats donde un ave se encuentra más corrientemente, y los informes de abundancia y categoría se refieren a esos hábitats — que pueden ser muy extensos o muy localizados. Por ejemplo, el antifacito chiriquense (*Geothlypis chiriquensis*) es común en los pantanos con pasto, alrededor del aeropuerto de San Vito —pero, no se encuentra en ningún otro lugar de la zona. La reinita enlutada (*Oporornis philadelphicus*) es un residente invernal muy común en las áreas enmontadas cerca de estos mismos pantanos pero, es muy común en los matorrales bajos en otras partes (incluyendo “propiamente” Las Cruces). También la categoría de una ave puede variar de un hábitat al otro: los espigueros *Sporophila* pueden ser clasificados como residentes permanentes en el crecimiento secundario joven y como visitantes del bosque a

corto plazo. Muchas especies pueden tener "categoría doble" en cualquier caso por ejemplo muchos, migratorios del norte se encuentran tanto como transeúntes y como residentes durante el invierno. En tales casos, sólo se dará como regla la categoría de la residencia a un plazo más largo (n en lugar de t, p en lugar de n, etc.); pero debería ser obvio que, la abundancia varía conforme van y vienen más individuos transitorios.

En las listas que se dan a continuación, el nombre de la especie en latín está seguido por una serie de símbolos y abreviaciones.

Estas son así:

- * Migratorio de larga distancia: se reproduce al norte de Costa Rica (generalmente en América del Norte).
- ** Migratorio intratropical de larga distancia: se reproduce en América Central, pasa el invierno más al sur.
- *** Migratorio de larga distancia que se reproduce al sur de Costa Rica (especialmente ciertas especies marinas).
- + Migraciones o movimientos estacionales pronunciadas dentro de Costa Rica; estos son principalmente altitudinales para las aves terrestres y relacionadas con las lluvias y cambios en el nivel del agua para las aves acuáticas.
- o Los individuos forrajean diariamente en una extensión muy amplia, a menudo, atravesando varios hábitats o incluso zonas de vida (grandes aves planeadoras, vencejos, algunas golondrinas, algunos frugívoros, etc.).
- () Parte de la población es relativamente sedentaria, parte es migratoria —tal como las especies con subespecies residentes y migratorias, como el pibi occidental (*Contopus sordidulus*). Este símbolo también indica variación en el grado de la migración altitudinal entre los individuos, en diferentes años, etc.

Bajo la columna para cada sitio, se ponen tres clases de datos para cada especie presente; abundancia (máxima), categoría y hábitat(s) preferido(s).

Las abreviaciones son las siguientes:

Abundancia

- A Abundantes; muchos pueden ser registrados diariamente.
- C Común; uno o unos cuantos son registrados diariamente.
- U Poco común; uno o unos cuantos son vistos a intervalos frecuentes, por lo general, no a diario.
- R Raro; visto esporádicamente, por lo general, a intervalos largos, en pequeñas cantidades (pero también se aplica a "invasiones" de bandadas ocasionales).
- X Accidental; cinco registros o menos hasta la fecha.

Categoría

- p Residente permanente; se reproduce en la zona (probablemente), puede ser visto en cualquier época del año. Incluye especies de amplia extensión, que pueden aparecer en forma diario, pero pueden reproducirse en lugares distantes, dentro de Costa Rica (v.g., vencejos, zopilotes).
- n Residente no reproductivo; presente por períodos de varios meses (aún durante todo el año para algunas de las costas, etc.) pero, se reproduce lejos de Costa Rica (migratorias norteñas) o bastante fuera del sitio en cuestión (especies tropicales que se extienden en grandes áreas estacionales pero no diariamente).
- b Residente reproductivo; se reproduce en el área, luego se va (migratorios altitudinales, intratropicales o aves acuáticas).
- v Visitante; presente en la zona por períodos relativamente cortos, normalmente, una ave fuera de su extensión o hábitat general.
- t Migratorio pasajero; una especie que sólo se encuentra en la zona durante una migración a larga distancia.
- ? Categoría dudosa.

Hábitats preferidos

1. Acuático
 - a. Mar adentro: principalmente aves pelágicas que no utilizan la costa de por sí y aparecen en tierra solo cuando están enfermas o hambrientas.
 - b. Línea de la costa —incluyendo la playa arenosa y la costa rocosa.
 - c. Manglares.
 - d. Grandes arroyos y ríos.
 - e. Pozas, lagos, lagunas (incluyendo las grandes charcas y pozas temporales).
 - f. Pantanos.
 - g. Arroyos y pantanos en el bosque.
 - h. Marismas y salinas.
2. Aéreo —extendiéndose ampliamente sobre varios hábitats; no asociado en particular a ninguna formación vegetal terrestre (vencejos, zopilotes, aves migratorias pasajeras de largos recorridos, etc.).
3. Hábitats abiertos o muy alterados.
 - a. Sabanas, praderas, pastizales.
 - b. Crecimiento secundario joven o matorrales.
 - c. Tierras agrícolas.
 - d. Habitaciones humanas: urbanas o suburbanas, alrededor de edificios, etc.
 - e. Páramo (Cerro de la Muerte).
4. Hábitats arbolados.
 - a. Interior del bosque.
 - b. Dosel del bosque.
 - c. Orillas del bosque, incluyendo los claros de varios tipos.
 - d. Crecimiento secundario avanzado (con un estrato de "dosel" más o menos definido).
 - e. Plantaciones de árboles (cacao, pejobaye, etc.); jardines rodeados por árboles, arboledas, etc.
 - f. Bosque ribereño o de galería; vegetación ribereña alta.

Estas abreviaciones siempre se dan en la siguiente secuencia: abundancia, categoría y hábitat: una letra mayúscula, una letra minúscula, y número(s) seguido(s) en la mayoría de los casos por una o más letras minúsculas. Así, para *Tinamus major* en La Selva; Cp4a: un residente común permanente en el interior del bosque. Para *Crypturellus soeui* en La Selva: Cp3bd: un residente común permanente de crecimiento secundario joven y avanzado, etc.

Deseo recalcar que estas listas no son ni definitivas ni completas. En una área donde la deforestación y otras alternativas en el hábitat, generados por el hombre, están ocurriendo con mucha rapidez, la avifauna inevitablemente reflejará estos cambios —hay invasión de nuevas especies, y otras se mueren localmente. Por esta razón, agradecería saber de cualquier añadidura o corrección a las listas anteriores, incluyendo los cambios en la abundancia. Estos datos serán útiles para no perder de vista la rica y cambiante avifauna de Costa Rica.

Bird Species	La Selva and Vicinity	Osa Peninsula	Palo Verde	Santa Rosa	Las Cruces and Vicinity	Monteverde	Universidad de Costa Rica, San José	Villa Mills
<i>Tinamus major</i>	Cp4a	Cp4a			Up4a			
<i>Nothocercus bonapartei</i>						Up4a		Xv?4a
<i>Crypturellus soeui</i>	Cp3b4d	Cp3b4d			Cp3b4d			
<i>C. boucardi</i>	Up4a							
<i>C. cinnamomeus</i>			Cp4a	Cp4a				
<i>Podiceps dominicus</i> (+)	Xvld	Upld	Cble	Cble	Cplef			
<i>Podilymbus podiceps</i> (+)			Cble	Uble	Rp?lef			
<i>Procellaria parkinsoni</i> **								
<i>Puffinus pacificus</i> **		Xvlab						
<i>P. tenuirostris</i> **								
<i>P. griseus</i> **				Ovla				
<i>P. lherminieri</i> ***								
<i>Pterodroma hasitata</i> ***								
<i>P. phaeopygia</i> ***								
<i>Oceanites oceanicus</i> **								
<i>Oceanodroma tethys</i> ***								
<i>O. leucorhoa</i> *								
<i>O. melania</i> *								
<i>Halocyptena microsoma</i> *				Ovla				
<i>Phaethon aethereus</i> ***		Rv?1a		Ovla				
<i>Pelecanus erythrorhynchos</i> *			Xvle					
<i>P. occidentalis</i> (***)		Unlbc		Cnlab				
<i>Sula nebowxii</i> *		Rvlab						
<i>S. dactylatra</i> ***		Xlab						
<i>S. sula</i> ***								
<i>S. leucogaster</i>		Cblab		Cp?lab				
<i>Phalacrocorax olivaceus</i> +	Upld	Cplbd	Cnle	Cnlbce	Rv?lef		Xv2	
<i>Anhinga anhinga</i> (+) *	Rvld	Uplde	Cblde	Rnlde				
<i>Fregata magnificens</i> *	Xv2	Cnlab2	Rv2	Cnlab2		Xv2		
<i>Ardea herodias</i> +	Rvld	Unlbf	Unlf	Rnlb-d				
<i>Butorides virescens</i> (*)	Upldf	Cplc-f	Cblf	Uplbcd	Cplde		Rvld	
<i>B. striatus</i>								
<i>Florida caerulea</i> * +	Cnld	Cnlb-d	Cnlc-f	Cnlb-e	Rvlef			
<i>Dichromanassa rufescens</i> *		Rnlh						
<i>Casmerodius albus</i> (*) +	Rnld	Unlb-f	Abnlc-f	Unlb-3	Rvlef			
<i>Egretta thula</i> * +	Rnld	Rnlbdh	Cnlc-f	Unlb-e				
<i>Bubulcus ibis</i> (*) +	An,p?3a	Cp?3ac	Ap?3alf	Up?3a	Cv3a	Cn3a	Un3a	
<i>Hydranassa tricolor</i> * +	Ovld	Rnlfh	Unlc-f	Rnlb-d				
<i>Agamia agami</i>	Rplg	Rplg						
<i>Nycticorax nycticorax</i> (*) +	Ovld		Cnb?:df					
<i>Nyctanassa violacea</i> (*)	Ov,b?ld	Cp?lcd	Up?l-d	Up?lbc				
<i>Tigrisoma lineatum</i>	Rplg							
<i>T. fasciatum</i>								
<i>T. mexicanum</i>		Uplc-f	Upldf	Rplcdf				
<i>Ixobrychus exilis</i> (*) +	Xvlf	Rn?lf	Up?lf					
<i>Botaurus lentiginosus</i> *								
<i>B. pinnatus</i> +			Rp?lf					
<i>Cochlearius cochlearius</i> (*)	Ov?ld	Rvde	Abp?ld-f	Ovldf				
<i>Mycteria americana</i> +*	Xv2	Rvde	Abp?ld-f	Ovldf				
<i>Jabiru mycteria</i> +			Up?ld-f					
<i>Mesembrinibus cayennensis</i>	Uplg							
<i>Eudocimus albus</i> +		Unbch	Cp?lc-f	Cnlb-e				
<i>Plegadis falcinellus</i> * +			Unlef					

Bird Species	La Selva and Vicinity	Osa Peninsula	Palo Verde	Santa Rosa	Las Cruces and Vicinity	Monte- verde	Universidad de Costa Rica, San José	Villa Mills
<i>P. chihi</i> *								
<i>Ajaia ajaja</i> +		Unb-d	Ablef	Unlc-e				
<i>Dendrocygna viduata</i> +			Uble					
<i>D. bicolor</i> +			Clbe					
<i>D. autumnalis</i> +	Ovlde		Abp?lef	Un?lde				
<i>Cairina moschata</i> +	Op?ldg	Rplcd	Cp?lf	Rv?lc-e				
<i>Anas acuta</i> * +			Cnle					
<i>A. platyrhynchos</i> *								
<i>A. cyanoptera</i> *			Onlef					
<i>A. discors</i> * +	Rnlf	Unlef	Anlef	Utlde	Rtle		Rtle	
<i>A. clypeata</i> * +			Cnlef					
<i>A. americana</i> * +			Cnlef					
<i>Aythya collaris</i> * +			Cnle					
<i>A. marila</i> *								
<i>A. affinis</i> * +			Unte					
<i>Oxyura dominica</i> +			Ublf	Rblef				
<i>Sarcoramphus papa</i>	Rp2	Cp2	Up2	Up2	Ov2	Rp?2		
<i>Coragyps atratus</i>	Ap2	Ap2	Rp2	Ap2	Ap2	Cp2	Ap2	Rv2
<i>Cathartes burrovianus</i> +		Ovlf	Rn?lf					
<i>C. aura</i> (*)	Ap,n2	Ap2	Apn2	Apn2	Ap2	Cp?2	Cpn2	Xv2
<i>Elanus leucurus</i>	Cp3ac	Cp3ac	Up3ac	Up3a	Cp3ab	Rp3a	Up3ab	
<i>Elanoides forficatus</i> **o	Ubv2	Ub2		Rt2	Ub2	Cb24b		Rv2
<i>Leptodon cayanensis</i>	Op?4c	Up4bc	Up4bc	Up4bcf				
<i>Chondrohierax uncinatus</i>	Xv4c		Ov?4f					
<i>Harpagus bidentatus</i>	Up4bc	Up4bc	Rp?4b	Up4bc	Up4bc	Up4bc		
<i>Ictinia mississippiensis</i> *	Ot2							
<i>I. plumbea</i> **	Rv2	Rv2	Rvlcd	Cblc4bc				
<i>Rostrhamus sociabilis</i> +		Ovlef	Cplef					
<i>Accipiter bicolor</i>	Rp4a	Rp4a			Up4a-c	Up4bcd		
<i>A. cooperii</i>					Rn4c	Ot2	On3e	
<i>A. superciliosus</i>	Rp4cd	Rp4ad						
<i>A. striatus</i> *				Rt3a	Ot3ab	Un3a4c	Rtn3ab	
<i>Heterospizias meridionalis</i>								
<i>Buteo albicaudatus</i>			Rp?3a	Rp3a				
<i>B. jamaicensis</i> (*)°	Xt2					Up23a		Cp23e4c
<i>B. albonotatus</i>		Rp4c	Up1f	Rp3a4c				
<i>B. swainsoni</i> *	At2	Ut2	Ut23a	Ct2	Ut2	Ct2	Rt2	Ct2
<i>B. platypterus</i> *	At,n2,4c	C5n2,4cd	Cn4bc	Atn24bc	Ctn24cd	An3a2	Utn3ab2	
<i>B. magnirostris</i>	Op?3b	Cp3ab	Cp3a4bc					
<i>B. brachyurus</i> (*)	Ot2	Rt2		Utn23a4c				
<i>B. nitidus</i>	Xv4c	Up4c	Up4bc	Cp4bc				
<i>Parabuteo unicinctus</i>			Cp3a4c	Up3a4c				
<i>Leucopternis albicollis</i>	Up24b	Cp24b			Rp24b	Up24b		
<i>L. semiplumbea</i>	Up4ace							
<i>L. princeps</i> (*) ⁽⁺⁾	Xv2				Ov24b	Cp24b		Xv2
<i>Busarellus nigricollis</i>		Upld						
<i>Buteogallus anthracinus</i>	Rp?4c	Ap1bc	Cplcd	Ap1bc4c				
<i>B. urubitinga</i>		Up4bc	Rplf4bc	Up4bc	Ov?4bc			
<i>Harpyhaliaetus solitarius</i>		Rp24b				Xv2		
<i>Morphnus guianensis</i>								
<i>Harpia harpyja</i>		Rp24b				Xv4b		
<i>Spizastur melanoleucus</i>	Op?2,4b	Rp24b						
<i>Spizaetus ornatus</i>	Ov2,4b	Rp24b		Xv2		Rv?24b		Xv2
<i>S. tyrannus</i>	Up2,4b	Up24b						
<i>Circus cyaneus</i> *	Otlf3a		Rvlf					Xt2
<i>Geranospiza caerulescens</i>	Rp4bc3	Rp4abc	Rp4b	Up4f				
<i>Pandion haliaetus</i>	Unld	Cnlb-e	Unlde	Cnlbc			Ot2	
<i>Herpetotheres cachinnans</i>	Up4bce	Cp4bc	Cp3a4bc	Cp3a4bc				
<i>Micrastur semitorquatus</i>	Ov4ac	Up4ab	Up4a-c	Up4a-c	Rp?4a-c	Rp4abc		
<i>M. mirandollei</i>	Rp4ac3							
<i>M. ruficollis</i>	Up4ad	Up4abd			Up4abd	Cp4ace		
<i>Daptrius americanus</i>	Op?4c	Up4bc						
<i>Milvago chimachima</i>		Up4cd						
<i>Polyborus plancus</i>		Up4c	Cp3a4c	Cp3a4c				
<i>Falco peregrinus</i> *	Ot2	Otlb	Unlef	Rtlbe			Ot2	
<i>F. deiroleucus</i>								
<i>F. ruficularis</i> *	Rpldrc	Cp4ce						
<i>F. columbarius</i> *								

Bird Species	La Selva and Vicinity	Osa Peninsula	Palo Verde	Santa Rosa	Las Cruces and Vicinity	Monteverde	Universidad de Costa Rica, San José	Villa Mills
<i>F. sparverius</i> *	Rt3a	On3a	Un3a	Xtlb			Xt2	
<i>Crax rubra</i>	Rp4a	Up4ab	Rp4bc	Un3a	Rn3ab	Cn3a	Un3a	
<i>Penelope purpurascens</i>	Up4bce	Up4bc	Up4bf	Up4a-c	Op4ab			
<i>Ortalis vetula</i>				Up4bcf	Rp4b	Up4bc		
<i>O. cinereiceps</i>	Up3b	Rp?4d		Up3a4bc				
<i>Chamaepetes unicolor</i>						Cp4ab		Rp4ab
<i>Dendrortyx leucophrys</i>								
<i>Colinus leucopogon</i>			Up3a	Ap3ab			Up3ab	
<i>C. cristatus</i>								
<i>Odontophorus gujanensis</i>		Up4a						
<i>O. erythrops</i>	Rp4a							
<i>O. leucolaemus</i>						Cp4ac		
<i>O. guttatus</i> (+)	Ov4a				Up4ac			Rp4a
<i>Rhynchortyx cinctus</i>								
<i>Aramus guarauna</i> (+)	Xvld	Ovidf	Ap1f	Ov1ef				
<i>Pardirallus maculatus</i> (*)			Uplf					
<i>Amaurolimnas concolor</i>	Uplg	Rplg4d						
<i>Aramides cajanea</i>	Ulig4ad	Uplcg	Up4flc	Uplc4f	Cp4alg			
<i>A. axillaris</i>								
<i>Porzana carolina</i> *			Un1f	Rt1f				
<i>P. flaviventer</i>			Ublf					
<i>Micropygia schomburgkii</i>								
<i>Laterallus jamaicensis</i>								
<i>L. albigularis</i>	Ap1f3b	Ap1f3b			Ap1f3b			
<i>L. ruber</i>								
<i>Gallinula chloropus</i>	Xv1f		Cb1ef		Uplef			
<i>Porphyrio martinica</i>		Upldf	Cb1f		Cplef			
<i>Fulica americana</i> *			An1e					
<i>Heliornis fulica</i>	Upldg	Cpld						
<i>Eurypyga helias</i>	Rp?ldg				Rv?ldg	Rvld		
<i>Jacana spinosa</i> (+)	Cplf	Cpldf	Ablef	Up?lef	Cp?lef			
<i>Haematopus palliatus</i> (*)		Up?lb		Up?lb				
<i>Pluvialis squatarola</i> *		Un1bh	Un1cd	Un1bch				
<i>P. dominica</i>					Rt3a			
<i>Charadrius semipalmatus</i> *		Cn1bh	Cn1cd	Cn1ch				
<i>C. alexandrinus</i> *				Rt1b				
<i>C. collaris</i> +		Up?lb		Up?lbh				
<i>C. vociferus</i> *(+)	Utn3a		Cn1h3a				Un3a	Xv1e
<i>C. wilsonia</i> (*)(+)		Cn1bh		Cp?lceh				
<i>Bartramia longicauda</i>			Rt1f					
<i>Numenius phaeopus</i> *		Cn1bch	Un1cd	Un1bch				
<i>N. americanus</i> *								
<i>Limosa haemastica</i> *								
<i>L. fedoa</i> *		Otlh						
<i>Tringa flavipes</i> *		Rn1d	Un1ef	Un1d-f				
<i>T. melanoleuca</i> *	Xt1d	Un1d	Rn1ef	Rt1d-f				
<i>T. solitaria</i> *(+)	Rn1f	Un1d-f	Un1f	Ut1d-f	Un1ef		Utle	
<i>Actitis macularia</i> *	An1d	An1b-f	An1c-f	Cn1bf	Cn1def		Cn1de	
<i>Catoptrophorus semipalmatus</i> *		C1bch	Un1cd	Cn1bceh				
<i>Heteroscelus incanus</i> *		Ct1b						
<i>Aphriza virgata</i> *		Rt1b						
<i>Arenaria interpres</i> *		Un1bh		Un1bh				
<i>Limnodromus griseus</i> *		Rn1bh	Un1efh	Un1beh				
<i>L. scolopaceus</i> *			Ut1f					
<i>Capella gallinago</i> *(+)			Cn1f	Utn1ef			Un1f3a	Xt1d
<i>Calidris canutus</i> *		Rt1bh						
<i>C. alba</i> *	An1b		An1b					
<i>C. pusilla</i> *		Un1b	Rn1b	Un1beh				
<i>C. mauri</i> *		Cn1bh	Rn1h	Cn1beh				
<i>C. minutilla</i> *		Un1bh	Un1h	Cn1beh			Rt1de	
<i>C. fuscicollis</i> *								
<i>C. bairdii</i> *								
<i>C. melanotos</i> *+		Rt1f	Ut1fh	Rt1ef			Ut3ale	
<i>C. alpina</i> *		Xv1h						
<i>Micropalama himantopus</i> *		Rt1ef	Rt1f					
<i>Tryngites subruficollis</i> *								
<i>Philomachus pugnax</i> *								
<i>Himantopus mexicanus</i> *(+)		Rv1fh	Cplf	Un1eh				

Bird Species	La Selva and Vicinity	Osa Peninsula	Palo Verde	Santa Rosa	Las Cruces and Vicinity	Monte-verde	Universidad de Costa Rica, San José	Villa Mills
<i>Recurvirostra americana</i> *								
<i>Steganopus tricolor</i> *								
<i>Phalaropus fulicarius</i> *								
<i>Lobipes lobatus</i> *		Rtla		Utl1a				
<i>Burhinus bistriatus</i>			Cp3a	Cp3a				
<i>Catharacta skua</i> **								
<i>Stercorarius pomarinus</i> *		Otl1a						
<i>S. parasiticus</i> *								
<i>S. longicaudus</i> *								
<i>Larus delawarensis</i> *								
<i>L. argentatus</i> *								
<i>L. atricilla</i> *		Cnlb	Unlde	Rvlb				
<i>L. pipixcan</i> *		Ctlb2	Utlde	Utlde2				
<i>L. philadelphia</i> *		Xvlb						
<i>Xema sabini</i> *								
<i>Chlidonias nigra</i> *		Unlab		Cnlab				
<i>Gelochelidon nilotica</i> *		Rvlb	Rvlde					
<i>Hydroprogne caspia</i> *								
<i>Sterna hirundo</i> *		Utnlb		Uvlab				
<i>S. forsteri</i>								
<i>S. anaethetus</i> **				Cbla				
<i>S. fuscata</i> ***		Xv1a						
<i>S. albifrons</i> *		Rtlb						
<i>Thalasseus maximus</i> **		Uvlb		Unlab				
<i>T. elegans</i> *		Ovlb		Rvlab				
<i>T. sandvicensis</i> *		Uvlb		Unlab				
<i>Gygis alba</i> ***								
<i>Anous stolidus</i> *		Rtnlab						
<i>Rynchops niger</i> *,***		Xivlb						
<i>Columba livia</i>							Ap3d	
<i>C. flavirostris</i> *	Rv3abc	Ov?3a	Up3a4c	Cp3a4c		Ap3a4c	Rp3abd	
<i>C. cayennensis</i> *	Rv3ac?	Cplc3a						
<i>C. fasciata</i> +°					Rv4bce	Cp4bc		Ap4bc
<i>C. speciosa</i>	Up4bce				Rp?4bcd			
<i>C. nigrirostris</i>	Ap4bcde	Ap4b-e			Ap4bcd			
<i>C. subvinacea</i> *						Cp?4b		Ub4b
<i>Zenaidura macroura</i> (*)	Xv3a		Un3a	Un3a			Rp?3ab	
<i>Z. asiatica</i> (*)			Cp3a4c	Cp3a4c				
<i>Scardafella inca</i>			Ap3a4c	Ap3a4c			Up3ab	
<i>Columbina passerina</i>			Ap3a	Ap3a4c			Up3ab	
<i>C. minuta</i>				Rp?3a				
<i>C. talpacoti</i>	Ap3abc	Ap3a-c			Ap3ab			
<i>Claravis pretiosa</i>	Cp3ab	Cp3ab	Up3a4c	Rp4c-f	Cp3b4cd			
<i>C. montetoura</i>								Rp?3b4c
<i>Leptotila verreauxi</i>	Xv3b	Cp3b4d	Ap4acf	Ap4acf	Cp3b4d	Cp3b4d	Ap3b4c-e	
<i>L. plumbeiceps</i>								
<i>L. cassini</i>	Ap4cde	A4c-e			Ap4acd			
<i>Geotrygon veraguensis</i>	Up4ad							
<i>G. lawrencii</i>								
<i>G. costaricensis</i>						Up4a		Rv4ac
<i>G. violacea</i>								
<i>G. montana</i>	Ov4ad	Up4a			Up4ad	Up4a		
<i>G. linearis</i>						Op4a		
<i>Ara ambigua</i> +°	Up?n?4b					Rv4b		
<i>A. macao</i>		Ap4bc	Up4bc	Rp4bf				
<i>Aratinga finschi</i> +°	Ap3a	Cp4cd			Cp24b-e	Up?4bcd	Am4b-e	
<i>A. astec</i>	Cp4bcde							
<i>A. canicularis</i>			Ap4bc	Ap4bc				
<i>Pyrhura hoffmanni</i> +°						Rv4bcd		Cp24bcd
<i>Bolborhynchus lineola</i> +°						Rv?4bc		Cp24bcd
<i>Brotogeris jugularis</i>	Up?3ab	Cp3a4be	Ap4bc3a	Ap3a4b-f	Cp4b-e	Un4bc	Ov4bc	
<i>Touit dilectissima</i> +°								Rv4d
<i>Pionopsitta haematotis</i>	Cp4be	Cp4b-e			Up4b-e	Cp4bc		
<i>Pionus menstruus</i>								
<i>P. senilis</i> *	Ap4bce	Ap4b-e			Ap4b-e		Rv3c4b-e	
<i>Amazona albifrons</i> *			Ap3a4bc	Ap3a4bc				
<i>A. autumnalis</i> *	Cp4be	Up			Cp4bce	Up?4bc		

Bird Species	La Selva and Vicinity	Osa Peninsula	Palo Verde	Santa Rosa	Las Cruces and Vicinity	Monteverde	Universidad de Costa Rica, San José	Villa Mills
<i>A. ochrocephala</i>		Xv3a	Up3a4bc	Up3a4bc				
<i>A. farinosa</i> ^o	Cp4be	Ap4bce			Up4bc			
<i>Coccyzus erythrophthalmus</i> [*]	Rt3b	Rt3b		Rt3b4c			Rt3b	
<i>C. americanus</i> [*]	Rt3b	Rt3b	Rt4c	Rt3b4c			Rt3b	
<i>C. minor</i> ^{??}		Ub?lc3b	Ub?lc4ac		Cblc4ac			
<i>Piaya cayana</i>	Cp3b-e	Cp4b-e	Cp4bc	Cp4bc	Cp4b-e	Cp4b-e	Up3b4b-e	
<i>Crotophaga ani</i>		Cp3ac			Ap3ab			
<i>C. sulcirostris</i>	Ap3ab		Ap3ab	Cp3ab		Cp3a	Cp3ab	
<i>Tapera naevia</i>	Up?3a	Ap3a-c			Cp3ab		Up3b	
<i>Morococcyx erythropygius</i>			Cp3ab4c	Cp3ab4c				
<i>Dromococcyx phasianellus</i>				Op?3b4c				
<i>Neomorphus geoffroyi</i>	Op4a							
<i>Tyto alba</i>	Up3ac	Up3ac	Cp3a	Cp3a	Up3a	Rp3a	Cp3a-d	
<i>Otus guatemalae</i>	Up4a							
<i>O. cooperi</i>			Up4ac	Cp4acf				
<i>O. choliba</i>							Cp4de	
<i>O. clarkii</i>						Up4ba		Up4ab
<i>Lophostrix cristata</i>	Op?4ad	Rp?4ad		Op4cf				
<i>Speotyto cunicularia</i>								
<i>Bubo virginianus</i>								
<i>Pulsatrix perspicillata</i>	Up4ace	Up4ace	Cp4bc	Cp4bc		Up4ace		
<i>Glaucidium minutissimum</i>	Up4bce							
<i>G. jardinii</i>								Rp4b
<i>G. brasilianum</i>			Ap3a4bc	Ap3a4bc			Cp4cde	
<i>Ciccaba virgata</i>	Cp4cde	Up4b-e			Cp4b-e	Cp4b-e		
<i>C. nigrolineata</i>	Rp4b							
<i>Rhinoprynx clamator</i>			Up3ab4c					
<i>Asio flammeus</i> [*]								
<i>Aegolius ridgwayi</i>								Op4ab
<i>Nyctibius grandis</i>	Up4b	U- Rp4b						
<i>Lurocalis semitorquatus</i>	Cp4bc	Up3b4c						
<i>Chordeiles acutipennis</i> ^(*)		Up?3ba	Cplf3a	Cplbf3a				
<i>C. minor</i> ^(*)	Rt2	Rtv3a	Ut23a	Utp?3a				
<i>Nyctidromus albigollis</i>	Ap3ab	Ap3ab	Ap3a4c	Ap3a4c	Ap3a4c	Up3a4c	Up?3b4de	
<i>Caprimulgus carolinensis</i> [*]	Rn4bc	Rn4bc					Rt2	
<i>C. rufus</i>								
<i>C. vociferus</i>			On4ac	On4acf				
<i>C. saturatus</i>						Rp?4bc		Cp4bc
<i>C. cayennensis</i>		Xv?3a		Rb?3a				
<i>Sireptoprocne zonaris</i> ^o	Up2	Up2	Uv2	Uv2	Cp2	Cp2	Uv3	Ov2
<i>Chaetura pelagica</i> ^o	Ot2	Rt2					Rt2	
<i>C. vauxi</i> ^o				Xv2	Cp2	Ap2	Up2	Rv2
<i>C. cinereiventris</i>	Ap2							
<i>C. spinicauda</i> ^o		Ap2			Cp2			
<i>Cypseloides nutilus</i> ^o					Up?2	Up2	Rv2	
<i>C. cherriei</i>								
<i>C. cryptus</i>								
<i>C. niger</i> ^{(*)o}	Ot?2	Uv2			Rn-v2	Rv2	Otv2	
<i>Panyptila sanctihieronymi</i> ^{***?}	Xv2							
<i>P. cayennensis</i> ^o	Up2	Cp2			Rp?2	Up2		
<i>Doryfera ludovicae</i>						Xv4c		
<i>Glaucis aenea</i>	Cp3b	Cp3b						
<i>Threptes ruckeri</i>	Cp4acd	Cpracd						
<i>Phaethornis guy</i> ⁽⁺⁾	Ov4ac				Ap4acd	Ap4acde		
<i>P. superciliosus</i>	Ap4acd	Ap4acd						
<i>P. longuemareus</i>	Ap4acd	Ap4acd	Up4af	Cp4af	Ap4acd	Up4acd		
<i>Eutoxeres aquila</i> ⁽⁺⁾	Up4ac	Up4ac			Up4acd			
<i>Phaeochroa cuvierii</i> ⁺	Ov4c	Cplc	Rb?lc4c	Ub?lc4c	Up4ce			
<i>Campylopterus hemileucurus</i>					Cp4acde	Cp4acde	Ov4cd	
<i>Florisuga mellivora</i> ⁺	Cp4a-e	Ap4a-e						
<i>Colibri delphinae</i> ⁺	Xv4c				Xv4c	Xv4c		
<i>C. thalassinus</i> ⁺					Up4cd	Ab3b4ce	Rv3b4cd	
<i>Anthracothorax prevostii</i> ⁽⁺⁾			Cb3a4c	Ub3a4c				
<i>Klais guimeti</i>	Cp4b-e	Cp4a-d			Up4b-e			
<i>Lophornis delattrei</i>								
<i>L. helena</i> ⁺	Rv?4bc						Xv3b	
<i>L. adorabilis</i>		Uplc3b4c		Rp?3b4c				
<i>Popelairia conversii</i> ⁽⁺⁾	Ov4bc							

Bird Species	La Selva and Vicinity	Osa Peninsula	Palo Verde	Santa Rosa	Las Cruces and Vicinity	Monte- verde	Universidad de Costa Rica, San José	Villa Mills
<i>Chlorostilbon canivetii</i>		Cp3b	Cp3b4ac	Cp3b4ac	Cp3b	Cp3b	Rp3b	
<i>Thalurania furcata</i> (+)	Ap4a-e	Cp4a-e			Cp4a-e			
<i>Panterpe insignis</i>						Ap4bc		Ap4bcd
<i>Hylocharis eliciae</i>	Rv4d	Up4bcd	Up4bf	Cp4abf		Up3b4cd	Xv3b	
<i>Amazilia candida</i>		Xv?						
<i>A. amabilis</i>	Cp4cde							
<i>A. decora</i>		Ap4cde			Cp3b4c-e			
<i>A. boucardi</i>		Cplc						
<i>A. cyanifrons</i>								
<i>A. cyanura</i>	Xv3b							
<i>A. saucerrottei</i>			Ap4a-c	Ap4a-d		Up3b4c	Ap3bd4c-e	
<i>A. edward</i>					Up3b4cd			
<i>A. rutila</i>			Ap4a-d	Ap4a-d				
<i>A. tzacatl</i>	Ap3b	Ap3b	Up4ac	Up4cf	Ap3bcf	Cp3bd	Ap3bd4c-e	
<i>Eupherusa eximia</i>					Rv?4e	Cp4abcd		Xv4c
<i>E. nigriventris</i>								
<i>Elvira chionura</i>								
<i>E. cupriceps</i>					Cp4acde			
<i>Microchera albocoronata</i> +	Un4bce					Ap4acde		
<i>Chalybura urochrysis</i>	Cp4acde							
<i>Lampornis hemileucus</i>						Xv4bc		
<i>L. calolaema</i>					Up4a-e	Ap4a-e	Xv3b4cd	
<i>L. castaneoventris</i>					Rv4c			Rv4c
<i>Heliodoxa jacula</i>					Cp4acd	Up4acd		
<i>Eugenes fulgens</i> (+)						Xv4c		Cp3be4ac
<i>Heliothryx barroti</i>	Up4bce	Up4bce			Up4b-e			
<i>Heliomaster constantii</i>			Cp4bc	Cp4bc		Up4ce	Rp4cd	
<i>H. longirostris</i>	Rp4be	Up4bce			Cp4bce			
<i>Philodice bryantae</i>					Rv?3b	Cp3b4ce		
<i>Archilochus colubris</i> *	Xv3b	Un3b	Cn3b4bc	Cn3b4b-d		Un3b4c	Rt3bd	
<i>Selasphorus flammula</i> +								Ab3be4cd
<i>S. simoni</i> +								
<i>S. scintilla</i> +					Up?3b4c	Rv3brcd	Rv3b4cd	
<i>Pharomachrus mocinno</i> +						Cp4bc		Rp?4b
<i>Tipgon massena</i>	Cp4b-e	Cp4b-e			Cp4b-e			
<i>T. clathratus</i>	Rp4b							
<i>T. bairdi</i>		Cp4b-e			Cp4b-e			
<i>T. melanocephalus</i>			Cp4bc	Cp4bc				
<i>T. elegans</i>			Up4b	Up4bf				
<i>T. collaris</i> +					Xv4b	Rv4b		Xv4b
<i>T. aurantiiventris</i>						Cp4bcd		
<i>T. rufus</i>	Cp4acd	Cp4acd			Cp4acd			
<i>T. violaceus</i>	Cp4de	Up4de	Up4bf	Up4bf	Cp4de			
<i>Ceryle torquata</i> *	Upld	Cplbd	Upld	Cplcde				
<i>C. alcyon</i> *	Rnld	Unlbde	Unlde	Cnlbde				
<i>Chloroceryle amazona</i>	Upld							
<i>C. americana</i>	Cpldg	Cplbde	Uplde	Cplde	Uplde	Rvld		
<i>C. inda</i>	Rp?lg							
<i>C. aenea</i>	Uplg	Uplg	Uplg	Upldg				
<i>Hylomanes momotula</i>								
<i>Electron platyrhynchum</i>	Cp4bcd							
<i>E. carinatum</i>								
<i>Eumomota superciliosa</i> +			Cp4ac	Cp?4ac				
<i>Baryphthengus martii</i>	Cp4bcd							
<i>Momotus momota</i>		Up4ad	Up4a	Cp4af	Ap4cde	Cp4ad	Cp4acde	
<i>Galbula ruficauda</i>	Cp4celg	Cp4cld			Upld4c	Rvld		
<i>Jacamerops aurea</i>	Rp4b							
<i>Notharchus macrorhynchos</i>	Rp?4bc	Up4bc	Up3a4bc	Up4bcf				
<i>N. tectus</i>	Up4bce							
<i>Malacoptila panamensis</i>	Cp4acde	Cp4acd			Up4acd			
<i>Micromonacha lanceolata</i>								
<i>Monasa morphoeus</i>	Ap4bce							
<i>Eubucco bourcierii</i>					Rv4bc			
<i>Semnornis frantzii</i>						Cp4bc		
<i>Aulacorhynchus prasinus</i> (+)	Xv4c				Xv4bc	Ap4b-e		
<i>Pteroglossus torquatus</i>	Ap4b-e		Rp4bf	Up4bcf			Xv4bc	
<i>P. frantzii</i>		Cp4b-e			Up4b-e			
<i>Selenidera spectabilis</i> +	Rv?4bc							

Bird Species	La Selva and Vicinity	Osa Peninsula	Palo Verde	Santa Rosa	Las Cruces and Vicinity	Monte- verde	Universidad de Costa Rica, San José	Villa Mills
<i>Ramphastos sulfuratus</i> *	Apb-e			Rp4f		Up4b-e		
<i>R. swainsonii</i>	Ap4b-e	Ap4b-e			Xv4bc			
<i>Picumnus olivaceus</i>		Up3b4d			Up3b4d			
<i>Piculus rubiginosus</i>					Up4b-e	Up4b-e		
<i>P. simplex</i>	Up4be	Up4be			Rp?4be			
<i>Celeus castaneus</i>	Up4be							
<i>C. loricatus</i>	Up4be							
<i>Dryocopus lineatus</i>	Up4cd	Up4cd	Up4bc	Up4bc	Cp4bcd	Rp4cd		
<i>Campephilus guatemalensis</i>	Cp4b-e	Cp4b-e	Up4bcf	Up4bcf	Cp4b-e			
<i>Melanerpes formicivorus</i>								Up4bc
<i>Centurus hoffmanni</i>			Ap4bcf	Ap4bcf		Cp4cd	Ap4b-e	
<i>C. rubricapillus</i>		Cp4cd			Ap4cde			
<i>C. pucherani</i>	Ap4b-e							
<i>C. chrysauchen</i>		Cp4b-e			Up4bc			
<i>Sphyrapicus varius</i> *			Xv4c			Rn4cd	Rn4cd	
<i>Veniliornis fumigatus</i>	Rp4cd				Up4cde	Cp4abcd		
<i>V. kirkii</i>		Rp4bcd						
<i>Dendrocopus villosus</i>						Up4b-e		Cp4bcd
<i>Dendrocincla fuliginosa</i>	Up4ac							
<i>D. anabatina</i>		Cp4acde			Cp4acde			
<i>D. homochroa</i>			Up4a	Up4af	Up4ac	Up4acd		
<i>Deconychura longicauda</i>	Xv4a	Up4ac						
<i>Sittasomus griseicapillus</i>			Up4b	Cp4abf	Cp4abc	Cp4b-e		
<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	Ap4a-e	Ap4a-e			Cp4a-e	Rv4bce		
<i>Xiphocolaptes promeropirhynchus</i>						Ov4bc		
<i>Dendrocolaptes certhia</i>	Cp4a-e	Cp4a-e	Up4ab	Up4abf	Cp4a-e	Up4a-e		
<i>D. picumnus</i>								
<i>Xiphorhynchus guttatus</i>	Cp4cde	Cp4cde				Rp?4cde		
<i>X. flavigaster</i>			Op4b	Up4bcf				
<i>X. lachrymosus</i>	Cp4abce	Cp4abce						
<i>X. erythropygius</i>	Up4b	Up4b			Cp4a-e	Cp4b-e		
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	Cp4cde	Cp4cde	Cp4a-c	Cp4a-cf	Cp4cde	Up4cde		
<i>L. affinis</i>								Rn4abc
<i>Campylorhamphus pusillus</i>		Up4bc			Up4bc	Rp?4abc		
<i>Synallaxis albescens</i>		Up3ab			Cp3ab			
<i>S. brachyura</i>	Cp3b	Cp3b			Up3b			
<i>Cranioleuca erythropis</i>					Up4bc	Cp4bce		
<i>Margarornis rubiginosus</i>						Ap4bcd		Cp4bcd
<i>Premnoplex brunnescens</i>					Cp4a-c	Cp4a-e		
<i>Pseudocolaptes lawrencii</i>						Rp?4bc		Up4bcd
<i>Hylocistis subulatus</i>	Up4ab	Up4ab				Rp?4bc		
<i>Syndactyla subalaris</i>						Ov4ab	Up4acd	
<i>Anabacerthia striaticollis</i>						Xv4ab	Rp4bcd	
<i>Philydor rufus</i>								
<i>Automolus rubiginosus</i>					Up4acd	Xv?4a		
<i>A. ochrolaemus</i>	Cp4acd	Cp4acd			Cp4acde			
<i>Thripadectes rufobrunneus</i>						Up4b-e		Xv4a
<i>Xenops rutilans</i>					Up4bce			
<i>X. minutus</i>	Rp4ce	Cp4bce	Up4ab		Cp4a-e			
<i>Sclerurus albigularis</i>						Up4a		
<i>S. mexicanus</i>						Ov?4a		
<i>S. guatemalensis</i>	Up4a	Up4a				Up4ad		
<i>Cymbilaimus lineatus</i>	Up4cde							
<i>Taraba major</i>	C3b	Cp3b			Up3b			
<i>Thamnophilus doliatus</i>	Ov?3b		Up4af	Cp4af				
<i>T. bridgesi</i>		Ap4acde				Cp4ab-e		
<i>T. punctatus</i>	Ap4acde							
<i>Thamnistes anabatinus</i>	Rp?4bc	Up4bce				Cp4b-e		
<i>Dysithamnus mentalis</i> +	Xv4a	Up4a				Cp4ac	Up4acd	
<i>D. striaticeps</i>	Cp4ac							
<i>D. puncticeps</i>								
<i>Myrmotherula fulviventris</i>	Ap4ac							
<i>M. axillaris</i>	Cp4a							
<i>M. schisticolor</i>		Cp4a			Cp4ac	Up4ac		
<i>Microrhopias quixensis</i>	Ap4cde	Ap4acde			Cp4cde			
<i>Terenura callinota</i>								
<i>Cercomacra tyrannina</i>	Cp4cd	Cp4cd				Cp3b4cd		
<i>Gymnocichla nudiceps</i>	Rp4cd	Up4cd						

Bird Species	La Selva and Vicinity	Osa Peninsula	Palo Verde	Santa Rosa	Las Cruces and Vicinity	Monteverde	Universidad de Costa Rica, San José	Villa Mills
<i>Myrmeciza exsul</i>	Ap4acd	Ap4acd			Up4acde			
<i>M. laemosticta</i>								
<i>M. immaculata</i> †	Xv4a					Rv4a		
<i>Formicarius analis</i>	Cp4ac	Cp4acd			Cp4acd	Up4a		
<i>F. nigricapillus</i>								
<i>F. rufpectus</i>								
<i>Gymnophithys bicolor</i>	Up4ac	Up4acd			Up4a			
<i>Hylophylax naevioides</i>	Up4ac			Rp4f				
<i>Phaenostictus mcleannani</i>	Up4a							
<i>Pittasoma michleri</i>								
<i>Grallaricula flavirostris</i>					Rp4a			
<i>Grallaria guatemalensis</i>						Rp4a		
<i>G. fulviventrif</i>	Cp4cd							
<i>G. perspicillata</i>	Cp4a	Cp4a						
<i>Scytalopus argentifrons</i>								Cp4a
<i>Piprites griseiceps</i>	Rp4ac							
<i>Pipra coronata</i>		Ap4acd			Up4acd			
<i>P. mentalis</i>	Cp4acd	Cp4acd			Rp?4acd			
<i>P. pipra</i>								
<i>Chiroxiphia linearis</i>			Ap4af	Ap4af			Rp4a	
<i>C. lanceolata</i>								
<i>Corapipo altera</i> †	Uv4acd	Up4ac			Ap4acde			
<i>Manacus aurantiacus</i>		Up4cd						
<i>M. candei</i>	Ap4cd							
<i>Schiffornis turdinus</i>	Ov?4a	Cp4a			Up4a			
<i>Cotinga amabilis</i> °								
<i>C. ridgwayi</i> °		Up4bc			Up4bc			
<i>Carpodectes nitidus</i> °	Up?4bce							
<i>C. antoniae</i> °+		Uplc4bc						
<i>Attila spadiceus</i>	Ap4b-e	Ap4b-e	Ap4bc	Ap4bcf	Cp4b-e	Cp4a-e	Ov4a-e	
<i>Laniocera rufescens</i>	Rp4bc							
<i>Rhytipterna holerythra</i>	Cp4bce	Cp4bce			Up4bcd			
<i>Lipaugus unirufus</i>	Cp4bc	Ap4bc			Cp4bc			
<i>Pachyramphus versicolor</i>						Rv?4bc		Xv4b
<i>P. cinnamomeus</i>	Ap4cde	Cplc						
<i>P. polychopterus</i>	Cp4de	Cp4de			Cp4cde			
<i>P. albogriseus</i>								
<i>Platyparis aglaiae</i>	Xv4c		Up4fc	Up4bcf				
<i>Tityra semifasciata</i>	Cp4b-e	Cp4b-e	Cp4bc	Cp4bcdf	Cp4b-e	Cp4b-e	Rp4b-e	
<i>T. inquisitor</i>	Up4b-e	Up4b-e	Rp4b	Up4bf	Rp4b-e			
<i>Querula purpurata</i>	Cp4bce							
<i>Cephalopterus glabricollis</i> †	Rv4ab					Rv4b		
<i>Procnias tricarunculata</i> †	Rv4be		Rv4b			Ab4bce		Xv4b
<i>Sayornis nigricans</i>						Rvld	Rpld	
<i>Colonia colonus</i>	Ap4bce							
<i>Muscivora forficata</i> *			An3alf	Un3a			Cn3ad	
<i>M. tyrannus</i> (**)			Xvlf					
<i>Tyrannus tyrannus</i> *	Ut4cde	Ct4b-e	Ct3a4bc	Ut3b4bce	Ut4bce	Ut4b-3		
<i>T. verticalis</i> *								
<i>T. melancholicus</i>	Cp3bc		Ap1f3a	Cp3a4c	Ap3a-d4e	Up3ad	Cp3ad4e	
<i>T. dominicensis</i> *								
<i>Legatus leucophaeus</i> **	Ub3a4e	Cb3a4ce	Ub3a4c	Cb3a4bc	Cb3ab4c	Rt3b4d	Ub4b-e	
<i>Myiodynastes luteiventris</i> **	Ut4ce	Ut4ce	Cb4bc	Cb4bcf	Cb4b-e	Cb4bce	Ub4b-e	
<i>M. maculatus</i> (**)	Xv4c	Up?4bce	Up?4b	Cp?4bcf				
<i>M. hemichrysus</i>						Cp4bc		
<i>Megarhynchus pitangua</i>	Ap4b-e	Ap4b-e	Ap4bcf	Ap4bcf	Cp4b-e	Cp4b-e	Cp4b-e	
<i>Conopias parva</i>	Ap4bc							
<i>Myiozetetes similis</i>	Cpldeb	Ap1bc3b	Ap1df4c	Ap1cd4c	Ap3ab4de	Cp3abd	Up3bd4d	
<i>M. granadensis</i>	Ap3b4cde	Ap3b4cd			Ap4cde			
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Cpld3a	Rp?1b3a	Ap1df3a	Ap1cd3a4c			Cp3adld	
<i>Myiarchus crinitus</i> *	Cn4bcd	Cn4b-e	Cn4bce	Cn4bcf	Un4b-e	Rtn?4bc	Utn4c-e	
<i>M. cinerascens</i> *								
<i>M. nuttingi</i>			Up4b-e	Up4bcd				
<i>M. tyrannulus</i>			Ap4b-e	Uplc4b-f				
<i>M. panamensis</i>		Cplc						
<i>M. tuberculifer</i>	Up4cde	Cp4b-e	Cp4bcdf	Cp4bcdf	Cp4b-e	Cp4b-e	Up4b-e	
<i>Contopus borealis</i> *	Rt4ce	Ut3a4c	Ut4bc	Ut4bcf	Ut4b-e	Ct4ce	Ut4ce	Ut4c

Bird Species	La Selva and Vicinity	Osa Peninsula	Palo Verde	Santa Rosa	Las Cruces and Vicinity	Monte- verde	Universidad de Costa Rica, San José	Villa Mills
<i>C. virens</i> *	Atn4ce	Ct3a4bc	Ct4bc3a	Ct3a4bc	Ct3a4bc	At4c-e	At4c-e	Xt4c
<i>C. sordidulus</i> (*) ⁺	Rt4ce	Rt4bc		Rt4c	Ut4c	Rtv4c-e	Rt4c-e	
<i>C. cinereus</i>	Cp3ab	Up3ab	Up3a4c	Up3ab4c			Up3b	
<i>C. lugubris</i>						Cp4c-e		
<i>C. ochraceus</i>								Rp4cd
<i>Empidonax flaviventris</i> *	Cn4ad	Cn4acd	Cn4ac	Cnraf	Cn4acde		Ctn3b4c-e	
<i>E. virescens</i> *	Ut4cde						Rt3b4c-e	
<i>E. albigularis</i>	Rp?3b							
<i>E. traillii</i> *	Rt?3b	Rt3b		Rn?3b4c			Rt3b	
<i>E. alnorum</i> *	Un3b4d	Ct3b4c	Cn4ac	Cn4ac	Un3b4c		Ct3b4c-e	
<i>E. minimus</i> *	Ot4de	Rt4cd				Ot3b	Ot3b4d	
<i>E. flavescens</i> (⁺)					Up4b-e	Cp4b-e		Xv4c
<i>E. atriceps</i> (⁺)								Cp4bcd
<i>Mitrephanes phaeocercus</i>					Up4b-e	Ap4b-e		
<i>Terentriacus erythrus</i>	Cp4acde	Cp4acd			Cp4acde			
<i>Aphanotriccus capitalis</i>	Up4de							
<i>Myiobius sulphureipygius</i>	Up4ace	Cp4acd			Up4ace			
<i>M. atricaudus</i>		Up3b			Rp3b4c			
<i>Myiophobus fasciatus</i>					Up3b			
<i>Onychorhynchus mexicanus</i>	Rplg4e		Up4f	Up4f				
<i>Platyrinchus mystaceus</i>					Cp4ad	Cp4ad		
<i>P. cancrinus</i>			Rp?4f	Rp?4af				
<i>P. coronatus</i>	Cp4a	Cp4a						
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	Up4d	Cp4cd	Ap4bcf	Ap4bcf	Cp4cde			
<i>T. assimilis</i>	Cp4bce							
<i>Rhynchocyclus brevirostris</i>	Up4ae	Up4acd		Rp4af	Cp4ace	Cp4acd		
<i>Todirostrum nigriceps</i>	Ap4bce							
<i>T. cinereum</i>	Cp3b	Cp3b4d	Ap4bc	Ap3b4bc	Ap3b4de	Up3b4d	Up3b4d	
<i>T. sylvia</i>	Up3b	Up3b	Up4af	Up4af				
<i>Oncostoma cinereigulare</i>	Cp4cd	Cp4cd	Up4af	Up4af				
<i>Lophotriccus pileatus</i>		Cp4ac			Up4acd	Up4ac		
<i>Myiornis atricapillus</i>	Ap4bce							
<i>Phylloscartes superciliaris</i>								
<i>Capsiempis flaveola</i>	Cp3b	Cp3b			Up3b			
<i>Serpophaga cinerea</i>						Ovld		
<i>Elaenia flavogaster</i>	Up3ab	Cp3ab	Up3b4c	Cp3bd4c	Cp3b4cde	Cp3b4c	Cp3b4cd	
<i>E. chiriquensis</i> ⁺		Up3b			Up3b			
<i>E. frantzii</i> ⁺					Rv3b4c	Cp4b-e	Rv3b4d	Ab4bcd
<i>Myiopagis viridicata</i>		Rp?lc4c	Cp4bc	Cp4bcf	Up?4cde			
<i>Sublegatus arenarum</i>		Rp?lc						
<i>Camptostoma imberbe</i>			Cp4bc	Cp4bcf				
<i>C. obsoletum</i>		Up4bcd			Up4cde			
<i>Tyranniscus vilissimus</i> (⁺)	Ap4b-e	Cp4b-e			Ap4b-e	Ap4b-e	Rv4bd	Uvb?4bcd
<i>Tyrannulus elatus</i>					Xv3b4c			
<i>Acrochordopus zeledoni</i>						Xv4bc		
<i>Ornithion semiflavum</i>		Cp4bcd			Up4bcde			
<i>O. brunneicapillum</i>	Cp4bce							
<i>Leptopogon superciliaris</i>					Cp4acd			
<i>L. amaurocephalus</i>	Ov4de							
<i>Mionectes olivaceus</i> ⁺	Un4ad				Up4ace	Cp4acd		
<i>M. oleaginea</i>	Ap4acde	Ap4acde			Cp4acde			
<i>Oxyruncus cristatus</i>								
<i>Progne subis</i> *							Ot2	
<i>P. chalybea</i> ^o	Up3a	Cp3ab	Cp3alf	Cplc3a	Cp23a4c			
<i>P. tapera</i> ^{**}							Xt2	
<i>Petrochelidon pyrrhonota</i> *	Ut3a2	Ct3a2	Ut3a	Ct3a	Rt2		Ut2	
<i>Hirundo rustica</i> *	Atn3a2	Cn3a	An3a	An3a	Ut2	Ov3a	Atn23a	Xt2
<i>Stelgidopteryx ruficollis</i> (^o)	Apnld3a	Cpnld3ab	Cpnld3a	Cpnld3a	Ap3ab	Cp3a	Ctp23a	Xt2
<i>Notiochelidon cyanooleuca</i> ^o					Ap23abd	Cp23c	Ap23d	Cp2
<i>Riparia riparia</i> ^o	Rt3a2	Ut23a	Unlf3a	Ut3a	Rt2		Ut2	
<i>Tachycineta bicolor</i> *			Rn3a				Rt2	
<i>T. albilinea</i>	Apld	Cpldef	Apldf	Cplcdf				
<i>T. thalassina</i> *								
<i>Calocitta formosa</i>			Ap4bcf	Ap4bcf				
<i>Psilorhinus morio</i> ^o	Up3b					Cp3a4ce	Cp3a4b-e	
<i>Cyanocorax affinis</i>								
<i>Cyanolyca cucullata</i>						Up4ac		
<i>C. argentigula</i>								Rp4ab
<i>Cinclus mexicanus</i>						Ovld		

Bird Species	La Selva and Vicinity	Osa Peninsula	Palo Verde	Santa Rosa	Las Cruces and Vicinity	Monte- verde	Universidad de Costa Rica, San José	Villa Mills
<i>Cistothorus platensis</i>								
<i>Campylorhynchus zonatus</i>	Cp4cde							
<i>C. rufinucha</i>			Ap4bc	Ap4bcf				
<i>Thryothorus modestus</i>		Ap3b		Up4cd	Cp3b	Cp3b	Cp3b4cd	
<i>T. zeledoni</i>	Rp3b							
<i>T. rufalbus</i>			Aup4af	cp4af		Cp4ad		
<i>T. thoracicus</i>	Ap4cde							
<i>T. nigricapillus</i>	Apld4cd							
<i>T. semibadius</i>		Apld4cd			Cp4cd			
<i>T. pleurostictus</i>			Ap4acd	Cp4acdf				
<i>T. atrogularis</i>	Up4d							
<i>T. fasciatoventris</i>		Cp4d						
<i>T. maculipectus</i>								
<i>T. rutilus</i>					Cp3b4cde			
<i>Troglodytes musculus</i>	Up3d	Cp3d	Up3d	Up3d	Ap3ad Up3bc	Ap3ad Cp4bce	Ap3abd	
<i>T. ochraceus</i>								Ov4bc Cp4acd
<i>Thryorchilus browni</i>								
<i>Hemicorhina leucosticta</i>	Ap4ac				Gp4ace			
<i>H. leucophrys</i>					Up4ac	Ap4acd		Up4a
<i>Salpinctes obsoletus</i>								
<i>Microcerculus luscini</i>		Cp4ad			Up4ad			
<i>M. philomela</i>	Up4a							
<i>Cyphorhinus phaeocephalus</i>	Up4a							
<i>Dumetella carolinensis</i>	Un3b						Ut3b	
<i>Turdus albicollis</i>								
<i>T. grayi</i>	Cp3a-d	Cp3a-d	Cp4bc3d	Cp3d4bcf	Cp4a-e Cp3bd	Cp4a-c Cp3ad4d	Ap3bd4de	
<i>T. obsoletus</i>								
<i>T. plebejus</i>					Up?4bcd	Ap4b-e	Rv4cde	Cb4bc Ap3bce Ub4bc
<i>T. nigrescens</i>								
<i>Myadestes melanops</i>	Xv4c				Rp?4bce	Cp4bce		
<i>Hylocichla mustelina</i>	Ctn4acd	Un4acd	Un4af	Un4af	Un4acd	Up4ac	Un4ade	
<i>Catharus ustulatus</i>	At3b4de	Ct3b4de	Ct4abc	Ctn4acf	Ct4cde	Ct3b4cd	At3b4cd	Rt3b4c
<i>C. minimus</i>	At3b4de	Ut3b4d	Rt4a	Rt4ac		Ut3b4d	Ut3b4cd	
<i>C. fuscescens</i>	Rt3b4c						Ot3b4d	
<i>C. mexicanus</i>						Cp4a		
<i>C. fuscater</i>						Cp4a		
<i>C. frantzii</i>						Cp4ac		
<i>C. aurantirostris</i>					Cp4cd	Cp4acd	Cp4acde	
<i>C. gracilirostris</i>								Ap3a4a-d
<i>Poliopitila albiloris</i>			Ap4bc	Ap4bc				
<i>P. plumbea</i>	Ap4bce	Cp4bce	Cp4bcf	Cp4bcf	Cp4bce			
<i>Ramphocaenus melanurus</i>	Cp4cd	Cp4cd	Cp4ac	Cp4ac	Cp4acd			
<i>Microbates cinereiventris</i>	Cp4a							
<i>Bombycilla cedrorum</i>				Rv4bc	Ov4ce	Rv4ce	Rv4ce	Ov4c
<i>Ptilogonys caudatus</i>							Ov4ce	Ap3b4bc Up3b4bc
<i>Phainoptila melanoxantha</i>						Up4bce		
<i>Cyclarhis gujanensis</i>					Up4b-e Cp4bce	Cp4bce	Cp4bce	
<i>Smaragdolanus pulchellus</i>	Ap4bce	Ap4bce			Cp4bce	Up4bc		
<i>Vireo pallens</i>								
<i>V. carmioli</i>								Cp4bc
<i>V. flavifrons</i>	Cn4b-e	Cn4b-e	Cn4bc	Cn4bc	Cn4b-e	Un4bce	Cn4b-e	
<i>V. solitarius</i>			Xn?4c			Xv4d		Xv4d
<i>V. griseus</i>								
<i>V. olivaceus</i>	At4b-e	Ut4b-e	Ut4bc	Ct4bc	Ut4b-e	Ct4b-e	At4b-e	
<i>V. altiloquus</i>								
<i>V. flavoviridis</i>	Utn4cd	Utb?4cd	Ab4bc	Ab4bc	Ab4b-e	Ub4cde	Cb4b-e	
<i>V. philadelphicus</i>	Un4cde	Cn4c-e	Cn4bc	Cn4bc	Cn4c-e	Un4cde	Cn4b-e	
<i>V. gilvus</i>								
<i>V. leucophrys</i>						Cp4bce		
<i>Hylophilus flavipes</i>		Up3ab						
<i>H. ochraceiceps</i>	Cp4a	Cp4a			Cp4ad			
<i>H. decuratus</i>	Ap4b-e	Ap4b-e	Ap4bcf	Ap4bcf	Ap4b-e	Ap4b-e		
<i>Diglossa plumbea</i>						Cp4bce		Ap3b4bcd
<i>Chlorophanes spiza</i>	Up4bce				Cp4b-e			
<i>Cyanerpes cyaneus</i>		Cp4bcd	Cp4bc	Cp4bcf	Cp4b-e			
<i>C. lucidus</i>	Cp4bce	Ap4bce			Up4bce			
<i>Dacnis cayana</i>	Up4bce	Cp4bce			Up4b-e			
<i>D. venusta</i>	Rv4bce	Up4bc			Up4bce	Cp4bc		

Bird Species	La Selva and Vicinity	Osa Peninsula	Palo Verde	Santa Rosa	Las Cruces and Vicinity	Monte- verde	Universidad de Costa Rica, San José	Villa Mills
<i>Coereba flaveola</i>	Cp3b	Ap3b4b-e			Ap3b4b-e	Cp3b4b-e		
<i>Mniotilta varia</i>	Un4cde	Un4c-e	Un4b	Un4bf	Un4cde	Un4c-e	Un4c-e	
<i>Protonotaria citrea</i>	Ut3b	Cn1c3b	Cn1cd	Cn1cd	Rn1d3b		Un1d3b	
<i>Helminthophila vermivorus</i>	Ot3b4d	On4d	On4af	Rn4af	Xt4c	Rn4acd	Rt3b4d	
<i>Vermivora</i>	Un4cde	Un4cde	Rt4bc	Ut4bcf	Cn4b-e	Cn4acde	Rn4acd	
<i>V. celata</i>								
<i>V. pinus</i>	Ot?3b				Rn?4ce			
<i>V. peregrina</i>	Ctn3b4ce	An3b4c-e	An4bcf	An4bcf	An3b4b-e	Un3b4c-e	An4b-e	Rn4bc
<i>V. gutturalis</i>								Cp4bcd
<i>Parula americana</i>							Xn4cd	
<i>P. pitiayumi</i>					Cp4bce	Up4bce		
<i>Dendroica petechia</i>	Cn3ab	Cn3ab	An3abc	An3ab4bc	An3abd	Un3bd	An3bd	
<i>D. erithachorides</i>		Aplc	Cplc	Uplc				
<i>D. magnolia</i>	Rn3b4bd	Rn4cd		Rt4f				
<i>D. tigrina</i>					Rn4c		Rn4ce	
<i>D. caerulescens</i>					Xn4e			
<i>D. coronata</i>	Ov3b	Rn4d3b					Xv3b	
<i>D. townsendi</i>						Un4cde		
<i>D. virens</i>	Rt4bce			Ut4bf	Cn4b-e	Cn4b-e	Otn4b-e	Un4bc
<i>D. occidentalis</i>						Xv4c		
<i>D. cerulea</i>	Ct4bce			Rt4f	Rt4b-e	Rt4bce		
<i>D. fusca</i>	Ct4bce	Ut4bce		Rt4bf	Cn4bce	Un4b-e	Ct4b-e	
<i>D. dominica</i>								
<i>D. pennsylvanica</i>	An4b-e	An4b-e	Cn4bc	Cn4bcf	An4b-e	Up4b-e	Cn3b4b-e	
<i>D. castanea</i>	Un4b-e	Un4b-e	Rn4bc	Rn4bcf	Un4b-e		Ut4b-e	
<i>D. striata</i>			Xv4c					
<i>D. pinus</i>							Xt4bc	
<i>D. discolor</i>								
<i>Seiurus aurocapillus</i>	Cn4cd	Cn4cd	Cn4ac	Cn4acf	Cn	Un4acd	Un4ade	
<i>S. noveboracensis</i>	Cn1dg	Cn1b-e	Cn1deg	An1cdg	Un1deg	Rt1d	Cn1d	
<i>S. motacilla</i>	Un1g	Rt1g			Un1g	Rn1dg	Rt1dg	
<i>Oporornis formosus</i>	Cn4acd	Cn4acd	Rn4af	Un4af	Un4acd	Cn4acd	Cn4de	
<i>O. philadelphia</i>	Ctn?3b	Cn3b	Rt3b	Un3b4c	Cn3b		Ctn3b	
<i>O. tolmiei</i>	Ot3b						Rn3b4d	
<i>Geothlypis trichas</i>	Xt?3b		Un1f	Rt1df	Cn1f			
<i>G. chiriquensis</i>					Cplf			
<i>G. semiflava</i>	Cp3b							
<i>G. poliocephala</i>	Cp3ab	Cp3ab	Cp3a	Cp3ab	Cp3ab	Up3ab	Up3ab	
<i>Icteria virens</i>	Un3b	Rn3b4d					Ot3b	
<i>Wilsonia citrina</i>	Rn3b4c						Rt3b4d	
<i>W. pusilla</i>	Ct3b4cd	Ut4cde		Rt4bc	Cn4acde	An3b4a-e	Cn3b4d	An3b4a-e
<i>W. canadensis</i>	At4bcde	Ct4acde	Ut4af	Ct4a-e	Ct4bcde	Ut4cd	At3b4b-e	
<i>Setophaga ruticilla</i>	Ut4b-e	Utn?4bce	Rn4bc	Un4bcf	Un4b-e	Rt4b-e	Ut4b-e	
<i>Myioborus miniatus</i>					Cp4a-e	Ap4a-e	Rv4bc	Xv4c
<i>M. torquatus</i> (+)						Cp4bce		Cp4bc
<i>Basileuterus tristriatus</i>					Up4a			
<i>B. culicivorus</i>					Cp4ad	Cp4ad		
<i>B. melanogenys</i>								Up4ac
<i>B. rufifrons</i>			Cp4abc	Cp4a-df	Up?4d		Cp4b-e	
<i>Phaeothlypis fulvicauda</i>	Cpldg	Cpldg			Up1g			
<i>Zeledonia coronata</i>						Cp3b4acd		Cp3b4ac
<i>Zarhynchus wagleri</i>	Up4b-e	Rp4b-e			Up4bce	Rv4bc		
<i>Gymnostinops montezumae</i>	Ap4b-e						Uv24cd	
<i>Cacicus uropygialis</i>	Ap4bce	Ap4b-e						
<i>Amblycercus holosericeus</i>	Cp4d	Cp4d			Cp3b4d			Cp?3b
<i>Scaphidura oryzivora</i>	Rp?4bce	Up3b4cd			Rb?3b4c			
<i>Molothrus aeneus</i> +	Up?3a	Cp3a	Cp3a	Cp3a	Up3ab	Rv3a	Cp3acd	
<i>Quiscalus mexicanus</i>	Xv3a	Cplc3d	Aplcd	Cp3alc			Up3ac	
<i>Q. nicaraguensis</i> (+)								
<i>Icterus spurius</i>	Un3b4de	Un3b4d	Un4bc	Un4bc	Un4cde		Un3b4cd	
<i>I. prothemelas</i>	Up3b4de							
<i>I. mesomelas</i>	Rp4d							
<i>I. pectoralis</i>			Rp4bcd	Up4bcd				
<i>I. galbula</i>	Ctn?3b4c-e	Cn3b4cd	Cn4bc	An4bcf	Cn4b-e	Un4cd	Cn4b-e	
<i>I. pustulatus</i>			Ap4bc	Cp3b4bc				
<i>Agelaius phoeniceus</i> (+)			Aplcdf					
<i>Xanthocephalus xanthocephalus</i>			Xv1f					
<i>Leistes militaris</i>								
<i>Sturnella magna</i>	Cp3a		Cp3a	Cp3ab	Ap3ab	Ap3a	Cp3ab	

Bird Species	La Selva and Vicinity	Osa Peninsula	Palo Verde	Santa Rosa	Las Cruces and Vicinity	Monte-verde	Universidad de Costa Rica, San José	Villa Mills
<i>Dolichonyx oryzivorus</i> *				Xt3a				
<i>Chlorophonia occipitalis</i> (+)					Cp4bce	Cp4bce		Up4bc
<i>Euphonia elegantissima</i>					Rp4bce	Rp?4bcd		
<i>E. annae</i> (+)						Up4bce		
<i>E. minuta</i>	Up4bce	Cp4bce			Up4b-e			
<i>E. affinis</i>			Ap4bcf	Ap4bcf				
<i>E. luteicapilla</i>	Cp4e	Cp4e			Cp4cde			
<i>E. laniirostris</i>		Up4cde			Up4cde			
<i>E. hirundinacea</i>			Up4bf	Up4bf		Up4cd		
<i>E. gouldi</i>	Ap4a-f							
<i>E. imitans</i>		Cp4bcde			Up4b-e			
<i>Tangara florida</i>								
<i>T. guttata</i>					Up4b-e			
<i>T. icterocephala</i> (+)	Uv4bc	Up4bce			Ap4b-e	Ap4b-e		
<i>T. larvata</i>	Ap3b4d	Cp3b4d			Ap4c-e			
<i>T. inornata</i>	Cp4d-f							
<i>T. gyrola</i> (+)	Xv4c	Cp4bce			Cp4b-e			
<i>T. lavinia</i>								
<i>T. dowii</i> +						Cp4bce		Un4bc
<i>Buthraupis arcaei</i>								
<i>Thraupis episcopus</i>	Cp3bd	Cp3bd	Cp3bd	Cp3bd	Ap3bd	Cp3bd	Ap3bd	
<i>T. palmanum</i>	Up3b4d	Cp3b4cd		Up?3d4c	Ap3bd4de		Up3b4cd	
<i>Ramphocelus passerinii</i>	Ap3b4d	Ap3b4d			Ap3b4d			
<i>Phlogothraupis sanguinolenta</i>	Up3b4d							
<i>Piranga rubra</i> *	Cn4b-e	Cn4b-e	Cn4bcf	Cn4bcf	Cn4b-e	Un4b-e	Un4b-e	Xv4bc
<i>P. flava</i> (+)		Cp4bc				Up4bce		
<i>P. olivacea</i> *	Ut4bce	Ut4bce	Ut4bc	Ct4bc	Ut4b-e	Ut4cd	Ut4c-e	
<i>P. leucoptera</i> (+)					Up4b-e	Up4bce		
<i>P. ludoviciana</i> *			Cn4bc	Cn4bc			Rt3b4c-e	
<i>P. bidentata</i>					Up4c-e		Up4b-e	
<i>Chlorothraupis carmioli</i>	Ap4abf							
<i>Habia rubica</i>		Xv4a			Cp4ad			
<i>H. fuscicauda</i>	Cp4bcd							
<i>H. atrimaxillaris</i>		Cp4ac						
<i>Lanio leucothorax</i>	Rp4b	Cp4b						
<i>Tachyphonus rufus</i>	Cp3b							
<i>T. luctuosus</i>	Up4bcd	Cp4bce			Cp4b-e			
<i>T. delatrii</i>	Cp4ac							
<i>Heterospingus rubrifrons</i>								
<i>Eucometis penicillata</i>		Cp4acd	Up4af	Cp4af	Up4acd			
<i>Mitrospingus cassinii</i>	Ap4cd							
<i>Rhodinocichla rosea</i>								
<i>Chrysothlypis chrysomelas</i>								
<i>Chlorospingus ophthalmicus</i>					Ap3b4a-e	Ap3b4a-e		Ap3b4af
<i>C. pileatus</i>						Cp4a-e		
<i>C. canigularis</i>								
<i>Saltator atriceps</i>	Cp4cde							
<i>S. maximus</i>	Ap3b4de	Ap3b4d			Ap3b4c-e	Cp3b4cd	Rp4de	
<i>S. coerulescens</i>	Xv?3b						Ap3b4de	
<i>S. albicollis</i>					Cp3b4c-e			
<i>Caryothraustes poliogaster</i>	Ap4cde					Rv4cd		
<i>Pitylus grossus</i>	Cp4bce							
<i>Pheucticus tibialis</i> (+)	Xv4c					Cp4bcd		Xvab
<i>P. ludovicianus</i> *	Ut3b4c-e	Un4c-e	Un4bc	Cn4bcf	Cn4c-e	Un4cde	Ctn4b-e	
<i>P. melanocephalus</i> *								
<i>Guiraca caerulea</i> (*)			Up3ab	Up3ab			Rp3b	
<i>Cyanocompsa cyanoides</i>	Ap4bcd	Ap4bcd			Cp4acd			
<i>Passerina cyanea</i> *	Un3b		Un3ab	Un3ab	Un3ab		Cn3ab	
<i>Tiaris olivacea</i> *	Cp3abc				Ap3abc	Ap3ab	Up3abc	
<i>Spiza americana</i> *		At3ab	Ut3ac	Rt3ab			Ut3abc	
<i>Sporophila schistacea</i> +?		Ov3b						
<i>S. torquoeola</i>	Up3ab	Up3b	Cp3ab	Cp3ab			Up3b	
<i>S. aurita</i>	Ap3abc	Ap3abc4d			Ap3abc4d			
<i>S. nigricollis</i> +		Cp?3ab			Up?3ab		Xv3b	
<i>S. minuta</i> *					Up3ab			
<i>Amaurospiza concolor</i>								
<i>Oryzoborus nuttingi</i>	Uplf3b							
<i>O. funereus</i>	Cp3b	Cp3ab						

Bird Species	La Selva and Vicinity	Osa Peninsula	Palo Verde	Santa Rosa	Las Cruces and Vicinity	Monte- verde	Universidad de Costa Rica, San José	Villa Mills
<i>Volatinia jacarina</i>	Cp3ab	Cp3ab	Cp3a-c	Cp3ab	Cp3ab		Cp3ab	
<i>Carduelis xanthogaster</i> ⁽⁺⁾								Rp?4bc
<i>C. psaltria</i>					Up3b4cde		Rv3ab	
<i>Sicalis luteola</i>								
<i>Spodiornis rusticus</i> ⁺						Rp?4c		Xv3b
<i>Acanthidops bairdi</i> ⁺						Rv?4ce	Xv3b	Rn4bc3b
<i>Pezopetes capitalis</i>								Cp4ac
<i>Pseliophorus tibialis</i> ⁽⁺⁾						Cp4acde		Cp?3b4ad
<i>Atlapetes gutturalis</i>					Cp3b4d	Cp3acd	Cp4acde	
<i>A. brunneinucha</i>					Up4ac	Cp4ac		
<i>A. torquatus</i>					Cp4acd			
<i>Lysurus crassirostris</i>						Up4ac		
<i>Arremon aurantirostris</i>	Ap4acd	Cp4acd			Cp4acd			
<i>Arremonops rufivirgatus</i>			Cp4ac	Cp4acf				
<i>A. conirostris</i>	Ap3ab	Ap3ab			Ap3b			
<i>Melospiza biarcuatum</i>							Cp34bcde	
<i>M. leucotis</i>							Up4acde	
<i>Ammodramus savannarum</i> ⁽⁺⁾				Ov?3a				
<i>Aimophila ruficauda</i>			Ap3ab	Ap3ab				
<i>A. rufescens</i> ^{+?}								
<i>A. botterii</i> ^{+?}								
<i>Junco vulcani</i>								Cp3be
<i>Spizella passerina</i> [*]							Xv3b	
<i>Zonotrichia capensis</i>					Ap3a-d	Ap3abd	Ap3abd	Ap3bd
<i>Melospiza lincolni</i> [*]						On3b		
<i>Emberizoides herbicola</i>								
<i>Passer domesticus</i>							Ap3d	

ESPECIES SELECTAS

Actitis macularis (Andarríos maculado, Spotted Sandpiper)

J. G. Strauch, Jr.

El andarríos manchado anida en Norteamérica desde cerca del límite arbóreo norte hacia el Sur hasta el sur de los Estados Unidos. Inverna desde el límite Sur de su ámbito de anidación hacia el Sur hasta Argentina y Perú. Las aves migratorias e invernaderos son comunes en Costa Rica desde la costa hasta altas elevaciones tierra adentro. Esta especie se encuentra frecuentemente en una variedad de hábitats, incluyendo playas oceánicas, manglares, lodazales, riachuelos tierra adentro, lagunetas y potreros.

En invierno, la especie es de un café-oliva grisáceo superiormente, con el blanco abajo, con vientre blanco y grisáceo en los costados del cuello y en el lado del pecho. Hay unos pocos individuos en el otoño y muchos con las pequeñas manchas redondas de color negro bajo la superficie blanca, característica del plumaje de anidación. Es fácil reconocer las especies por su plumaje cualquiera que sea su plumaje. Cuando está parada se balancea casi continuamente. Vuela con las alas notoria y rígidamente arqueadas en un ligero y rápido aleteo.

Actitis macularia no es gregario aunque se ha visto algunas bandadas, poco compactas, durante la migración.

Por lo general, sólo unas pocas aves en cada oportunidad. En apariencia, durante el invierno algunos individuos establecen territorios de forrajeo a lo largo de fajas de la costa, que defienden, en forma vigorosa, contra de sus conoespecíficos. Slud (1964) reporta que las interacciones agresivas aumentan durante la primavera.

El andarríos maculado se alimenta picoteando las presas igual, que los pijjes o correlimos del género *Tringa*, y nunca hurgando como los correlimos o player-tios del género *Calidris*. Sus presas consisten de gran variedad de insectos y otros invertebrados. Además de cazar en el sustrato o en la vegetación, generalmente atrapan presas voladoras próximas a ellos y en ocasiones, saltan al agua para capturar presas flotantes. Nada bien e incluso pueden zambullirse para escapar de sus enemigos (Palmer 1967).

Muchas observaciones sugieren que las hembras defienden sus territorios de anidación y que cortejan a los machos pero sólo recientemente se ha demostrado que la especie es poliandra. En estudios independientes Hays (1973) y Oring y Knudson (1973) encontraron que cerca de la mitad de las hembras que observaron anidaron con más de un macho. Oring y Knudson sugieren que la poliandria evolucionó en esta especie como una respuesta a la alta proporción de depredación, lo que fue confirmado por Maxon y Oring (1980). La evolución de la poliandria en aves árticas y tropicales fue discutida por Jenni (1974).

- Hays, H. 1973. Polyandry in the spotted sandpiper. *Living Bird* 11:43–57.
- Jenni, D. A. 1974. Evolution of polyandry in birds. *Am. Zool.* 14:129–44.
- Maxson, S. J., and Oring, L. W. 1980. Breeding season time and energy budgets of the polyandrous spotted sandpiper. *Behaviour* 74:200–263.
- Oring, L. W., and Knudson, M. L. 1973. Monogamy and polyandry in the spotted sandpiper. *Living Bird* 11:59–73.
- Palmer, R. S. 1967. Species accounts. In *The shorebirds of North America*, ed. G. D. Stout, pp. 212–43. New York: Viking Press.
- Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and Ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1–430.

Agelaius phoeniceus (Tordo Sargento, Redwinged Blackbird)

G. H. Orians.

Esta especie común (fig. 10.10), el ave cantora más abundante que anida en pantanos a través de Norteamérica, se extiende como especie residente en los pantanos de Centroamérica hacia el sur hasta el norte de Costa Rica. Los ictéridos migratorios de Norteamérica se extienden hacia el Sur hasta el centro de México en el invierno pero, no alcanzan las áreas de anidación de las aves centroamericanas. Al sur de la zona septentrional de Costa Rica no hay tordos que aniden en pantanos, hasta alcanzar el este de Panamá donde aparece *Leistes militaris**. Hay varias especies de *Agelaius* que anidan en los pantanos de Suramérica tropical y templada, pero, ninguno de ellos tiene una organización social como la del tordo sargento. Hay poblaciones anidantes de tordos sargentos en los pantanos de la cuenca del Tempisque en Guanacaste y a lo largo de Río Frío cerca de la desembocadura del lago de Nicaragua. En Guanacaste, en donde se ha estudiado más intensamente, estas aves anidan en pantanos estacionalmente inundados que se llenan de agua en el inicio de la época lluviosa, en mayo, y se mantienen húmedos hasta diciembre o enero. Las poblaciones centroamericanas de tordos sargento son bastante variables, especialmente en el plumaje de las hembras, probablemente porque ellos existen en poblaciones bastante aisladas entre las cuales hay poco intercambio.

La organización social y el comportamiento de los tordos sargento costarricenses son muy similares a los de las aves norteamericanas. Los territorios, dentro de los cuales varias hembras construyen sus nidos, son defendidos por los machos adultos. Las hembras incuban los huevos y alimentan los pichones sin asistencia de los machos. Los territorios son esporádicamente visitados durante la época seca, pero la defensa no es intensa sino hasta mayo cuando

comienzan las lluvias. La anidación se inicia tan pronto haya vegetación nueva para soportar los nidos y se extiende hasta setiembre. Se pueden ver grandes bandadas de aves mudando en octubre y noviembre.

En Guanacaste, los tordos sargento alimentan sus crías principalmente con invertebrados como ortópteros, larvas de lepidópteros, y arañas que viven en la vegetación pantanosa pero, que no tienen estadíos larvales acuáticos. Esto contrasta marcadamente con los recursos que mantienen la anidación de los tordos de zonas templadas, donde libélulas, mariposillas "damselflies", y moscas, con estadíos larvales acuáticos, dominan la dieta de los polluelos. Hay brotes de estos insectos en los pantanos tropicales, aunque por lo general, en la noche cuando no los pueden aprovechar los tordos. Los brotes de insectos acuáticos en pantanos de las zonas templadas ocurren sobre todo durante el día.

El promedio de los territorios de los sargentos en Costa Rica es entre 1.000 y 2.400 m², dependiendo de los pantanos, con un ámbito de cerca de 500 a más de 4.000 m². Por tanto, sus territorios son de dos a cuatro veces más grandes que los de los sargentos en la mayor parte de las áreas de Norte América. Como es típico en las aves tropicales, los sargentos en Costa Rica tienen nidadas pequeñas, con promedios de cerca de 2,5 huevos, comparado con más de 4 huevos por nidada en las latitudes superiores. Las tasas de crecimiento de los pichones son más lentas y las tasas de depredación son mayores debido principalmente a serpientes, que en latitudes templadas. Los sargentos hembra en Costa Rica llevan una presa a sus nidos en cada viaje comparado con un promedio de quince a veinte por viaje en los pantanos de climas templados. Esta diferencia se debe, quizá, al hecho de que las presas tropicales deben ser perseguidas y muchas veces extraídas de lugares ocultos con movimientos de abertura del pico, técnica de forrajeo incompatible con sostener más de una presa a la vez. En contraste, las presas de zonas templadas,

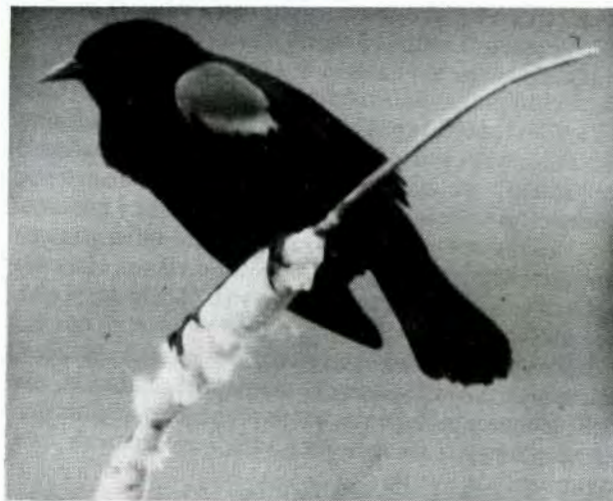


Fig. 10.10 *Agelaius phoeniceus*: Macho adulto con su plumaje de reproducción Estados Unidos (foto G. H. Orians).

* N. del E. Red-breasted Meadowlark en el original. El autor debe referirse al Red-breasted Blackbird (*Leistes*).

sobre todo recién salidas del agua, son rápidamente capturadas aún cuando el ave sostenga otras presas en el pico.

Aunque las aves sargento costarricenses llevan un número menor de presas predadas por hora a sus polluelos que sus parientes de zonas templadas, no hay evidencia de que el número de visitas al nido sea reducido para evitar la depredación. Las hembras vuelan abiertamente hacia sus nidos, generalmente gritando al dejarlos, comportamiento que no sugiere temor a posibles depredadores, más bien la tasa baja de alimentación parece ser el resultado de la dificultad de capturar presas en los pantanos tropicales y la necesidad de retornar al nido con cada pieza capturada. Además, los períodos de forrajeo son más cortos para los sargentos tropicales durante mayo y junio que en las regiones templadas cuando los polluelos están en los nidos.

El futuro de las poblaciones de sargentos en Costa Rica es incierto. En Guanacaste, muchos de los pantanos donde anidan están siendo drenados y convertidos en arrozales u otros cultivos. Unos pocos sargentos persisten a lo largo de las zanjas de desagüe en estas áreas, pero es dudoso que sean lo suficientemente adecuadas para mantener la especie. Muchas áreas que albergaron grandes poblaciones en 1966-67 fueron drenadas para 1972.

Orians, G. H. 1973. The red-winged blackbird in tropical marshes. *Condor* 75:28-42.

———. 1980. *Some adaptations of marsh-nesting blackbirds*. Princeton Monographs in Population Biology. Princeton: Princeton University Press.

Hormigueros (Hormigueros, varios géneros). E. Willis.

Posiblemente lo siguiente servirá como base para el recuento de los hormigueros (formicáridos) (fig. 10.11) en bosques de zonas bajas, desde Honduras hasta el Norte de Argentina y para los horneros (furnáridos) en cualquier lugar de las tierras altas:

“¡Atención, estudiantes! ¿Ven aquel pequeño pájaro oscuro? Allí, saltando entre el oscuro y verde follaje. ¿Nadie lo vio?” No importa. Para ver un hormiguero u hornero tienen que volver al bosque tropical húmedo solos, o a lo sumo con su compañero, y detenerse cuando ve algún movimiento. Pronto aprenderá que, con cuidado, puede observar un ave detrás de varias capas de follaje, aún con binoculares. El ave puede aún saltar a la vista y revolotear en algún característico patrón de forrajeo al terminar su comportamiento de alarma, quizás con su pareja o con otra especie. Puede estar siguiendo hormigas arrieras (*Eciton burchelli* o la pequeña y negra *Labidus prador*), para capturar artrópodos espantados o, más probablemente, encaramándose o revoloteando en una bandada mixta de forrajeo que rechazará su presencia y luego huirá. Tome notas de su canto, comportamiento, distribución de blanco y rojizo en el plumaje gris (rojizo o café en muchas hembras y en los furnáridos o carpinteros),

y quizás sea usted el primero de la clase que ha visto el batará listado (*Cymbilaimus lineatus*) o el trepamusgo rayado (*Hylocistis subulatus*). Estúdielos cuidadosamente, pues la siguiente persona que revise el lugar exacto donde usted los vio, seguramente regresará con el Batará de marras (*Thamnophilus doliatus*) o el trepamusgo cuelliroyizo (*Thripadectes rufobrunneus*) que han estado, haciendo prácticamente la misma cosa.

Más aún, es bien conocido que los hormigueros y horneros son muy variados en los bosques neotropicales y tienen sólo pequeñas diferencias en forrajeo, plumaje, y canto (Skutch 1969). Se cita que de treinta o cuarenta especies de hormigueros que hay simpátricamente en bosques húmedos del Amazonas (hay menor número en regiones secas o abiertas, al norte, al sur o en las montañas), uno puede encontrar, en la misma bandada, hasta seis hormigueros de pequeño tamaño como los parólidios, acomodados en diferentes niveles: uno, *Myrmotherula*, cerca del piso, otro 2 m más arriba (*M. axillaris*, reemplazando todas las otras especies en Costa Rica), un tercero 5 m arriba, un cuarto a 10-15 m, un *Herpsilochmus* en el subdosel, y un *Terenura* en el dosel. Un quinto *Myrmotherula* (*M. fulviventris* en Costa Rica) estará 5-10 m arriba revisando hojas muertas, en vez de follaje vivo como el resto, tal vez tratando de convertirse en un furnárido. Un sexto, pequeño, se unirá en las orillas del bosque o en lugares con densas enredaderas, el séptimo y a veces un octavo, en lugares húmedos. No sólo eso, sino que un vireo (*Hylophilus ochoraceiceps*, también en Costa Rica) puede estar imitando las hembras de todas esas especies 5-10 m más arriba. El follaje denso puede ocultar otro hormiguero (*Microrhopias quixensis*, también en Costa Rica) a esos niveles. Habrá una pareja de formicívoros grandes (*Thamnomanes*) rebuscando en el follaje en medio del bullicio al igual que los pequeños mosqueritos, uno 2 m arriba y el otro más alto; dos o más batarás* (*Thamnophilus*, etc.) estarán picoteando presas más grandes a varios niveles; y unos pocos, más grandes (*Myrmeciza*, etc., como *M. exsul* en Costa Rica) estarán saltando cerca del suelo con la bandada o alejándose de ella. Muchos otros pájaros, incluyendo mosqueritos, furnáridos o dendrocoláptidos, puede aumentar el total de especies hasta cincuenta en una sola bandada (Willis 1977). Estudios recientes en Perú (Charles Munn) y Panamá muestran que en un mismo territorio puede haber varias especies, suscitándose breves combates cuando una bandada pasa a otra. Aparentemente, los pájaros atrapan presas batidas por otros, mientras que algunos meten sus cabezas entre las hojas enrolladas sólo si otras especies de forrajeo abierto mantienen la vigilancia (Willis 1972).

La bandada puede pasar, pero deja una bandada de hormigueros completamente diferente (Willis y Oniki 1978), por lo general, compuesta por especies grandes como el hormiguero ocelado costarricense (*Phaenostictus*

* N. del E. En el sur de Costa Rica y en Panamá, algunos formicáridos reciben el apelativo de botarás, obviamente una vulgarización del genérico *Taraba*, en el resto del país se llama batará sólo a *Thamnophilus*.

nucleannani) apropiándose el centro; los de tamaño mediano como el hormiguero bicolor costarricense (*Gymnophitis bicolor*) alborotando en los bordes; y los pequeños como el hormiguero moteado costarricense (*Hylophilax naevioides*), agazapado en la periferia; en las orillas o en bosques húmedos habrá otra especie mediana (como el hormiguero calvo costarricense, *Gymnocichla nudiceps*); y en la Amazonia del Norte, los pequeños hormigueros de frente blanca (*Pithys albifrons*), hacen mayor la confusión infiltrándose osadamente y sufriendo millones de ataques al año, sólo (desafiando la exclusión competitiva) para hacerse más rápidos que el "correccaminos"*. De hecho, en Costa Rica, los correccaminos pueden estar presentes en forma de cucos terrestres (*Neomorphus geoffroyi*) en la periferia de las batidas contra las hormigas. Además, habrá varios trepadores usando grandes troncos, y uno (*Dendrocincla merula*, que no se encuentra en Costa Rica) justo entre los hormigueros en las ramas delgadas, colgando verticalmente y los otros atravesados. Una tangara o dos (en Costa Rica, Tangara cabecigrís, *Eucometis penicillata* o tangaras hormigueras, *Habia fuscicauda* o *H. atrimaxillaris*) pueden tomar perchas horizontales. Muchos comedores de hormigas pueden sumarse a la bandada en los bordes; en los bosques empobrecidos habrá sólo "amateurs". Luego, puede argumentarse que, comparados con el Amazonas, aún los mejores bosques costarricenses son, en extremo, pobres en hormigueros, ¿será acaso por todos esos migratorios nortefños parte del año? y que los batarás listados estuvieron ahí sólo porque los bosques costarricenses secos o talados pierden casi todo.

En las tierras altas, la relación entre formicáridos y furnáridos será baja en bandadas mixtas o en donde quiera que haya hormigas. (Las hormigas son escasas y lentas en

regiones frías. Se puede considerar a los trepadores como furnáridos trepadores de troncos, ya que los homeros formicívoros son pocos). La diferencia básica de forrajeo entre furnáridos y formicáridos, es que los primeros parecen ser miopes y los últimos, apenas moderadamente. A los furnáridos les gusta hurgar en hojas y enredaderas densas; los formicáridos gustan de un follaje algo más abierto y vuelan cortas distancias para rastrear en superficies próximas. El éxito de los furnáridos en las tierras altas puede ser atribuido a la gran cantidad de epífitas que cubren el área a la vez que entorpecen la caza a los saltones pájaros hormigueros.

Skutch, A. F. 1969. *Life histories of Central American birds*. Pacific Coast Avifauna, no. 35. Berkeley: Cooper Ornithological Society.

Willis, E. O. 1972. The behavior of spotted antbirds. *A.O.U. Monogr.*, no. 10.

———. 1977. Lista preliminar das aves da parte noroeste e áreas vizinhas da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. *Rev. Brasil. Biol.* 37:585–601.

Willis, E. O., and Oniki, Y. 1978. Birds and army ants. *Ann. Rev. Syst. Ecol.* 9:243–63.

Ara macao (Lapa, Scarlet Macaw)

D. H. Janzen

La Lapa (*Ara macao*) (fig. 10.12a) se encuentra desde México hasta el sur de América Central y es la única guacamaya en el lado Pacífico de Costa Rica; es raro verla en el lado caribeño en donde es abundante la lapa verde (*Ara ambigu*). Aunque en alturas de hasta 1.000 m, en la vertiente del Pacífico de Costa Rica, se puede ver una lapa

* N. del E. Se refiere el autor a un personaje de tiras cómicas, muy veloz, que siempre burla a su perseguidor. En Costa Rica, se llama así al *Burhinus bistriatus*, erróneamente.

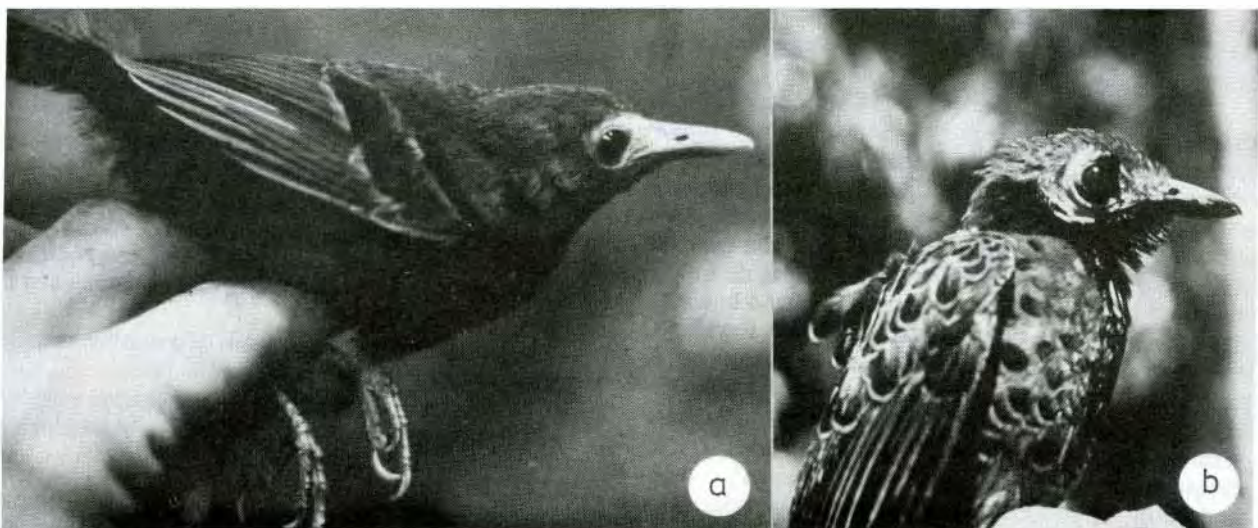


Fig. 10.11 Hormigueros: a) *Gymnocichla nudiceps*; hembra adulta. Finca La Selva, distrito de Sarapiquí, Costa Rica. b) *Phenostictus mcleannani*; adulto. Costa Rica. Ambas aves tienen áreas azules sin pluma alrededor de los ojos (foto F. G. Stiles).



Fig. 10.12 Aramacao: a) Macho y hembra adultos en cautiverio. Costa Rica. b) Manada de 14 adultos justo después que se les espantó de un árbol de *Terminalia catappa* en donde se estaban alimentando de sus semillas casi maduras. Llorona, Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica, agosto de 1979 (fotos D. H. Janzen).

solitaria o una pareja, la especie es, básicamente, de los bosques de tierras bajas. Aunque, es probable que fuera un miembro abundante de todos los bosques del lado Pacífico de Costa Rica, en la actualidad es todavía bastante común como para ser vista, en forma regular, sólo en las partes boscosas del Golfo de Nicoya (v.g., Parque Nacional de Palo Verde) y en la Península de Osa (v.g., Parque Nacional Corcovado); es común observarlas volando alto, emitiendo sus vocalizaciones roncas y muy estridentes. Sus largas y rastreras plumas de la cola, sus alas cortas de psitácidos y su gran cuerpo hacen imposible confundirlas con otras aves. Parece que existe solamente una pareja anidando en el bosque perennifolio de la zona baja del Parque Nacional Santa Rosa (no se ha visto a esta pareja aventurarse en el bosque caducifolio del parque). En la costa del Parque Nacional Corcovado, se pueden ver hasta cuarenta lapas de una sola vez (fig. 10-12b), y al menos hay doscientas en el parque (probablemente muchas más).

Las guacamayas son las loras más grandes del Neotrópico, y la lapa colorada es de mediano tamaño. Su

brillante plumaje rojo anaranjado con tintes de azul y amarillo no varía entre los sexos o con el estado de desarrollo (cuando el ave ya puede volar). En cautiverio, no hablan nada bien, pero aprenden a decir unas pocas palabras y unas frases cortas, claramente. Las lapas se acostumbran al cautiverio al igual que las loras más pequeñas, pero tienden a volverse bravas, principalmente porque son tan poderosas que sus propietarios sobrereaccionan cuando son mordidos. En cautiverio, comen una gran variedad de alimentos caseros, son particularmente aficionadas a las nueces, carne cocida, huesos de pollo, semillas de girasol, maíz en la mazorca, arroz y tortillas; no son especialmente frugívoras (como tampoco lo son la mayoría de las loras). Se reproducen en cautiverio, pero, necesitan jaulas grandes donde poder volar, cajones en donde anidar, tranquilidad y extrema paciencia (T. Small y R. Small com. pers.).

Las lapas anidan en huecos de árboles gruesos vivos o muertos. Los cinco nidos que observé estaban a 30 m o más del suelo. Los orificios de entrada estaban en las superficies verticales y medían de 10 a 30 cm en todas las dimensiones. A menudo, se puede ver una lapa justo a la entrada de un nido, recibiendo alimento de su compañero sin que éste tenga que entrar. Antes de la época de anidación, por lo menos de abril hasta julio, en el Parque Nacional Corcovado, las parejas, tripletas y grandes grupos mayores se ven trepando sobre los troncos altos de los grandes árboles muertos, quizá para investigar y refir sobre sus futuros nidos.

Con frecuencia se puede ver a las guacamayas volando alto y por distancias de muchos kilómetros sobre el bosque pluvial en el Parque Nacional Corcovado, y no hay duda de que viajan muy lejos en busca de alimento. Un alimento favorito son las semillas casi maduras de *Terminalia catappa* (Combretaceae), de tamaño y forma de almendras, dentro de una nuez extremadamente fuerte y fibrosa, en un fruto carnosos verde. La lapa corta grandes pedazos de la corteza exterior con el borde de su cóncava mandíbula inferior, hasta que toca la nuez, entonces, simplemente corta esas paredes como con una podadora fuerte. Un grupo de hasta 10 en un *Terminalia*, formarían una cubierta o una capa de hasta 300 frutos abiertos en el suelo, (toman 10-30% de las frutas y luego las bota relativamente intactas por descuido o por selección).

En el Parque Nacional Corcovado también cortan y abren las frutas casi maduras y remueven las semillas de varias especies de Sapotaceae, y en el Parque Nacional de Santa Rosa son los únicos depredadores de semillas casi maduras de *Hura crepitans* (Euphorbiaceae). Mientras están en cautiverio, las lapas manipulan y abren para comer semillas aun muy pequeñas (v.g., sorgo, semillas de manzana, y semillas grandes de higos). Tengo la impresión de que ellas se concentran en las especies de árboles con semillas grandes, en la Naturaleza. No hay sugerencia alguna de que actúen, en alguna oportunidad, como dispersores de semillas en vez de predadores de semillas. Las lapas cuando comen son muy difíciles de localizar desde abajo, porque la silueta de su color rojo es mucho menos evidente que cuando es vista con la luz incidente del sol y

porque pueden estar en extremo silenciosas al comer. Aunque los libros sobre aves describen que se alimentan de "frutos", en realidad todas mis observaciones de forrajeo en Costa Rica indican que es raro que coman "frutos", sino que, más bien, extraen semillas completas y grandes, pero no bastante maduras, las cuales cortan toscamente y tragan.

Forshaw, J. M. 1973. *Parrots of the world*. Garden City, N. Y.: Doubleday.

Brotogeris jugularis **(Perico, Orange-chinned Parakeet).**

D. H. Janzen

El periquito barbianaranjado o zapoyol, (fig. 10.13a,c) se encuentra desde el sur de México hasta el norte de Suramérica y es uno de los psitácidos más comunes desde los 500 m hasta el nivel del mar en los llanos de la costa del Pacífico de Costa Rica. Es uno de los pericos más pequeños de Costa Rica, pero se le encuentra en bandadas de cincuenta hasta cien individuos. De color verde brillante, con un parche anaranjado justamente debajo de la mandíbula, se le distingue fácilmente de todos los demás psitácidos costarricenses. A esta ave se le ve casi siempre como miembro de una bandada, pero cuando la bandada está en descanso, la mayoría o todos las aves parecen estar emparejadas con un ave cercana. En vuelo, en descanso y cuando están en un árbol lleno de frutos hay un parloteo casi constante y, si no están en vuelo, aparentemente, hay muchos altercados; su vuelo es muy rápido y errático, y tanto las aves individuales como la bandada cambian frecuentemente de dirección.

Estos pericos anidan durante la primera mitad de la estación seca, tanto en Guanacaste como en el Parque Nacional Corcovado; ocupan los huecos de carpinteros en árboles muertos (o en troncos vivos de la palma *Scheelea*), y el nido puede estar desde 3 m hasta 45 m del suelo. Generalmente anidan en grandes árboles que quedaron en pie cuando el bosque fue arrasado para dar lugar a potreros y, a menudo, pueden anidar en árboles ocupados por *Nasutitermes* (Power 1967). Los jóvenes abandonan el nido al final de la época seca.

Hasta muy recientemente, se traía a los juveniles a los mercados costarricenses para ser vendidos como mascotas caseras (en la actualidad este comercio parece estar limitado al perico ligeramente más grande, *Aratinga canicularis*). *B. jugularis* son mascotas muy afectuosas e inquisitivas, se muestran cariñosos o marcadamente antagónicos hacia ciertos humanos y se mantienen saludables con una dieta de sobros de la mesa, carne y alimentos especiales para aves; no hablan del todo bien, pero eventualmente aprenden algunas palabras y silban muy bien. Si se cría a una pareja juntos, desarrollan una mutua atracción hasta el punto de excluir a los humanos, como sucede comúnmente entre las loras.

En la naturaleza, *Brotogeris jugularis* es un depredador de semillas. Por ejemplo, en el Parque Nacional Santa Rosa, es uno de los mayores depredadores de las semillas de *Bombacopsis quinatum* a fines de marzo y abril. El ave toma su percha en una rama gruesa, cerca de la cápsula casi madura, leñosa de 10 cm de largo (la que más tarde sufrirá dehiscencia para liberar semillas que son dispersadas por el viento), la abre y toma las semillas grandes de una en una, partiéndolas en pedacitos y tragándose las, generalmente consume 10-50% de las semillas, y la fruta detiene su desarrollo (usualmente es abortada) de tal forma que el árbol pierde el 100% de esa fruta en particular. Tomando en cuenta que un árbol puede producir de cien a mil cápsulas, y como un ave puede alterar de tres a diez en una mañana, es evidente que una bandada de cincuenta periquitos puede causar la ruina de una cosecha de semillas de *Bombacopsis*. Las bandadas parecen, sin embargo, moverse frecuentemente de árbol en árbol, en lugar de permanecer en uno solo hasta que se han comido todas las cápsulas. Es claro que ciertas frutas son más fáciles de conseguir que otras, y probablemente hay otras razones para estos traslados. Hay gran cantidad de "seguidillas" donde un ave abandona el árbol cotorreando y volando hacia otra copa para ser seguida por las demás. Hay muchas especies de árboles en el bosque de Santa Rosa que tienen semillas y frutos que parecen ser ideales para la depredación de sus semillas por *B. jugularis* y no por otros pericos, por ejemplo, *Cochlospermum vitifolium*, *Ateleia herbert-smithii*, *Plumeria rubra*, *Bursera simaruba*, y *Cedrela odorata*; supongo que esta inmunidad se debe a sustancias químicas en las semillas.

Cuando comienza la cosecha de higos pequeños (v.g., *Ficus ovalis*) convergen en ella grandes bandadas de pericos barbianaranjados (Janzen 1981). Por ejemplo, en el árbol de *Ficus ovalis* contiguo a la casona en Santa Rosa, llegan a la salida del sol y comen ávidamente hasta poco antes del mediodía, luego regresan ya avanzada la tarde y comen casi hasta que oscurece. Las aves se meten entre el follaje, toman los higos maduros o los que están madurando (enrojeciéndose), y les dan uno o dos mordiscos, como con cuchara, antes de dejarlos caer. Trabajan tan rápidamente, que pareciera que se tragan el material entero y como estos pericos no tienen grava en sus mollejas, quizá sean agentes dispersores de este higo de diminutas semillas (las semillas son de 1 a 2 mm de diámetro). Por esta razón le disparé a una de las aves a las 13 horas, mientras estaba descansando en el árbol del higo después de pasarse toda la mañana comiendo. El buche contenía cerca de 3.050 semillas buenas, quebradas, mezcladas con pulpa de la fruta y cerca de 350 semillas, en apariencia, intactas, que después de una inspección cuidadosa se encontró que estaban fisuradas. La molleja contenía 171 semillas aparentemente intactas, de las cuales al menos 90% estaban rajadas, además de las cáscaras de alrededor de 1.575 semillas (fig. 10.13d). El intestino no contenía semillas enteras, pero había unos cuantos fragmentos de las testas (fig. 10.13d). En ningún lugar del tracto gastrointestinal se encontró semillas de las cuales habían salido avispas específicas del higo (que en promedio constituyen cerca

del 55% de las semillas en un fruto, Janzen 1979). Debajo del árbol había dos tipos de residuos fecales en el follaje. Un tipo era una delgada mancha de material, fina en partículas con pequeños fragmentos de cáscara de las semillas, y el otro era una gruesa pasta de semillas intactas, semillas de las que habían salido avispas y fibras de higo. Mi hipótesis es que las observaciones indican que el perico barbi anaranjado manipula rápidamente el contenido de las semillas, de manera que toma las buenas y parte cada una entre las mandíbula inferior y la superior (fig. 10.13b) antes de tragarla. Las cáscaras de semillas en la molleja las usan para triturar las semillas agrietadas, y pasan la mayor parte del contenido hacia el intestino para la absorción. Cuando la molleja está llena de cáscaras de semillas indigeribles, estas son liberadas hacia el intestino como un bolo de material de movimiento bastante rápido. Los

residuos fecales, que contienen semillas intactas, son de los murciélagos frugívoros que frecuentan este árbol durante la noche. En pocas palabras, el perico barbiana-ranjado es nada más que un depredador de semillas en este árbol.

Forshaw, J. M. 1973. *Parrots of the world*. Garden City, N.Y.: Doubleday.

Janzen, D. H. 1979. How many babies do figs pay for babies? *Biotropica* 11:48–50.

———. 1981. *Ficus ovalis* seed predation by an orange-chinned parakeet (*Brotogeris jugularis*). *Auk* 98: 841–44.

Power, D. M. 1967. Epigamic and reproductive behaviour of orange-chinned parakeets in captivity. *Candor* 69:28–41.

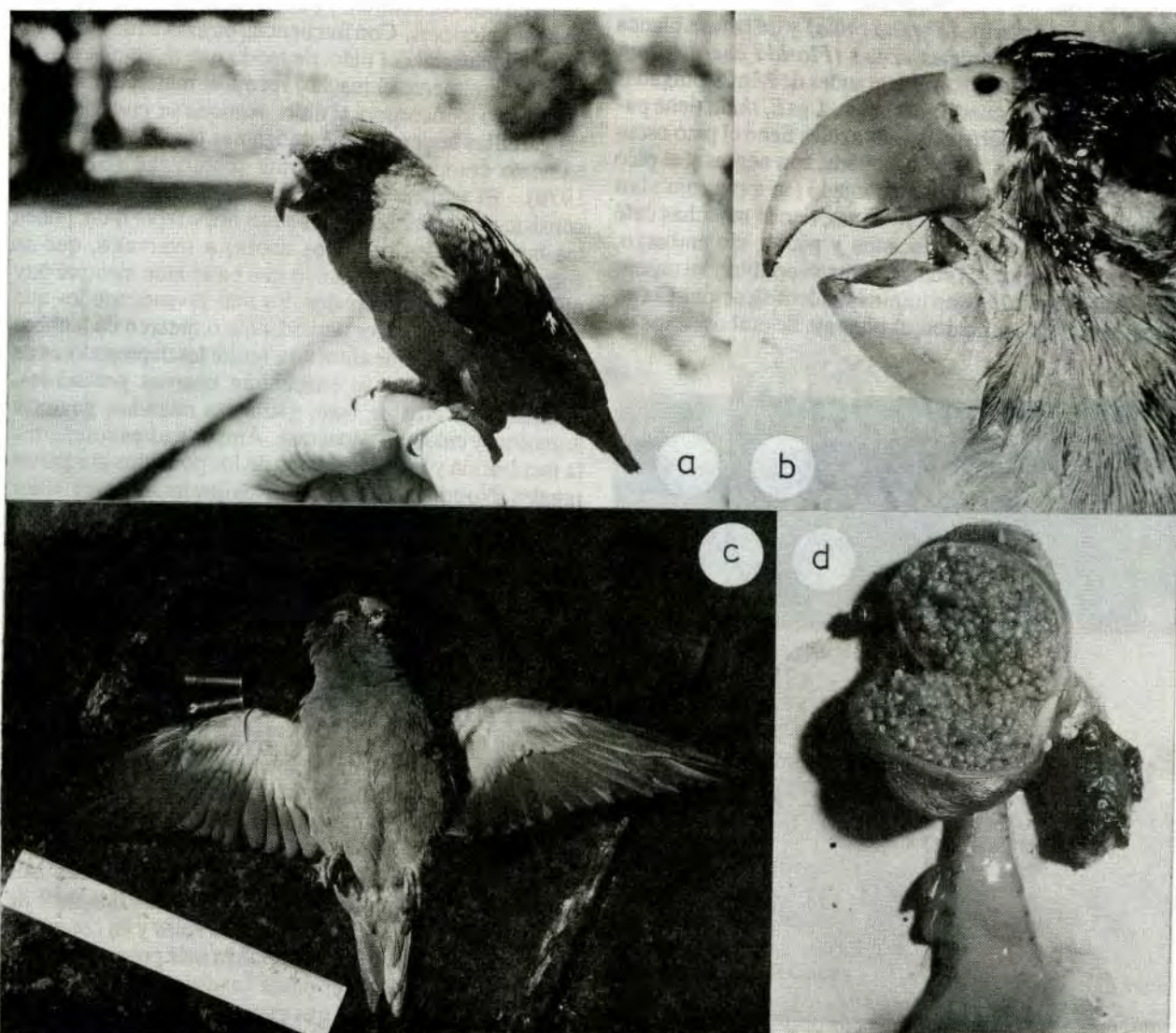


Fig. 10.13 *Brotogeris jugularis*: a) Adulto en cautiverio. Provincia de Guanacaste, Costa Rica. b) Pico de macho adulto. c) Macho adulto recién muerto con las alas extendidas hasta el grado aproximado usado durante el vuelo. d) Molleja de macho adulto abierta para mostrar los cientos de fragmentos de testas de semillas de *Ficus* (arriba); intestino abierto para mostrar la masa de semillas y pulpa de frutas. b-d, Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, (fotos D. H. Janzen).

***Bubulcus ibis* (Garcilla Boyera, Garza, Cattle Egret)**

D. E. Gladstone

La garcilla boyera (Ardeidae) (fig. 10.14) es la garza blanca común que se encuentra acompañando el ganado en los potreros en los trópicos. Su amplia distribución es sorprendente, pues llegó al Nuevo Mundo de Africa tan solo desde cerca de 1877. Se le vio por primera vez en Surinam y desde entonces se ha extendido a lo largo de grandes extensiones del este y del centro de Norteamérica, el norte de Suramérica y Centroamérica (Palmer 1962). En el Viejo Mundo se puede encontrar en áreas extensas de Africa en Europa del Mediterráneo y en el Cercano Oriente, India y Australia.

Las garcillas boyeras son las garzas blancas más pequeñas que se encuentran en el Nuevo Mundo, con una altura de solo 19 a 21 pulgadas. Se diferencian de las garzas de pata amarilla (*Egretta thula*) y de la fase blanca (juveniles) de las garcetas azules (*Florida caerulea*) en que estas dos especies son más grandes de 25 a 29 pulgadas de alto) y tienen el cuello más largo. Las *E. thula* tiene patas amarillas características y las azules tiene el pico oscuro. Las patas de las garcillas boyeras son negras y el pico puede variar de amarillo a anaranjado (se torna rojo vivo durante la época de cría); a menudo, tienen manchas café anaranjado en la corona, espalda y pecho, sin embargo, esta característica es extremadamente variable y su ausencia no indica que el ave no impida su identificación. Como la mayoría de los ardeidos, el plumaje de ambos sexos es



Fig. 10.14 *Bubulcus ibis*: Manada alzando vuelo de donde estaba alimentándose cerca de las patas del ganado. Finca Taboga, Guanacaste, Costa Rica. b, Percha nocturna de *B. ibis* cerca de Puntarenas, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

monomórfico, y se cree que los machos son ligeramente mayores que las hembras, pero no existe un método sencillo para distinguir entre los sexos en el campo.

Las garcillas boyeras tienden a anidar en colonias multiespecíficas con otras garzas, íbises, cormoranes, patas aguja y otras aves. Anidan en varios tipos de vegetación, desde sólo unos cuantos centímetros del suelo hasta las copas de los árboles, generalmente cerca del agua. En Costa Rica, hay colonias grandes en la cuenca del Tempisque (Isla Pájaros: de veinte a treinta mil parejas), Laguna Caño Negro, y probablemente en varias islas del Golfo de Nicoya. La anidación comienza con la época lluviosa y se puede extender hasta el comienzo de la siguiente estación seca. En el inicio de la época de cría, 106 machos defienden áreas de ramas que, a menudo, se convierten en los sitios donde anidan. Luego de que un macho atrae una hembra e inicia el lazo de la pareja, ambas garzas construyen el nido de ramas o juncos, dependiendo del material que encuentren, y pueden usar de nuevo los nidos de años anteriores. Con frecuencia, otras aves de la colonia roban el material del nido, de modo que es común que un ave (generalmente el macho) recoja el material, mientras que el otro lo incorpora al nido. Aunque se considera que las garcillas boyeras son monógamas (Lack 1968), se les ha visto comportarse en forma promiscua, (Gladstone 1979). El tamaño de la nidada varía con la localidad, consiste generalmente de dos a seis huevos por nido; ponen los huevos (y los polluelos nacen) a intervalos, que se aproximan a 2 días, de modo que en el nido siempre hay polluelos de varios tamaños, los más jóvenes son los que quizás sufren la mayor depredación o mueren de hambre en años de escasez de alimentos (entre los depredadores de huevos y polluelos se encuentran cuervos pescadores, clarineros de cola de bote, gallinetas moradas, gaviotas argenteadas y culebras ratoneras). Ambos padres comparten la incubación y la alimentación de los polluelos por partes iguales. No conozco de casos en los que un solo progenitor haya criado exitosamente una nidada. Los juveniles comienzan a volar a los 40-50 días de edad y se independizan a los 60 días aproximadamente.

A diferencia de las demás garzas del Nuevo Mundo, las garcillas boyeras son, principalmente, depredadoras terrestres. Aunque llevan a cabo una cantidad de comportamientos individuales de alimentación típica de las garzas en general (Kushlan 1976) se les distingue por el uso que hacen de otros animales en su mayoría ganado para conseguir los insectos para su alimentación. En la mayoría de los informes sobre contenidos estomacales, los grillos son el alimento principal (también arañas, ranas, pescado y aves pequeñas; Jenni 1969). Las garcillas siguen al ganado y se alimentan de los insectos que espantan con sus movimientos. Dinsmore (1973) llevó a cabo una serie de comparaciones de garzas forrajeando solas y en compañía de ganado. Encontró que capturaban más presas y significativamente daban menos pasos (su estimación de esfuerzo) cuando forrajeaban a tres metros del ganado. Además, se creía que eliminaban las garrapatas del ganado, aunque esta teoría se descartó al no encontrar garrapatas en sus estómagos. Cuando no encuentran ganado, una garcilla

espanta insectos para otra (por medio de saltos, a veces alimentándose saltando una encima de la otra; Gladstone 1977).

Dinsmore, J. J. 1973. Foraging success of cattle egrets, *Bubulcus ibis*. *Am. Midl. Nat.* 89:242-46.

Gladstone, D. E. 1977. Leap-frog feeding in the great egret. *Auk* 94:596-98.

———. 1979. Promiscuity in monogamous colonial birds. *Am. Nat.* 114:545-57.

Jenni, D. A. 1969 A study of the ecology of four species of herons during the breeding season at Lake Alice, Alachua County, Florida. *Ecol. Monogr.* 39:245-70.

Kushlan, J. A. 1976. Feeding behavior of North American herons. *Auk* 93:86-94.

Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. London: Methuen.

Lancaster, D. A. 1970. Breeding behavior of the cattle egret in Colombia. *Living Bird* 9:167-94.

Palmer, R. A., ed. 1962. *Handbook of North American birds*. Voi. 1. New Haven: Yale University Press.

Siegfried, W. R. 1978. Habitat and modern range expansion of the cattle egret. In *Wading birds*, ed. A. Sprunt, IV, J. C. Ogden, and S. Wickler, pp. 315-24. Washington, D.C.: National Audubon Society.

***Buteo magnirostris* (Gavilán Chapulinero, Roadside Hawk).**

F.G. Stiles y D.H. Janzen

El gavilán chapulinero (fig. 10.15) es un gavilán pequeño, fornido (14-16 pul. de largo, 250 a 300 g) con alas y cola redondeadas de mediana longitud. Es café grisáceo por encima, convirtiéndose a gris opaco en la cabeza y el pecho; la garganta es blancuzca y, el estómago y muslos, son blanco cremoso, vareteados de pardo pálido o herrumbre. La cola tiene bandas oscuras pardo-rojizas pálidas; hay un parche conspicuo rojizo en las primarias y secundarias. El ojo es amarillo pálido, la cara y pies son amarillo naranja brillante, y el pico es negruzco. Los juveniles son pardos arriba y blancuzcos listados con café debajo; sus ojos son parduscos, la cera y patas amarillo oscuro. Los juveniles son generalmente muy similares a los otros dos gavilanes *Buteo*; *B. nitidus* (gavilán gris) y *B. platypterus* (gavilán pollero) pero pueden diferenciarse por su menor tamaño y sus muslos vareteados finamente de color herrumbre.

El gavilán chapulinero es un ave sedentaria y se le ha dividido en numerosas subespecies en su amplio ámbito desde México hasta Argentina. En Costa Rica, la especie es abundante en Guanacaste, bastante común en la Vertiente sur del Pacífico, y poco común en la vertiente del Atlántico, se le encuentra principalmente en las tierras bajas y, quizá, también cerca de los 1.200 m localmente; es escaso en la Meseta Central (ca. 1.000 a 1.200 m). Es un



Fig. 10.15 *Buteo magnirostris*, adulto. Junio 1980. Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (K. Innes; foto D. H. Janzen)

ave de sabanas, potreros, áreas de crecimiento secundario y hace honor a su nombre vernáculo en inglés: es común verlo perchado, perezosamente, en ramas horizontales y tocones, o en postes de cerca a lo largo de carreteras o caminos.

La táctica usual de cacería del gavilán chapulinero es dejarse caer desde una percha baja (típicamente de 2-5 m) sobre su presa, la que está compuesta en su mayoría por insectos grandes (v.g., saltamontes tetígonidos o acrídidos, abejones grandes, y polillas) y pequeños vertebrados (principalmente lagartijas, algunas culebras, roedores, muy raramente aves). Nosotros lo hemos visto tomar como presa ctenosauros (*Ctenosaura similis*) de 1 a 18 meses de edad en Guanacaste, y Janzen vio a uno cazar y matar una serpiente *Conophis lineatus* de 1 m que cruzaba un potrero en Sirena, Parque Nacional Corcovado. También toman pequeños vertebrados aún convulsionándose golpeados por automóviles pero, no comen carroña. Su dieta es probable que varíe estacionalmente, incluyendo más vertebrados en la época seca (cuando se agudiza la visibilidad) y grandes insectos en la época lluviosa (cuando estos son más abundantes). A diferencia de otros gavilanes *Buteo*, los gavilanes chapulineros rara vez planean y cuando lo hacen dan una vuelta, nunca se remontan a elevaciones grandes como lo hacen la mayoría de sus congéneres. Después de períodos de lluvia posan al sol de la mañana con las alas y cola extendidas como lo hacen zopilotes y tijos.

Generalmente, el gavilán chapulinero es un ave "mansa" y perezosa a la que es común acercarse. Cuando se le molesta o excita, puede emitir un chillido agudo que instantáneamente lo identifica. En la época de anidación, presumiblemente durante el cortejo, pueden emitir un ladrido nasal como de excitación. Anida en la época seca

(de enero o febrero hasta abril o mayo), colocando su pequeña plataforma de ramas y basura a alturas medias en árboles en la sabana o en las orillas del bosque. La nidada usual es de dos huevos, blanco mate, moteados o parduscos. No se conocen sus períodos de incubación y anidación; en mayo se ha encontrado jovencuelos en el Parque Nacional Santa Rosa.

El gavilán chapulinero indudablemente ha aumentado su número en años recientes, debido a la deforestación. Es una de las pocas aves de rapiña, nativas, que prefieren llevar a cabo su trabajo en milpas, en un campo cubierto o potreros, en lugar del bosque. En años recientes, ha aumentado su abundancia en la región de Sarapiquí debido al incremento de la deforestación al Sur de La Selva.

En la vertiente del Pacífico, en especial en Guanacaste, el gavilán chapulinero coexiste con el gavilán gris (*B. nitidus*), que es ligeramente más grande. Esta especie es gris apizarrado arriba y finalmente gris vareteado y blanco abajo, con ojos café oscuro. Es más numeroso en áreas quebradas de bosque y bosque de galería y parece mucho más activo y alerta que el gavilán chapulinero; también como relativamente más vertebrados, incluyendo aves y roedores, aunque su principal recurso quizá sean lagartijas. También se remonta en el aire aunque a poca altura.

Wetmore, A. 1965. The birds of the Republic of Panamá, part 1. *Smithsonian Misc. Coll.*, vol. 150.

Butorides virescens (Chocuaco, Garzeta Verde, Green Heron).

F. G. Stiles

La garceta verde es el ave acuática más ampliamente distribuida en Costa Rica, en donde se le encuentra como residente, como migrante así como residente de invierno. Aunque no se encuentran en concentraciones densas como otras garzas, hay garcillas verdes en cualquier lugar en donde haya vegetación densa en asocio con agua poco profunda, estancadas o de corriente lenta. Generalmente se ve a estas aves solas; al sorprenderse se lanza desde la orilla del agua con un característico y áspero "shwok" o "skow" y vuela a vegetación densa, desde donde atisba al observador, alzando y bajando su frondosa cresta y moviendo su corta cola, aparentando estar furioso por la molestia que se le ha causado.

B. virescens es una garceta pequeña (ca. 200 g), más bien de cuello corto con una cresta negro verdusca lustrosa, costados de la cabeza y cuello marrón castaño, garganta blanca y cuello ventral listado, panza gris, lomo y alas verdusco bronceado oscuro, las cobertoras alares como con escamas ante. El ojo es amarillo pálido, el pico es café amarillento, y los pies y patas son amarillo o naranja brillante (conspicuas durante el vuelo). Las plumas del

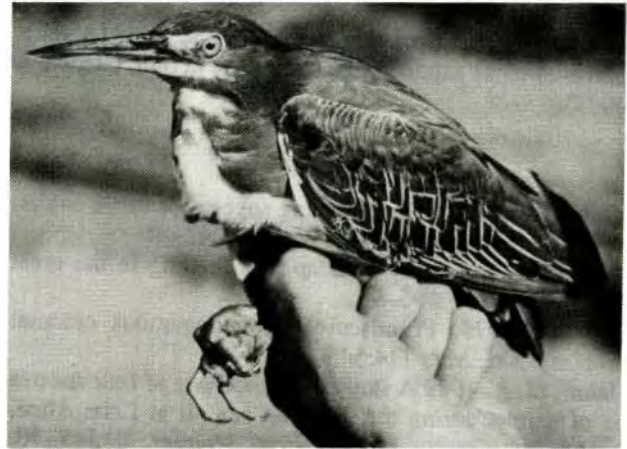


Fig. 10.16 *Butorides virescens*: Costa Rica (fotos F. G. Stiles).

lomo de los adultos cuando están anidando son alargadas de punta "escarchada" grisácea, producto de una muda parcial al iniciarse el apareamiento. Los juveniles son listados con café y blanco sobre el cuello y las partes inferiores. No hay dicromatismo sexual, pero los machos en promedio son ligeramente más grandes. En el sureste de Costa Rica y la región adyacente de Panamá, hay una fase melanística, en la que la mayor parte o todo el plumaje es de un color café chocolate profundo. En la raza residente, *B. v. maculatus*, el promedio de tamaño es ligeramente menor y el color es algo más brillante que el del migratorio *B. v. virescens*. La garceta verde se encuentra desde el extremo Sur de Canadá hasta Panamá central; las poblaciones norteñas son migratorias, las del sur son residentes. En Panamá, el centro se traslapa con *B. striatus*, que es similar pero, con el cuello gris, habita hasta el sur de Paraguay. En *B. striatus*, la existencia de aves con el cuello anteado se ha interpretado como una hibridización de *B. striatus* y *B. virescens*, aunque éstos también se ven en poblaciones suramericanas que nunca tienen contacto con *B. virescens*. En Costa Rica, hay un único reporte aislado de *B. striatus*.

En Costa Rica, las garcetas o garcillas verdes, anidan desde el nivel del mar hasta elevaciones medias (v.g., localmente en la Meseta Central) pero son más abundantes en las tierras bajas, en particular en la costa del Pacífico. Los migrantes del norte y los residentes del invierno parecen más abundantes en la costa caribeña del norte (a juzgar por cambios estacionales en la abundancia entre Tortuguero y Limón). Los migrantes arriban a lo largo de la costa atlántica en setiembre, aparentemente durante la noche, solos, lo que contrasta con la mayoría de las garzas mayores; al atardecer en setiembre y principios de octubre uno puede ver a estas garzas levantando el vuelo desde las áreas pantanosas densas de crecimiento secundario cerca de Cahuita, circulando y enfilando hacia el sur. Hay poca información sobre la migración hacia el norte en la primavera.

Las garcillas verdes forrajean solas, generalmente esperando largos ratos en la orilla del agua, cuello hacia arriba y extendido, y el pico apuntando en forma oblicua,

hacia abajo, en acecho por peces pequeños, ranas, o insectos acuáticos. Cuando estas presas se ponen al alcance, las atrapan con un ágil estocada del pico. Algunas veces el ave camina lentamente en agua poco profunda, de manera especial en vegetación pantanosa densa; pero, siempre cazan en emboscadas y no persiguen activamente las presas. Son notablemente ágiles en sus movimientos a través de la espesa, y enredada vegetación.

Las garcetas verdes anidan tanto en parejas solitarias como en colonias dispersas donde las poblaciones son densas (como en algunos manglares o en pantanos grandes). La estación de anidación principal aparenta ser de abril o mayo hasta agosto o setiembre, aunque se conoce de anidaciones anteriores y posteriores a estas fechas. El nido es una plataforma de ramas flojamente entrelazadas, de apariencia desordenada 1 a 5 m de altura en un árbol u otra vegetación que cuelga sobre el agua (o algunas veces más baja en cañaverales densos, etc.). En Costa Rica, la nidada usual es de dos huevos, ocasionalmente tres, pero, aunque se ha encontrado más de seis huevos en un nido en Palo Verde, tal vez debido a posturas de más de una hembra (F. Chaves, com. pers.). Los huevos son verdes azul pálido de cáscara ligeramente áspera. Cuando un observador se acerca a un nido que contiene huevos o pichones, los adultos se elevan emitiendo vocalizaciones estridentes, quizá, en despliegue de distracción. Poco se conoce de la incubación y períodos de anidación de las garcillas verdes residentes; para *B. virescens*, la incubación requiere 19 a 21 días, y los jóvenes de jan el nido cerca de 2 a 3 semanas de edad, están vuelan cerca de las 3 a 5 semanas, y adquieren independencia dentro de otras 2 semanas aproximadamente. Los jóvenes mayores que aún no vuelan deambulan con una agilidad sorprendente en el árbol en donde está el nido cuando se les sorprende o asusta. El tamaño de la nidada de poblaciones norteñas es mayor (generalmente cuatro o cinco huevos) que en *B. virescens* tropicales residentes, pero en general la biología de esta especie varía muy poco a lo largo de su extenso ámbito. Ecológicamente distinta de sus parientes mayores y más sociales, el rasgo más sobresaliente de la garcilla verde es su habilidad para adaptarse a casi todos los tipos de hábitats acuáticos, mientras que sus tácticas de forrajeo son eficaces para capturar cualquier criatura acuática pequeña y lenta.

Palmer, R. S., ed. 1962. *Handbook of North American birds*. Vol. 1. New Haven: Yale University Press.

Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1-430.

Wetmore, A. 1965. The birds of the Republic of Panamá, part 1. *Smithsonian Misc. Coll.*, vol. 150.

***Cairina moschata* (Pato Real, Pato de alas blancas, moscovita, Muscovy Duck)**

E. G. Bolen

Este pato neotropical, grande (fig. 10-17), pertenece a la tribu Cairinini (patos perchadores) de la

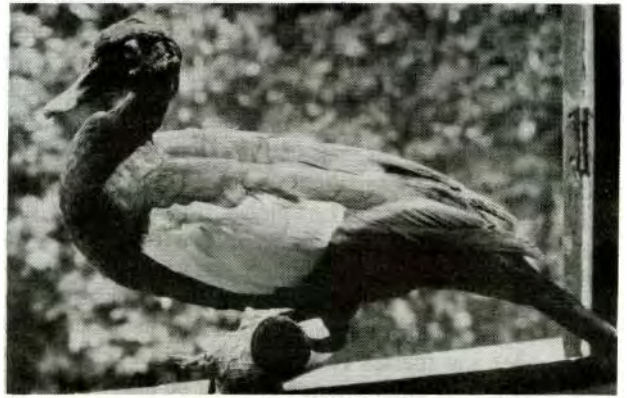


Fig. 10.17 *Cairina moschata*, macho adulto, disecado (foto E. Bolen).

subfamilia Anatinae (patos verdaderos) en la familia Anatidae y está, por lo tanto, emparentado con el pato de bosque (*Aix sponsa*), una especie quizá más conocida por los norteamericanos. Ambas especies tienen una cantidad considerable de plumaje metálico, aunque la coloración total del pato real es oscura y más uniforme que el plumaje vistoso del pato de bosque. La variedad silvestre es el progenitor inmediato del pato de granja, que exhibe una coloración muy variable, incluyendo una forma blanca o una mezcla de blanco, verde, y negro o gris.

Los patos reales se encuentran exclusivamente en el Nuevo Mundo; las otras dos especies de *Cairina* son exclusivas del Viejo Mundo (pato de Hartlaub, *C. hartlaubi*, de Africa y el pato de bosque aliblanco, *C. scutulata*, de Malasia y de las Indias Orientales). Su ámbito se extiende desde México hacia el sur, hasta Perú en el oeste y hasta Uruguay y a veces norte de Argentina en el este. En México y Costa Rica, la especie es conocida, popularmente, como "pato real". No hay razas reconocidas dentro de su distribución.

Phillips (1922, p. 58) resumió los registros para Costa Rica, donde la especie era "extremadamente común" en ese entonces, en particular en el Golfo de Nicoya y La Palma, Miravalles, y Guanacaste; los patos reales parecen más abundantes en el lado Pacífico de Guanacaste y toda América Central.

Los patos reales exhiben un dimorfismo sexual considerable en cuanto a tamaño; los machos (1,900-4,000 g) son mucho más grandes que las hembras (1,100-1,470 g) y tienen parches de piel desnuda en la cara con carúnculos posteriores al pico. Por lo demás, no hay diferencias sexuales pronunciadas en su plumaje.

En el campo, es fácil identificar al pato real por su gran tamaño, fofa apariencia, y coloración oscura. Los parches blancos, en las cobertoras alares superiores y debajo del ala, ofrecen un contraste con el verde oscuro del plumaje del cuerpo (que puede aparentar ser negro). La cantidad de blanco en las cobertoras alares superiores puede estar relacionada con la edad; en las aves viejas es supuestamente mayor, aunque esto no está comprobado en aves adultas de edad conocida. Se puede diferenciar a los patos reales de los piches (*Dendrocygna autumnalis*), otra

especie tropical común en Centroamérica, de varias maneras: ambos tienen manchas alares blancas, pero en los primeros estas manchas no se extienden tanto hacia la punta del ala; los patos reales son oscuros, mientras que los piches son café claro con plumaje abdominal negro; las patas y pies de los patos reales no se extienden más allá de la cola durante el vuelo, mientras que en el piche, ésta es una característica propia. Los piches frecuentemente llaman con su peculiar vocalización chillona (los patos reales son generalmente silenciosos); las patas y pies de los patos reales son oscuras, mientras que en los piches son rosacoral (aparentando coloración clara a la distancia) y los patos reales son fuertes voladores veloces, a pesar de su gran tamaño (los piches tienen un batir de alas más laborioso y movimiento menos directo).

Desafortunadamente, ha habido pocos estudios de campo detallados sobre la biología de los patos reales y el resumen que sigue está basado en referencias generales (v.g., Delacour 1959) que pueden ser algo imprecisas e incompletas. Sin embargo, Rangel Woodyard (1982) recientemente investigó algunos aspectos de su ecología en México.

Su hábitat es esencialmente el bosque de tierras bajas en donde abundan arroyos y lagunas, lo que limita las poblaciones centroamericanas a áreas costeras (en México no hay patos en partes de Yucatán, donde hay escasez de agua superficial).

Johnsgard (1975, p. 166) notó que los patos reales exhiben poca tendencia migratoria, excepto como respuesta a las épocas secas, cuando las aves se movilizan entre pantanos costeros y lagunas.

Los patos reales anidan en huecos (como los piches), generalmente en árboles a 15 a 20 m del suelo. Las nidadas consisten en cerca de ocho huevos, aunque pueden ser mayores, resultado de una anidación compuesta (anidación en bulto); la incubación es relativamente larga (35 días) según observaciones en aves domésticas.

Los patos reales y los piches son simpátricos en la mayor parte del Neotrópico y fueron observados perchando juntos en la Guayana Holandesa (hoy Surinam) por Havershmidt (1947). Se supone, a priori, que los nichos para estas dos especies están bien definidos, donde han coexistido por largo tiempo y que la competencia interespecífica por cavidades para anidar es inexistente en su mayor parte. En México, las cajas de anidación de patos reales sólo fueron ocupadas en un 11% el primer año, con otro 11% utilizado en conjunto por los patos y los piches (puestas mixtas); el 56% de las cajas fue usado exclusivamente por los piches. Todos los huevos de los patos reales eclosionaron, mientras que sólo la mitad de las nidadas mixtas fueron exitosas; el 90% de las nidadas de los piches eclosionaron (Rangel Woodyard, 1982). Desafortunadamente, en la actualidad no existe un método para construir cajas para anidación específicas, para cada especie y continuarán las nidadas mixtas en donde son simpátricas estas especies (las cajas construidas con entradas pequeñas permiten el acceso sólo a los piches, pero, las de entradas, lo bastante grandes, pueden ser usadas por ambas especies). Además, no se conoce si hay preferencia

por algún hábitat específico para anidar, de tal forma que la localización de las cajas-nido no favorece ninguna de las dos especies. No obstante, dada la rápida destrucción de los bosques ribeños en la mayor parte de América Latina, un programa de cajas de anidación para patos reales y para piches, facilitaría el manejo de estas especies.

Los lazos, entre las parejas en los patos perchadores, son cortos, y Johnsgard (1965-1975) informó que el apareamiento promiscuo es quizá la única manera de formarse las "parejas". Fischer *et al.* (1982) encontraron que los despliegues agresivos entre machos involucran vigorosas sacudidas de cabeza, crestas erectas, sacudidas laterales de la cola, y elevación parcial de las alas; cerca del 90% de los despliegues terminan en esta etapa. Un segundo patrón continúa en un 10% de los encuentros cuando los machos se enfrentan uno a otro e inician vuelos verticales de 1 a 3 m de altura; estos vuelos se repiten de dos a seis veces antes de que uno de los machos se rinda y huya. Los vuelos diarios ocurren en la mañana y al atardecer, al mediodía lo pasan holgazaneando a la orilla del agua. En la noche los patos reales descansan gregariamente en árboles, tal vez en grupos unisexuales.

Hay pocos estudios publicados sobre los hábitos de alimentación de los patos reales, pero se cree que su dieta es muy variada. Además de incluir los cultivos agrícolas, particularmente el maíz, también se alimentan de peces pequeños, insectos (incluyendo termitas), las semillas de varias plantas acuáticas e incluso reptiles pequeños. En México, Rangel Woodyard (1982) comparó las dietas de los patos reales de dos áreas ecológicamente diferentes. En Tamaulipas, donde las siembras de granos son comunes, el maíz constituye la dieta completa de mayo a agosto, mientras que en las tierras pantanosas de Veracruz, las semillas de lirios de agua (*Nymphaea* spp.) y del mangle (*Avicennia nitida*) constituyen un 66% de su dieta, con el resto compuesto por materia animal (representado por diversos órdenes de invertebrados, principalmente Diptera y Coleoptera). Las cargas parasíticas de las dos áreas reflejan esa diferencia en hábitos alimenticios; aquellas aves cuya dieta se basaba en invertebrados estuvieron infectadas con más helmintos que aquellas que se alimentaban con maíz de los rastrojos.

Asimismo, la época de anidación de los patos reales es muy variada. De México, Centro y Sur América se ha informado de patos con gónadas agrandadas o anidando en diciembre, febrero, mayo, julio y octubre, lo que sugiere que las condiciones locales estimulan la anidación o que en esta especie no hay estación fija para anidar. Lo último puede ser el caso; mientras que los datos anteriores incluyen los meses de primavera e invierno, las hembras examinadas en El Salvador durante enero, febrero, y abril no estaban anidando.

Pero, se sabe acerca de las pérdidas en los patos reales, supuestamente sus huevos son depredados por mamíferos arbóreos y por culebras. Johnsgard (1975, p. 166) especula que en los machos adultos la mortalidad natural es relativamente bajo debido a su gran tamaño y

fortaleza. Phillips (1926, p. 305), citando a otros observadores de la Guiana Británica (hoy Guyana), informó que los patitos y aún los adultos son atrapados por peces, tigres y por lagartos; los gatos también son depredadores importantes.

El "status" de los patos reales silvestres es incierto. La mayor parte de las publicaciones mencionan que el exceso de la cacería y la destrucción del hábitat han diezmado las poblaciones. Phillips (1922, p. 60) describió la facilidad con que los cazadores matan a los machos: atan a una hembra a una estaca como señuelo para atraer a todos los machos del área. Los machos, numerosos y agresivos, vuelan sobre el señuelo vivo y así presentan un blanco fácil; con está añagaza los cazadores pueden matar hasta cincuenta machos en un solo día. Leopold (1959, pp. 167-68) notó que su carnes un excelente platillo; esto y su gran tamaño hacen de los patos reales una especie atractiva para los cazadores nativos y visitantes. Sus hábitos, también, pueden ayudar a su sobrexplotación; Wetmore (1926, p. 70) señaló que estas aves, cuando se les molesta, vuelan sólo unas cuantas yardas y se posan en masa en ramas grandes de los árboles cercanos. Su rutina diaria es bastante constante y un cazador experimentado puede fácilmente matarlos desde refugios ubicados en forma apropiada, (Saunders, Holloway, y Handley 1950, p. 27); además vuelan relativamente cerca del suelo, aunque Saunders y sus compañeros advierten que se muestran cautelosos al más pequeño sonido o movimiento. Finalmente, los nativos toman los huevos, ya sea para alimento o más comúnmente para iniciar la cría doméstica. La última práctica, por supuesto, no sólo reduce la población silvestre (no hay estudios de reanidación) sino que también contribuye a la endogamia y a la producción de un acervo genético muy alterado. En Brasil, por ejemplo, la mayoría de los patos de granja descienden de los patos reales (Mitchell 1957, p. 57).

Delacour, J. 1959. *Waterfowl of the world*. Vol. 3. London: Country Life.

Fischer, D. H.; Sanchez, J.; McCoy, M.; and Bolen, E. G. 1982. Aggressive displays of male muscovy ducks. *Brenesia*, in press.

Haverschmidt, F. 1947. Field notes on the black-bellied tree duck in Dutch Guiana. *Wilson Bull.* 59:209.

Johnsgard, P. A. 1965. *Handbook of waterfowl behavior*. Ithaca: Cornell University Press.

———. 1975. *Waterfowl of North America*. Bloomington: Indiana University Press.

Leopold, A. S. 1959. *Wildlife of Mexico: The game birds and mammals*. Berkeley: University of California Press.

Mitchell, M. M. 1957. *Observations on birds of south-eastern Brazil*. Toronto: University of Toronto Press.

Phillips, J. C. 1922. *A natural history of the ducks*. Vol. 1. Boston: Houghton Mifflin.

———. 1926. *A natural history of the ducks*. Vol. 4. Boston: Houghton Mifflin.

Rangel Woodyard, E. 1982. Some aspects in the ecology of muscovy ducks in Mexico. M.S. thesis, Texas Tech University.

Saunders, G. B.; Holloway, A. D.; and Handley, C. O. 1950. *A fish and wildlife survey of Guatemala*. Special Scientific Report 5. Washington, D.C.: U.S. Fish and Wildlife Service.

Wetmore, A. 1926. Observations on the birds of Argentina, Paraguay, Uruguay, and Chile. *U.S. Nat. Mus. Bull.* no. 133.

Calidris alba (Playerito Arenero, correlimo, Sanderling)

J.G. Strauch, Jr.

Este correlimo, de color pálido, se encuentra comúnmente en bandadas pequeñas en las playas marinas a lo largo de América Central, siguiendo las olas como un juguete de cuerda; es una especie anidante holártica que en el Nuevo Mundo inverna hasta Tierra del Fuego. En el verano, se le encuentra tierra adentro anidando, a menudo, en la tundra rocosa seca. Durante la época de migración se le encuentra en toda Norte América, y hacia el sur, principalmente en las playas marinas al igual que en invierno.

Aunque es uno de los correlimos más comunes en Costa Rica en invierno, durante la migración, se ven muy pocos, (Slud 1964) y en verano, algunas aves, aunque no estén anidando.

Su color pálido y su llamativa línea alar blanca, además de su tamaño ligeramente más grande, lo diferencia de las demás especies de correlimos calidridinos, que, a menudo, se denominan colectivamente "fisgonas". Durante la migración algunos individuos pueden mostrar trazas del plumaje rufo brillante de anidación en la cabeza y el pecho. Éste es el único correlimo al que le falta un dedo trasero. La ausencia de halux en esta especie parece estar relacionada con el uso de sustratos duros.

En bancos limosos se le puede encontrar constantemente comiendo a la par de otras especies de aves costeras, pero por lo general es el único correlimo pequeño que se alimenta en playas de arena dura. En los bancos de lodo ingiere una gran variedad de invertebrados. En playas arenosas, generalmente, se alimenta a lo largo de la línea de la marea, donde caza crustáceos e insectos pequeños, picoteando la superficie del sustrato o, más común, hurgando bajo la superficie como hacen otros correlimos calidridinos. En los correlimos invernantes de California, se encontró que aumentaban su eficiencia cambiando los sitios de forrajeo de playas oceánicas a bancos de arena en los puertos, de acuerdo con la marea (Connors *et al.* 1981). No existe información cuantitativa con respecto a su dieta en América Central. Cuando se están alimentando, estas aves son muy dóciles, se les puede acercar y observar con facilidad.

Aunque los correlimos calidridinos son similares en apariencia, hay entre ellos una diversidad considerable en

cuanto al comportamiento. Se han identificado cuatro tipos de sistemas de apareamiento: monogamia, poligamia en serie, dliginia y la promiscuidad (Pitelka, Holmes, y MacLean 1974). Parmelee (1970) y Parmelee y Payne (1973) dicen que en el Artico canadiense, los correlimos tienen un sistema poligámico de anidación en serie, en el cual la hembra pone una nidada que luego abandona para que la cuide el macho y, según las condiciones locales, puede poner otra nidada que incuba ella o un segundo macho. Por otro lado, Pienkowski y Green (1976) encontraron que en Groenlandia la especie es monógama, y ambos miembros de la pareja incuban y cuidan de los polluelos. Aún no está claro si estas diferencias representan verdaderas diferencias poblacionales o si se deben a observaciones inadecuadas en las diversas regiones.

En Costa Rica, se han registrado otras once especies de correlimos calídrinos, cinco de ellas nativas que se pueden encontrar en cantidades moderadas a grandes: correlimos semipalmado (*C. pusillus*); correlimos occidental (*C. mauri*); correlimos menor (*C. minutilla*); correlimos de Baird (*C. bairdii*); y correlimos pectoral (*C. melanotos*) Slud (1964). Hay pocos registros de otras especies, aunque algunas de ellas se pueden encontrar con bastante regularidad (Stiles y Smith 1977).

Connors, P. G.; Myers, J. P.; Connors, C. S. W.; and Pitelka, F. A. 1981. Interhabitat movements by sanderlings in relation to foraging profitability and the tidal cycle. *Auk* 98:49-64.

Parmelee, D. F. 1970. Breeding behavior of the sanderling in the Canadian high arctic. *Living Bird* 9:97-146.

Parmelee, D. F., and Payne, R. B. 1973. On multiple broods and the breeding strategy of arctic sanderlings. *Ibis* 115:218-26.

Pienkowski, M. W., and Green, G. H. 1976. Breeding biology of sanderlings in north-west Greenland. *Brit. Birds* 69:165-77.

Pitelka, F. A.; Holmes, R. T.; and MacLean, S. F., Jr. 1974. Ecology and evolution of social organization in Arctic sandpipers. *Am. Zool.* 14:185-204.

Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and Ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1-430.

Stiles, F. G., and Smith, S. M. 1977. New information on Costa Rican waterbirds. *Condor* 79:91-97.

Calidris mauri (Correlimos occidental, Western Sandpiper)

S. M. Smith

El correlimos occidental (fig. 10.18) es un ave migratoria abundante en Costa Rica, con registros principalmente de las dos costas, aunque es más común en el Pacífico, en donde se encuentran bandadas de varios cientos desde agosto hasta fines de abril.



Fig. 10.18 *Calidris mauri*, Hembra adulta. 18 de abril de 1975, Costa Rica (foto, F. G. Stiles).

Es un ave de playas arenosas y limosas, en donde las bandadas hurgan en busca de invertebrados pequeños. Durante la marea alta, se le puede encontrar a menudo descansando y alimentándose en lagunetas saladas o "salinas".

El correlimos occidental es un pequeño "figón" de patas negras. Su pico es más largo (20,2-28,8 mm) que el de los demás figones y el extremo generalmente tiene una curva hacia abajo. Se le puede diferenciar de todos los demás correlimos, excepto del semipalmado (*C. pusilla*) porque tiene los dedos parcialmente palmeados; el pico del correlimos semipalmado es más corto y recto (15,1-23,9 mm). Las alas plegadas no se extienden más allá de la cola. Al igual que en los demás figones, la rabadilla es oscura con algo de blanco a cada lado, además tiene una línea alar no muy marcada. El plumaje de invierno es gris mediano por arriba, blanco abajo, con un rayado en el pecho. Durante la época de cría el plumaje de la corona, de las orejas y los escapules es rufo brillante y el pecho es fuertemente rayado de café.

Aunque, técnicamente, son emigrantes (la especie no anida en Costa Rica), se pueden encontrar pequeñas bandadas de correlimos occidentales durante el verano en hábitats especiales, como las salinas a lo largo de la costa del Pacífico. Poco se sabe sobre la edad y el sexo de estas aves veraneantes; lo que amerita estudios más detallados.

Repetidas veces se han capturado individuos marcados e invernantes, lo que indica un alto grado de preferencia por un sitio particular. Además, hay algunos indicios de que se encuentran juntos varios individuos que fueron marcados al mismo tiempo; quizá las parejas permanecen unidas durante las épocas que no están anidando.

Prater, A. J.; Marchant, J. H.; and Vuorinen, J. 1977. *Guide to the identification and ageing of holarctic waders*. Tring, Herts, England: Maund and Irvine.

Smith, S. M., and Stiles, F. G. 1979. Banding studies of migrant shorebirds in northwestern Costa Rica. *Stud. Avian Biol.* 2:41-47.

Campephilus guatemalensis (Carpintero,
Carpintero pico de plata,
Flintbilled or Palebilled Woodpecker)

L.L. Short

Este es el más grande de los carpinteros costarricenses, el cual pesa 200 a 300 g, con las de 170 a 210 mm y es a la vez el más especializado en cuanto a la búsqueda de insectos en la corteza de los árboles. Algunos de los otros carpinteros ejecutan un golpeteo superficial en busca de su alimento, y otras especies de *Melanerpes* consumen bastantes frutas. *Campephilus guatemalensis* se encuentra en el bosque de bajura hasta una elevación de 1.800 m (localmente) pero prefiere las orillas o claros del bosque húmedo y del bosque ribertino. También se le puede encontrar en bosquetes en sabanas y en las partes húmedas de los bosques secos tropicales. Los carpinteros pico de plata son de color negro con blanco con el pico pálido o amarillento. En los machos, la cabeza y la cresta son totalmente rojas y la hembra tiene una cresta roja y negra. En los costados del cuello y en la parte superior de la espalda hay rayas blancas. La parte superior del pecho es negra y la parte inferior, hasta el abdomen, es negra con pintas café. Los juveniles son más pardos, y menos marcados, y el pico es más oscuro. En los adultos, los ojos son de pardusco a amarillo y en los juveniles son grises o pardos. Al igual que todos los verdaderos carpinteros, el pico de plata se percha básica o totalmente paralelo al tronco del árbol o rama, moviéndose—por lo general hacia arriba— cerca de la superficie de la corteza.

El pico largo de este carpintero es recto, de punta fuerte cincelada, ancho a la altura de los orificios nasales y algo aplanado. La cola es en particular dura y fuerte, en especial las cuatro plumas centrales, las que aprieta muy fuerte contra la corteza, durante sus movimientos y el forrajeo. Junto con sus patas fuertes, dedos y garras, la cola mantiene en su lugar a este pájaro y contrarresta las fuerzas del picoteo y de la percha. Los carpinteros se alimentan a todas las alturas en los árboles pero, prefieren troncos y ramas grandes, donde hurgan con profundidad en la corteza o dirigen sus golpes en forma lateral para desalojarla en escamas en los árboles muertos. Algunas veces trabajan en tocones bajos y árboles caídos. Su alimento consiste principalmente de larvas de abejones de las familias *Cerambycidae* y *Scarabeidae* que también emplean para alimentar a sus pichones; en ocasiones se alimentan de frutas y bayas. No hay estudios detallados sobre su dieta, lo que amerita más estudios.

Los estrepitosos pero esporádicos estallidos de sus actividades, que llaman la atención hacia el carpintero, deben diferenciarse de su tableteo, que es una señal de comunicación (Short 1982). En la mayoría de los carpinteros este tableteo, típico de cada especie, está compuesto por una serie de golpes con un ritmo propio. El pico de plata y otros parientes del género *Campephilus* (*Campephilus* reemplaza el nombre genérico antiguo de *Phloeocoastes*), tamborilea con una cadencia especial de uno-dos, un doble “bomp-bomp” o golpe de tambor, que repite a intervalos.

Ninguna otra especie costarricense tamborilea de esta forma, y hay un tamborileo suave y largo asociado con el lugar de anidación (Scutch 1960). Las señales locales incluyen un canto ametrallado y un rápido *heh-heh-heh* (Slud 1964, p. 195), así como notas bajas de cada uno de los miembros de una pareja cuando están juntos y un balido sonoro de los polluelos llamando la atención. El carpintero de mejilla rayada (*Dryocopus lineatus*), de color algo similar, aunque más pequeño, siempre muestra una raya malar o bigote, totalmente negro (en la hembra) o rojo (en el macho); sus mejillas son negras (versus rojo), y tiene una raya blanca entre la mejilla y el “bigote” que se conecta con las rayas blancas del cuello y de la espalda (en el pico de plata) las mejillas en ambos sexos son rojas, y las rayas blancas del cuello comienzan desde la nuca. Se alimenta principalmente de hormigas, hurgando en troncos o tocones, o despegando la corteza de los árboles. El *D. Lineatus* emplea una serie larga de golpes como señal de tamborileo y un largo llamado *wik-wik-wik* en su vocalización principal (Short 1982). Su hábitat es similar al de los demás carpinteros pero se alimentan de preferencia en árboles aislados, en potreros o en sabanas. Puede haber interacciones con el carpintero pico de plata y deben ser estudiados más a fondo por los interesados.

El carpintero pico de plata hace una cavidad para anidar en un árbol grande y anida entre agosto y diciembre (se sabe de especímenes juveniles hasta febrero). Ambos sexos excavan e incuban los dos huevos; el macho solo en la noche, como es típico de los carpinteros. Incuban durante períodos largos. El cambio de los turnos se caracteriza por despliegues de erección de la cresta y por una nota lastimera (Skutch 1969). No se conoce con exactitud el período de incubación ni cuanto tiempo permanecen los jóvenes en el nido. Ambos adultos traen en el pico larvas de insectos a los jóvenes (no las regurgitan). Después de que empluman es probable que los jóvenes permanezcan con los adultos por varios meses. La muda sigue la período de anidación. Se cree que cada ave requiere de su propia cavidad para pernoctar, y estos huecos son excavados por los jóvenes independientes y, cuando sea necesario, por los adultos.

Las aves emparejadas tienden a permanecer juntas durante todo el año y ocupan un gran territorio, cuyas dimensiones se desconocen.

Estas aves y los demás carpinteros ayudan a regular las poblaciones de insectos que de lo contrario podrían multiplicarse y causar serios daños en los bosques. Las diferentes especies simpátricas de carpinteros tienden a tener modos de forrajeo diferentes y muestran una gran variedad de tamaños (Short 1978). En cada tamaño puede haber dos o más especies que forrajean de diferente manera uno excavando y el otro tal vez hurgando con profundidad y picando más con frecuencia. Algunas veces hay exclusión de hábitat, generalmente entre especies emparentadas de tamaño similar, que forrajean de manera parecida. Hay dieciséis carpinteros costarricenses (un migrante desde Norteamérica), y exhiben diferencias de tamaño, varias preferencias de hábitat, y una diversidad de

técnicas de forrajeo, muy parecidas a las encontradas entre trece carpinteros simpátricos en bosques Malayos de tierras bajas (Short 1978). Aún queda por aclarar algunas de estas diferencias entre los carpinteros costarricenses, aunque se conocen algunos aspectos sobre las limitaciones altitudinales y del hábitat.

Short, L. L. 1978. Sympatry of woodpeckers of lowland Malayan forest. *Biotropica* 10:122–33.

———. 1982. Woodpeckers of the world. *Delaware Mus. Nat. Hist.*, in press.

Skutch, A. 1969. *Life histories of Central American birds*. Pacific Coast Avifauna, no. 35. Berkeley: Cooper Ornithological Society.

Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and Ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1–430.

Campylorhynchus rufinucha (Soterré Matraquero*, Soterrey, Rufous-naped Wren)

R. H. Wiley

Este gran soterré arbóreo (fig. 10-19a) habita las tierras bajas de la costa Pacífica de Centroamérica, desde la Provincia de Guanacaste y el norte de la Provincia de Puntarenas, en Costa Rica, hasta México. Sus resonantes vocalizaciones generalmente producidas por dos o más individuos en forma simultánea y los voluminosos nidos que usan como dormitorios hacen que sea una de las aves más conspicuas en esta área. Las especies ejemplifican dos facetas de muchas aves insectívoras tropicales: una territorialidad durante todo el año y duetos coordinados por parejas. El género incluye cerca de doce especies, una u otra de las cuales ocupa, virtualmente, todos los hábitats terrestres desde el suroeste de los Estados Unidos (el troglodítido de cactus, *C. brunneicapillus*) hasta el sur de Brasil y Bolivia. Estas especies incluyen un espectro completo de variación en cuanto a su sociabilidad. En algunas especies, las parejas ocupan territorios durante la época de anidación; en otras especies por grandes (hasta de quince aves) ocupan territorios de anidación. En este último caso, una pareja produce los huevos, aunque todos los miembros del grupo alimentan y protegen los pichones. *C. rufinucha* es un ejemplo del patrón de parejas aisladas, mientras que una especie menos abundante, el soterrey lomilistado, *C. zonatus*, que se encuentra en La Selva, es el ejemplo del patrón de “ayudantes del nido”.

Los soterré matraqueros se identifican con facilidad por tener el vientre de color crema, una línea ocular muy marcada y barras café brillantes y negras en el lomo. Los sexos son idénticos en cuanto al plumaje.

* N. del E. Se registra sólo el vocablo soterré. Soterrey y su plural soterreyes, son deformaciones. Estrictamente, se aplica al género *Troglodytes*.

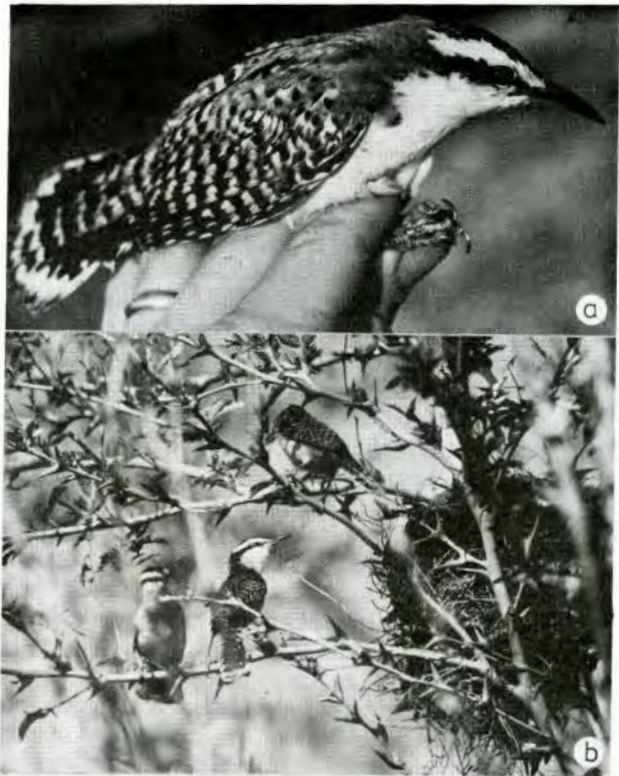


Fig. 10.19 *Campylorhynchus rufinucha*: a) adulto. b) Grupo familiar en el nido en un arbusto de *Acacia* (*Acacia collinsii*). Hacienda Paloverde, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos F. G. Siles).

Durante todo el año estas aves defienden sus territorios, situados en áreas de escasos árboles y de cactus columnares —por ejemplo, en claros o a las orillas en bosques secos, a lo largo de cercas, o en árboles aislados en los potreros. Con un poco de paciencia un observador puede seguirlos durante períodos largos. Pasan la mayor parte del día forrajeando en busca de artrópodos pequeños, en el follaje de arbustos y árboles desde 1 m del suelo hasta la copa de los árboles más altos. A diferencia de la mayoría de los soterreyes, es raro que se alimenten en el suelo; forrajean activamente a través del denso follaje mediante saltos constantes de rama en rama y a intervalos volando de 2 a 5 m. A juzgar por otras especies del género, los territorios son principalmente exclusivos (usados sólo por los residentes del territorio) y cruzados varias veces en el transcurso del día por los soterreyes en sus forrajeos. Los residentes de un territorio en general se mantienen a una distancia de 1-5 m mientras se alimentan. Un estudio detallado de una especie congénérica reveló, sin embargo, que la proximidad de los individuos no les confirió ninguna ventaja en el forrajeo (Rabernold y Christensen 1979).

Los soterré matraqueros, como todos los miembros del género construyen nidos voluminosos y desordenados que sirven como dormitorios durante todo el año, así como para criar a sus polluelos durante la época de anidación. Estos nidos tienen un techo completo y una entrada oculta a un lado y, desde afuera, parecen desorganizadas pelotas de hojarasca de unos 20 cm de diámetro, pero, por dentro,

contienen una profunda y fina bolsa forrada; las gruesas paredes proveen aislamiento termal para la cámara interna (Ricklefs y Hainsworth 1969). Los soterré matraqueros con frecuencia ubican sus nidos a plena vista en las ramas de un cacto columnar o en la parte superior de una acacia espinosa con hormigas. Las hormigas, que se habitúan a la presencia del nido en el árbol y no molestan las aves, quizá lo protegen de los depredadores trepadores, como culebras y mamíferos pequeños (Skutch 1960; Janzen 1969).

Durante la estación de anidación, en el inicio de las lluvias en mayo, junio, y julio, la pareja de soterré en cada territorio construye un nido nuevo. El tamaño de la nidada es por lo general de cuatro a cinco. Mientras que la hembra incuba, el macho duerme en la noche en un nido separado. Los polluelos permanecen con sus padres en grupos familiares (fig. 10-19b) durante la mayor parte del primer año, pero de acuerdo con la información disponible, abandonan sus padres antes de la siguiente estación de anidación (Skutch 1960; Selander 1964). Los estudiantes de cursos de la OTS han reportado grupos familiares pequeños de soterré matraqueros en febrero en la Provincia de Guanacaste. Por otro lado, en Palo Verde, en cuatro territorios, había sólo unas pocas parejas en noviembre de 1978. No se sabe si éstas no habían podido anidar exitosamente o si sus polluelos habían abandonado el nido durante los primeros 4 ó 5 meses después de independizarse. También queda sin aclarar si las parejas pueden criar más de una nidada en un año. En el troglodita de los cactus (*C. brunneicapillus*) y en ciertos miembros suramericanos de este género, una minoría de parejas puede criar por lo menos dos nidadas en un año. En este caso, los miembros de la primera nidada ayudan a alimentar a los de la segunda nidada (Anderson y Anderson 1973). En otra especie de este género, los jóvenes normalmente permanecen dentro de su grupo natal más de un año y ayudan a alimentar a los pequeños criados en este territorio durante años siguientes.

La mayoría de las especies en el género *Campylorhynchus* ejecutan extraordinarios duetos (dos aves coordinando vocalizaciones) y coros (tres o más aves vocalizando juntas). Los duetos de los soterré matraqueros en Costa Rica son inconfundibles: incluyen notas cortas y ásperas, abruptos redobles consistentes de dos notas diferentes y silbidos nasales en tonos descendentes. Generalmente, las parejas del dueto no están a más de 1 a 2 m el uno del otro aunque algunas veces las están separadas por distancias mucho mayores. Cada dueto consiste de una cadencia repetida. Los compañeros, de vez en cuando, contribuyen con notas diferentes a las cadencias pero algunas veces cantan al unísono. Las parejas tienen varias de estas cadencias en su repertorio y las cadencias de las parejas vecinas, por lo general, son diferentes. Sin embargo, no hay información precisa acerca del número de cadencias en los repertorios ni hasta qué grado comparten las cadencias las parejas vecinas. Además, aves solas, probablemente de cualquier sexo a juzgar por otros miembros del género, generalmente cantan esas cadencias o cadencias similares solas. Estos duetos quizá sirven para delinear el territorio de la pareja y los duetos son particu-

larmente más frecuentes durante la primera hora después de que los soterré abandonan el nido cerca del amanecer. Las parejas vecinas es común que contesten los duetos de las otras. En otras especies en el género, cuando la grabación de los duetos es tocada ante una pareja o un grupo en su territorio, la pareja residente se acerca inmediatamente y participa en el dueto. Las parejas pueden reconocer las cadencias de sus vecinos; responden con más fuerza a las cadencias de individuos extraños que nunca habían escuchado antes (Wiley y Wiley 1977). En todos estos aspectos, los duetos de los soterré *Campylorhynchus* se asemejan a los cantos territoriales de muchas otras aves en las que sólo el macho canta.

En la primera hora de actividad, después del amanecer, las parejas de soterré matraqueros, a menudo, se mantienen en silencio por largos períodos. A veces, es necesario esperar que una pareja inicie el dueto para poder localizarla. En un área pequeña se pueden oír otras varias vocalizaciones usadas por una pareja para comunicarse que tal vez les ayuda a mantener contacto durante el forrajeo activo en el follaje denso.

El soterré de lomo listado, *C. zonatus*, vive en áreas de fuertes lluvias en la costa caribeña, desde el nivel del mar hasta cerca de 1.400 m de elevación. Esta especie prefiere los bordes de los bosques altos y árboles dispersos en lugares abiertos; se le encuentra también alrededor de los edificios en La Selva. Estos soterré buscan pequeños artrópodos en el follaje de los árboles, arbustos y epífitas, a menudo a mucha altura de suelo. Sus duetos y coros, consistentes de sonoras y ásperas notas en cadencias fuertemente rítmicas, son la más conspicua indicación de su presencia. Estos soterré construyen sus desarreglados nidos en follaje denso o epífitas en árboles aislados a una altura de 2 a 30 m; viven en grupos sociales estables de hasta once pájaros durante el año (Skutch 1960). Durante la época de anidación todos los miembros del grupo ayudan a alimentar los jóvenes, así como a construir nidos y defender el territorio. Los jóvenes soterreyes probablemente permanecen en su grupo natal y ayudan a alimentar los jóvenes criados en el territorio en años subsecuentes.

- Anderson, A. H., and Anderson, A. 1973. *The cactus wren*. Tucson: University of Arizona Press.
- Janzen, D. H. 1969. Birds and the ant × acacia interaction in Central America, with notes on birds and other myrmecophytes. *Condor* 17:240–56.
- Rabenold, K. N., and Christensen, C. 1979. Ecological effects of aggregation for a social wren. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6:39–44.
- Ricklefs, R. E., and Hainsworth, F. R. 1969. Temperature regulation in nestling cactus wrens: The nest environment. *Condor* 71:32–37.
- Selander, R. K. 1964. Speciation in wrens of the genus *Campylorhynchus*. *Univ. California Publ. Zool.* 74: 1–259.
- Skutch, A. F. 1960. *Life histories of Central American birds*. Pacific Coast Avifauna, no. 34. Berkeley: Cooper Ornithological Society.

Wiley, R. H., and Wiley, M. S. 1977. Recognition of neighbors' duets by stripe-backed wrens *Campylorhynchus nuchalis*. *Behaviour* 62:10-34.

***Cathartes aura* (Zonchiche, Zopilote Cabecirroja, Turkey Vulture)**

F. G. Stiles y D. H. Janzen.

Los zopilotes están entre las aves más conspicuas de la Costa Rica rural y de las cuatro especies presentes, el zonchiche cabecirrojo (*Cathartes aura*) (fig. 10.20a) es el más distribuido; anidan desde el sur de Canadá hasta la Tierra del Fuego. Las poblaciones Norteamericanas son migratorias, invernan en el meridiano brasileño. En el gavilán de Swainson y el gavilán pollero (*Buteo swainsoni* y *B. platypterus*), estos zopilotes cabecirroja forman espectaculares bandadas migratorias, a menudo de cientos de pájaros. Estas bandadas suben en espiral las termas, y luego planean por varias millas, perdiendo gradualmente altura hasta que encuentran otra termal que les permite ascender de nuevo. De esta manera, pueden cubrir muchas millas con un mínimo de aleteos. En la noche, estas bandadas a menudo descienden en masa hasta cubrir los árboles en una área considerable. Una de estas que descendió el 20 de setiembre de 1972, al otro lado del río en La Selva, estaba constituida por cerca de quinientas



Fig. 10.20 a) *Cathartes aura*, remontándose. b) Buitres negros (*Coragyps atratus*) esperando que la marea arroje a la playa una danta muerta. Sirena, Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

aves. Al salir el sol, luego de una noche lluviosa, la mayoría de las aves extendió sus alas para secarlas; la escena recordaba un aquelarre.

Los zopilotes son aves de color negro opaco a negro cafesusco con cola relativamente larga y alas angostas. Cuando están en vuelo, son fácilmente distinguibles de la mayor parte de los otros gavilanes y buitres por el color gris en la superficie ventral de las plumas de vuelo (contrastando con el cuerpo y las puntas de las alas). Su vuelo es distintivo: pueden remontarse en la brisa más ligera, con las alas en general sostenidas bastante arriba del horizontal, balanceándose de lado a lado pero raramente aleteando (ver Parr: 1971 y Pennycuik 1971 para un análisis del vuelo de los buitres). La cabeza de las aves adultas es rojiza, la de los jóvenes es negruzca. Las aves de la raza residente, *C. a. ruficollis*, pueden distinguirse de las migratorias (*C. a. meridionalis*) por una banda blancuzca a lo largo de la piel desnuda de la nuca. Casi todas las aves que se ven en Costa Rica durante el verano norteamericano muestran esta marca, y *C. a. ruficollis* es probablemente la única subespecie que anida en el país. No hay dimorfismo sexual apreciable con respecto al tamaño o color; el peso de los adultos promedia cerca de 1.400 g y 65 a 70 cm de longitud, con una envergadura de 1.5 a 1.75 m.

Los zopilotes de cabeza roja o zonchiches, son bastante comunes hasta los 1.500 - 2.000 m; se ven en forma regular a los 2.500 m y, en ocasiones, hasta 3.000 m. En un lugar u otro, el zopilote cabecirroja es simpátrico con una hasta tres otras especies de zopilotes y un halcón que actúa como un buitre. El más común de estos es el zoncho o zopilote común, *Coragyps atratus*, ave más corta y rechoncha (ca. 55-60 cm; envergadura 1,25-1,5m) (cf. McHargue 1981) que es, sin embargo, más pesado que el zopilote de cabeza roja (1.500 a 1.700 g) y dominante sobre este en las carroñas. Los zonchos tienen colas y alas más corta, éstas son anchas y totalmente negras por debajo, con una mancha blanquecina cerca de la punta; su vuelo es más pesado que el del zopilote, con aleteos más frecuentes y se remonta con las alas horizontales. El espectacular zopilote rey (*Sarcorampus papa*) es la mitad del tamaño de un zoncho, pero similar en apariencia; los adultos tienen las plumas del cuerpo blancas, las plumas de vuelo negras y la cabeza desnuda y fantásticamente coloreada (rojo, azul, naranja, púrpura, etc.); los juveniles son negros y requieren varios años para alcanzar el plumaje de adulto. El zopilote de cabeza amarilla, (*Cathartes burrovianus*), es esencialmente una versión menor y más café que el zonchiche, cabecirroja, con la cabeza naranja-amarilla o purpúrea (peso ca. 950-1.050 g), que vive localmente en sabanas húmedas y pantanosas. El caracara (*Caracara plancus*) es todavía más pequeño y distintivamente marcado (fig. 10.21); este es un gavilán carroñero que además caza lagartijas, insectos, y otras presas pequeñas.

Como grupo, los zopilotes ofrecen interesantes contrastes con respecto al forrajeo y a la dominancia social. Hay abundantes pruebas experimentales y morfológicas de que los zopilotes cabeza roja pueden localizar el alimento por el olfato (Stager 1964). Nosotros los hemos



Fig. 10.21 *Caracara plancus* alimentándose de carroña *Didelphis virginiana*. Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

observado alimentándose sobre carroña tan pequeña como agutís, boas, y martillas, bajo el dosel cerrado de un bosque pluvial. En un proyecto de la OTS en Guanacaste, hace muchos años encontraron 106 zopilotes de estos ctenosauros sepultados bajo matorrales un potreros abiertos. Las pruebas morfológicas (Stager 1964) indican que los zopilotes rey, aunque no los zonchos, pueden también encontrar cadáveres de tepezcuintles, serpientes, saínos, y perezosos bajo un grueso dosel del bosque húmedo. En el Parque Nacional de Corcovado, un zopilote rey encontró un perezoso muerto que había sido envuelto en una bolsa plástica y sepultado a unos 5 cm de profundidad, entre la maleza en el suelo. El zoncho, por otro lado, parece encontrar cadáveres estrictamente mediante la vista, frecuentemente guiado por el comportamiento de los cabecirrojos o de los reyes para encontrar cadáveres ocultos. Una vez que encuentran un cadáver, los zonchos comienzan a llegar muy rápidamente; son dominantes sobre los zopilotes cabecirroja y puede forzarlos a abandonar el cadáver, hasta que estén saciados. Los zonchos, en números grandes, pueden algunas veces alejar incluso a un zopilote rey de un cadáver (D. Janzen obs. pers.), aunque generalmente los zopilotes rey dominan a los zonchos y los obligan a retirarse. Sin embargo, cuando hay mucha comida (varias reses muertas en un lugar) se pueden ver hasta cincuenta zonchos, diez zonzchiches y diez zopilotes rey alimentándose, uno al lado del otro, (D. Janzen obs. pers. en Corcovado).

Debido a su "status" subordinado, los zopilotes cabecirroja son generalmente ahuyentados de los cadáveres grandes y medianos por los zonchos y zopilotes rey; necesariamente deben ser los primeros en encontrar la carroña y dependen de manera principal de cadáveres pequeños que deben consumir antes que lleguen los zopilotes más grandes, para lo cual está idealmente adaptado su comportamiento de forrajeo. En contraste con los zonchos, que vuelan a grandes alturas, los zonzchiches forrajean en forma sistemática en un área pequeña, manteniéndose cerca del suelo. Esta táctica los habilita para

olfatear a pequeños cadáveres y descender sobre ellos de manera rápida; forrajean independientemente y aunque pueden valerse de otros para encontrar carroña, rara vez se encuentran más de 3 ó 4 sobre un cadáver pequeño. Los zonchos tienden a explotar de forma primordial cadáveres grandes y sus números se aumentan alrededor de ricas fuentes de alimentos, como mataderos y basureros. Estos zopilotes son comunes en pueblos y ciudades en muchas partes de Costa Rica y desempeñan algunas tareas de los departamentos de sanidad, al igual que los funcionarios municipales. La densidad del zopilote de cabeza roja en un área, tiende a ser baja, pero bastante constante. En el Parque Nacional Corcovado, después del desalojo de los pobladores, su ganado quedó atrás por un año y muchos animales murieron. Además de los zonzchiches y zopilotes rey, atraídos desde los bosques aledaños, había cientos de zonchos a unos pocos kilómetros del poblado de Sirena. Hoy, sin el ganado, rara vez se ven zonchos a lo largo de la playa (donde buscan nidos de tortuga y tortuguitas recién nacidas aunque tanto los de cabeza roja como los zopilotes rey buscan carroña dentro del dosel del bosque).

Los zopilotes rey y los zonchos, no así los zonzchiches, también pueden matar su propio alimento, al menos en ocasiones —aunque la falta de garras significa que la presa debe ser muy pequeña, débil o moribunda.

Los zonzchiches cabecirroja y los zopilotes reyes son (o al menos fueron originalmente) mayor o totalmente habitantes del bosque en Centroamérica, aunque en la actualidad se encuentran ambos en campo abierto —el zopilote de cabeza roja es quizás más del bosque. La biología del zopilote de cabeza amarilla nunca ha sido estudiada en detalle y, sería muy interesante, ver cómo éste coexiste con el zonzchiche, que es muy abundante en los lugares donde vive el primero.

Los zonzchiches anidan en grandes huecos, árboles, troncos huecos, cuevas, etc. y no construyen nidos. Los dos huevos son mucho más oblongos que los de los gavilanes, blanquecinos opacos fuertemente salpicados de café. La incubación requiere unos 40 días y los jóvenes abandonan el nido cerca de los dos meses de edad. Así como los jóvenes zopilotes africanos requieren huesos y otras partes no carnosas de un cadáver para el desarrollo (Janzen 1976), sospechamos que los zopilotes cabecirroja alimentan sus polluelos con algo más que carne arrancada de los cadáveres.

Los zonchos deben tener sistemas digestivos que procesen el alimento completamente antes de que llegue a superficies absorbentes o una fisiología muy resistente a los aminos y a otras toxinas bacterinas producidas por la carne en descomposición (Janzen 1977), o ambos sistemas. El pasaje por el tracto digestivo de los zopilotes de cabeza roja destruye el ántrax y las bacterias del cólera porcino. Si bien se rumora que estos catártidos transmiten la fiebre aftosa porque se alimentan de cadáveres de animales muertos por esa enfermedad, este rumor es infundado y casi imposible, ya que el organismo causante moriría en el paso por el sistema digestivo del ave y porque estas no tienen normalmente contacto con el ganado vivo y sano. Se dice, entre los pescadores, que los zonzchiches

pueden digerir anzuelos de bronce. Los zopilotes no son consumidores indiscriminados de carne en descomposición ya que comen, ávidamente, carne fresca. Cuando se mezclaron intestinos de pescado, llenos de etanol, con intestinos frescos sin adulterar, los tejidos adulterados fueron rechazados por zonziches y zopilotes rey mexicanos que se alimentaban ávidamente. (D. Janzen, obs. pers.)

Janzen, D. H. 1976. The depression of reptile biomass by large herbivores. *Am. Nat.* 110:371-400.

———. 1977. Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *Am. Nat.* 111:691-713.

McHargue, L. A. 1981. Black vulture nesting, behavior, and growth. *Auk* 98:182-85.

Parrot, G. C. 1971. Aerodynamics of gliding flight of a black vulture *Coragyps atratus*. *J. Exp. Biol.* 53: 363-74.

Pennyquick, C. J. 1971. Gliding flight of the white-backed vulture *Gyps africanus*. *J. Exp. Biol.* 55: 13-38.

Stager, K. E. 1964. The role of olfaction in food location by the turkey vulture and other cathartids. *Contrib. Sci. Los Angeles County Mus.* 81:1-63.

Chiroxiphia linearis (Saltador Collargo, Toledo, Long-tailed Manakin)

M. S. Foster

Esta especie, altamente dimórfica, que se empareja mediante el "lek", se extiende por el lado pacífico de Centroamérica, desde el sur de México (Oaxaca y Chiapas) hasta el centro de Costa Rica, donde es más común en la parte seca del noroeste del país aunque se dispersa, en números decrecientes, a través del Valle Central al este de Juan Viñas y al sur hacia la región de Dota. Ocupa tanto el bosque tropical seco, como el tropical y el subtropical húmedo, frecuentando malezas tupidas y enredaderas abiertas, como árboles de nivel medio. Estas aves son, casi exclusivamente, frugívoras y generalmente se les puede encontrar alimentándose de frutos, de especies tales como *Ardisia revoluta*, *Cecropia peltata*, *Cocoloba caracasana*, *Muntingia calabura*, *Psychotria* spp., *Trema micrantha* y *Trichilia cuneata*, por mencionar unas pocas especies.

Los machos adultos son de colores muy vistosos, sus coronas rojo carmesí, partes traseras y hombros azul claro y patas y pies anaranjados contrastan con el resto de su cuerpo, que es uniformemente negro. Su apariencia exótica es aumentada por las dos "rectrices" centrales alargadas (plumas de la cola) que se extienden más allá del resto de la cola por una distancia de casi el doble de la longitud del cuerpo. Comparadas con los machos, las hembras son más opacas (Fig. 10.22a), siendo verde oliva arriba y ligeramente verde pálido hacia abajo, aunque

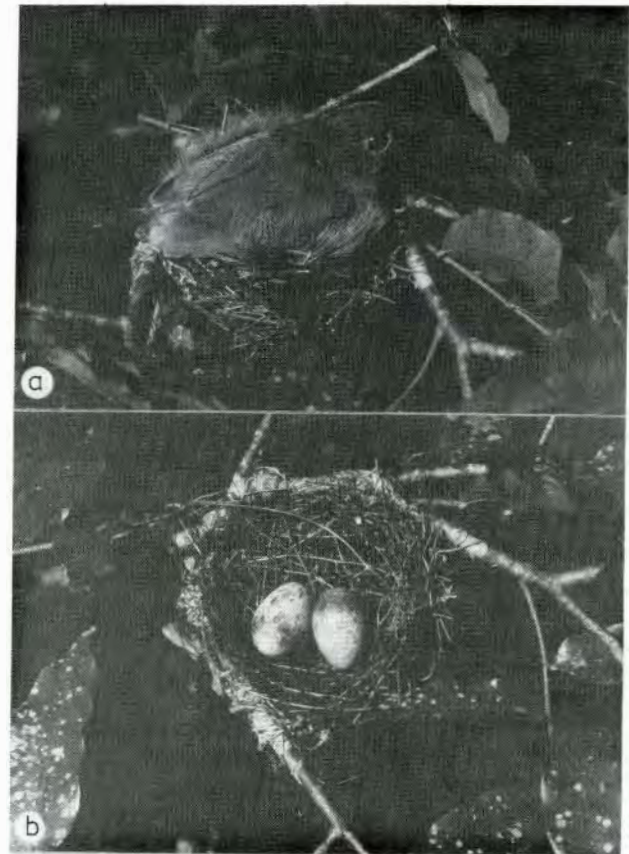


Fig. 10.22 *Chiroxiphia linearis* a) Hembra adulta en el nido, de noche. b) Nido igual aa. Junio de 1980, Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

también tienen patas y pies anaranjados. Las "rectrices" centrales son sólo ligeramente elongadas en la hembra, y algunas tienen una pequeña corona roja. Los machos jóvenes se parecen a las hembras inicialmente, adquiriendo el patrón de adultos en un período de 3 a 4 años. Con cada muda sucesiva, se asemejan más a los machos adultos y menos a las hembras, exhibiendo una mezcla de plumas azules, rojas, negras y verdes.

Los machos de esta especie participan en despliegues reproductivos comunales, o sea despliegues que requieren la participación de más de un individuo (Foster 1977). Estos despliegues se realizan en un "lek" explotado o arena que consiste en un número de lisas, cada una perteneciente, aunque no defendida por una pareja de machos adultos (raramente tres). Las lisas no son contiguas, y las parejas de machos mantienen contacto auditivo más que visual. Los despliegues comunales incluyen la frecuentemente repetida vocalización "toledo" dada en forma sincronizada por dos machos de una pareja. Este llamado, en apariencia, advierte la presencia de los machos en el área de despliegue y atrae a las hembras. Cuando llega una hembra, las aves se trasladan a una o a varias perchas bajas de despliegue en territorio o lisa. Estas perchas, defendidas del uso por otros machos, generalmente consis-

ten de una enredadera horizontal con perchas accesorias asociadas. Aquí los machos en conjunto realizan un salto coordinado de despliegue que más comúnmente toma una de dos formas. En la variante arriba-abajo, los machos están perpendiculares a la percha de despliegue, en frente de una hembra que se encuentra en una percha adyacente, y coordinadamente saltan en el aire. En la variante de "rueda de carreta" los machos están paralelos a la percha de despliegue, viendo hacia la hembra perchada en un extremo. Sus saltos alternativos coordinados describen ahora un círculo vertical con el ave delantera moviéndose hacia atrás hacia el sitio originalmente ocupado por el otro macho, mientras que éste último se mueve hacia adelante para ocupar la posición del primero. Tanto la hembra como el macho, se excitan visiblemente durante estas secuencias, que varían en longitud pero que pueden incluir hasta cien saltos. Cada salto en el despliegue está acompañado por una ronca vocalización, "busiii". Las aves son muy sensibles a cualquier tipo de disturbio, y los despliegues se interrumpen y se reinician de manera continua. Finalmente cuando el despliegue está terminado—esto se señala con una nota de tono alto dada por un macho dominante (ver abajo)—un macho ejecuta el único despliegue precopulatorio para la hembra, que para entonces se encuentra en la percha de despliegue; el macho cambia de percha, describiendo un círculo horizontal (de varios metros de diámetro) alrededor de la hembra, yendo de percha en percha con un tipo de vuelo flotante muy lento que Slud (1957) correctamente, comparó con el vuelo de la mariposa azul (*Morpho* sp.). Si este despliegue es exitoso, sobreviene la copulación y la hembra se retira sola para criar a sus pichones.

La asociación de machos emparejados persiste de uno a varios años (Foster 1977) y es en todos sus aspectos análogos al lazo macho-hembra excepto por la ausencia de cópula. Los compañeros generalmente despliegan sólo uno con el otro. Normalmente ocupan una cancha particular durante una estación reproductiva entera o de año en año, así la asociación representa un vínculo real de los machos, entre sí, más que el vínculo común a un sitio dado. Un macho es dominante a través de la asociación y realiza todas las cópulas con cualquier hembra atraída a su cancha. Los machos no parecen estar emparentados ni altruísticamente relacionados. Más bien, el sistema parece mantenerse por selección, operando a niveles del individuo. Supuestamente el miembro subordinado de una pareja puede asumir la dominancia en una cancha después de la pérdida de su compañero y entonces será eventualmente más exitoso reproductivamente de lo que es un macho solitario (Foster 1977).

En Costa Rica, la época reproductiva dura desde cerca de marzo hasta setiembre (Foster 1976). El nido construido sólo por la hembra y ubicado sin considerar al lugar donde ocurrió la cópula, consiste de copas poco profundas suspendido en horquetas en árboles pequeños (fig. 10.22b), y la nidada consta de uno o dos huevos con manchas pardo oscuras, y el alimento de los pichones es parcialmente de frutas.

Foster, M. S. 1976. Nesting biology of the long-tailed manakin. *Wilson Bull.* 88:400–420.

———. 1977. Odd couples in manakins: A study of social organization and cooperative breeding in *Chiroxiphia linearis*. *Am. Nat.* 111:845–53.

Slud, P. 1957. The song and dance of the long-tailed manakin, *Chiroxiphia linearis*. *Auk* 74:333–39.

Chloroceryle americana (Martín pescador Verde, Green Kingfisher)

J. V. Remsen, Jr.

El martín pescador verde, de hasta 17 cm de tamaño (fig. 10.23), se encuentra en riberas boscosas de arroyos y lagos, desde el sur de Texas hasta el centro de Argentina. Dentro de este ámbito se le puede encontrar en una amplia gama de climas y de hábitats, desde el nivel del mar hasta 2.400 m, tanto en bosques pluviales como en desiertos. En Costa Rica, esta especie es común en las tierras bajas en ambas costas y es raro verlo en alturas superiores a la del Valle Central (1.200 m). Los requisitos esenciales para un hábitat adecuado parecen ser más bien sencillos: agua fresca permanente, de corrientes lentas o estancadas, rodeada de arbustos con suficientes perchas desde donde pueden cazar. En los arroyos pequeños, en el bosque húmedo tropical de tierras bajas, donde se cierra el dosel, sombreando el agua la mayor parte del tiempo, reemplazan al martín pescador verde, un congénere más pequeño, el martín pescador menor o pigmeo (*C. aenea*) o uno mayor, el martín pescador verdirrojo (*C. inda*), o ambos. Generalmente comparten las abiertas y soleadas riberas con sus congéneres mayores, el martín pescador amazó-



Fig. 10.23 *Chloroceryle americana*, adulto, Hacienda Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica (foto F. G. Stiles).

nico (*C. amazona*) y el martín pescador collarejo (*Ceryle torquata*), uno de los más grandes martines pescadores del mundo.

Esta ave caza sus presas, exclusivamente peces pequeños e invertebrados acuáticos, zambulléndose de cabeza y capturando la mayor parte de ellas a unos pocos centímetros de profundidad, sin perseguirlas bajo la superficie. Las perchas de caza varían en altura de 1-5 m (promedio cerca de 1,5 m) y pocas veces a más de un metro de la ribera. La longitud de la presa se relaciona muy poco, aunque significativamente, con la altura de la percha desde la que se capturó. A menudo, un martín pescador verde puede revolotear brevemente sobre el agua antes de zambullirse. El ángulo de la zambullida (ángulo entre la trayectoria de vuelo promedio hacia abajo desde la percha hasta el punto de entrada en el agua) varía desde 90° hasta 150° y nunca se han observado ángulos menores. En apariencia, la reflexión y refracción, distorsionan la imagen del blanco muchísimo y hay pocos intentos exitosos en ángulos menores de 150°. Dentro de este ámbito de ángulos de zambullida no hay una relación significativa entre el valor del ángulo y la proporción de éxito. La longitud de las presas varía desde 8 a 80 mm pero, en las poblaciones estudiadas, en todas las cuatro especies de martines pescadores no tropicales, se encontraron un ámbito y una variancia más limitados. Quizás en las poblaciones que se encuentran en la periferia de este ámbito de especies, donde son simpátricas únicamente con otro martín pescador (el collarejo), habrá el mayor ámbito y variancia en el tamaño de la presa.

Después de una zambullida, el martín pescador abandona el agua tan pronto como es posible, llevando las presas a una percha cercana donde se las traga de cabeza. Golpea las grandes contra una rama antes de tragarlas. El tiempo en manipular y golpear la presa antes de engullirlas, se relaciona marcadamente con el tamaño de la presa. Las siguientes perchas de caza generalmente dominan áreas "libres" de agua que no hayan sido afectadas por la zambullida anterior. Solo el 30% de las zambullidas son exitosas y a menudo se ven zambullidas abortadas en las que el martín pescador cambio de rumbo antes de entrar en el agua.

Los martines pescadores son monógamos y altamente territoriales. Los cónyuges parecen volverse intolerantes uno al otro cuando no están anidando. Las densidades promedian cerca de 3 aves por km de ribera y están positivamente correlacionadas con la densidad de peces pequeños en la superficie y, en cierto grado con la disponibilidad de perchas adecuadas. Excavan túneles para anidar en la tierra en los taludes de ríos y arroyos. Los dos dedos delanteros de todos los martines pescadores están parcialmente fusionados, lo que supuestamente es una adaptación para ayudarles a empujar la tierra hacia atrás mientras excavan con el pico. Durante la excavación de nidos, sus picos quedan algo despuntados. Se desconocen las especificaciones para escoger el sitio del nido con respecto a la altura sobre el agua, la distancia por debajo del borde de la ribera, la inclinación del talud, la textura del

suelo, la proximidad al agua, etc. El túnel, generalmente menos de 1 m de longitud, conduce horizontalmente hacia una cámara ligeramente agrandada donde ponen de tres a seis huevos blancos, directamente en el suelo.

No existe un estudio completo de la biología de anidación de esta común y ampliamente distribuida especie, pero sabemos que la incubación es compartida por los dos sexos (la tarea de la hembra es mucho mayor) y que los jóvenes abandonan el nido en 21 días, más o menos. Si esta especie sigue los patrones mostrados por otros martín pescadores, los padres alimentan a sus polluelos con peces cada vez más grandes, conforme crecen, y se desconoce cuánto tiempo depende un joven de sus padres. Antes de que aprendan a pescar por sí solos, los jóvenes "capturan" hojas flotantes en zambullidas torpes y vacilantes, las recuperan del agua y las apalean vigorosamente contra una rama. Algunas aves hacen la transición de objetos inanimados a peces vivos en una sola mañana, aunque estas presas pueden ser más pequeñas de que las normalmente capturan los adultos.

Bent, A. C. 1940. Life histories of North American cuckoos, goat-suckers, hummingbirds, and their allies. *Bull. U.S. Nat. Mus.*, no. 176.

Betts, B. J., and Betts, D. L. 1977. The relation of hunting site changes to hunting success in green herons and green kingfishers. *Condor* 79:269-71.

Remsen, J. V., Jr. 1978. Geographical ecology of Neotropical kingfishers. Ph.D. diss., University of California, Berkeley.

Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1-430.

For other Neotropical kingfishers see:

Skutch, A. F. 1957. Life history of the Amazon kingfisher. *Condor* 59:217-29.

———. 1972. Ringed kingfisher. In *Studies of tropical American birds. Publ. Nuttall Ornithol. Club* 10: 88-101.

***Cochlearius cochlearius* (Pico-cuchara, chocuaco, cuaca, Boat-billed Heron)**

D. W. Mock

El chocuaco (*fig. 10.24a*) es una garza nocturna aberrante (familia Ardeidae), con el pico mucho más ancho (*fig. 10.24b*) que los delgados y aguzados de todas las demás garzas. Aunque fue descrita hace más de dos siglos (Brisson 1760), se sabe poco sobre el significado evolutivo y ecológico de su extraño pico. Dado que el ave es altamente nocturna —aparentemente más que cualesquiera de sus parientes— es difícil hacer observaciones de campo directas sobre su comportamiento de forrajeo. En Costa Rica, el chocuaco está ampliamente distribuido en todas las tierras bajas de ambas costas, dondequiera que los árboles se junten y cuelguen sobre aguas calmas o de poco movimiento; anidan en colonias y descansan gregaria-

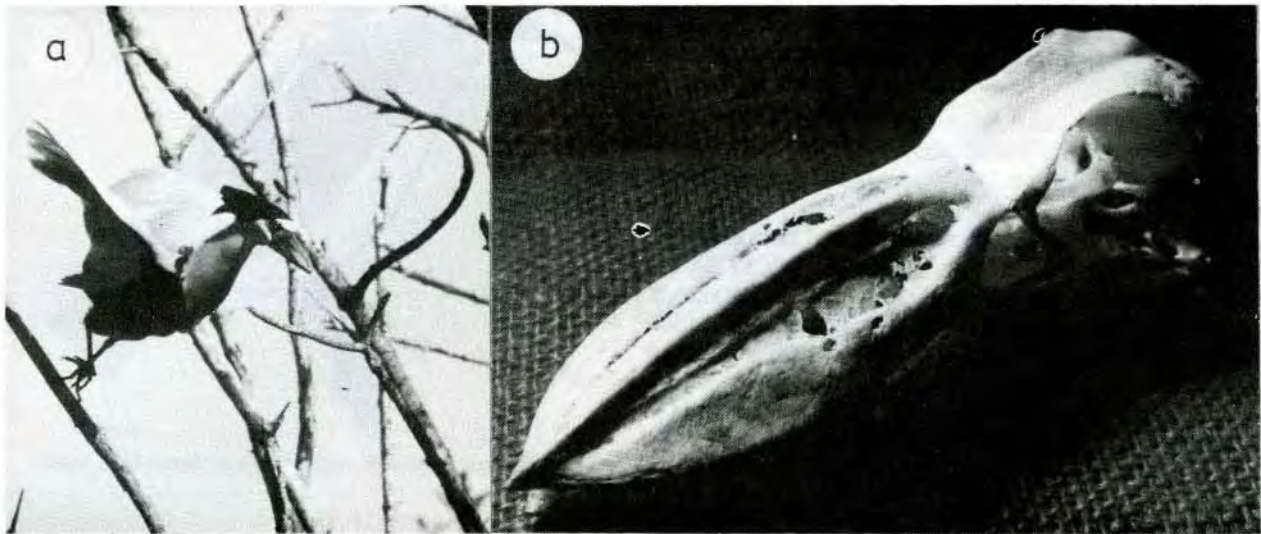


Fig. 10.24 *Cochlearius cochlearius*: a) Adulto alzando el vuelo. b) calavera (fotos D. W. Mock).

mente, así que se les puede encontrar en concentraciones locales dentro de grandes extensiones de su hábitat. Son abundantes, por ejemplo, en las márgenes boscosas del estero del río Sirena en el Parque Nacional de Corcovado.

Originalmente, el chocuaco fue clasificado de manera taxonómica como una familia monotípica, Cochleariidae. Los autores modernos, sin embargo, lo ubican cerca o entre las garzas nocturnas a las que se asemeja íntimamente. Cracraft (1967) arguyó que la mayoría de los aspectos distintivos usados para separar la familia constituyen un complejo adaptativo singular; el ancho pico y sus estructuras. Después de un cuidadoso examen de características esqueléticas, Payne y Risley (1976) concluyeron que el "esqueleto postcraneano es muy similar al de *N. nycticorax* (Martinete de coronilla negra) y la similaridad indica que *Cochlearius* es una garza nocturna con un aparato alimenticio especial."

Aparte de su taxonomía, el mayor interés científico en esta especie se centra en la función del pico, un problema que está lejos de ser resuelto. La mayor parte, pero no todos los autores creen que debe ser una adaptación para alimentarse, cuya forma especial refleja un nicho peculiar. Wetmore (1965) informó haber visto chocuacos usando sus picos como "cucharas" más que como arpones (típico de las garzas). Mock (1975) sugirió la hipótesis de que hay técnicas especiales de forrajeo que pueden estar relacionadas con niveles de luz extremadamente bajos: la anidación en México es en apariencia provocada por el comienzo de la época lluviosa (Dickerman y Juárez 1971), que también produce una cubierta nubosa sólida con noches muy oscuras. Temporalmente asociado con esta profunda oscuridad nocturna, se encuentra un gran influjo de camarones y peces pequeños en las lagunas salobres inundadas por lluvias donde los chocuacos anidan y comen. Para obtener ventaja de la efímera superabundancia de alimento, los chocuacos deben ser capaces de encontrar presas en una oscuridad casi total. Mock (1975) razonó que la visión podría jugar

un papel reducido en la localización de presas y que sus grandes ojos es probable que faciliten la movilidad de estas aves. Llegó a proponer que el pico puede ser especialmente sensible al tacto y, por consiguiente, adaptado para localizar sus presas. La anchura del pico quizá podría ayudar en tales capturas a tientas, aumentando grandemente el área de captura. En una segunda especulación, este autor propuso que un pico tan ancho podría crear un vacío parcial al abrirse de manera rápida para llevar agua y presas hacia la boca. Desafortunadamente, ninguna de estas truculencias en el comportamiento pudo ser observada en el campo. Luego, estudios anatómicos revelaron propioceptores especializados en las márgenes del pico (como existen, por ejemplo, en las cigüeñas de selva o guairoñes, aunque no son esenciales para la tacto-localización). De modo, que aunque el forrajeo por tacto permanece como una posibilidad, en la actualidad parece menos probable. Otras formas potenciales de encontrar la presa incluyen el uso de guías acústicas y, quizás, reflejos visibles muy leves. Cuando uno camina por la noche, en estas lagunas poco profundas, oye cientos de chapoteos a su alrededor: se sabe poco sobre el comportamiento de las especies de presa y de sus actividades en la superficie durante la noche.

Cualquiera que sea el método para localizar la presa (visual, acústico, o táctil), el ancho adicional del pico quizá sirva para compensar la precisión que se sacrifica cuando se forrajea en la oscuridad. El ancho pico, ha sido comparado (Mock 1975) con el guante de un jugador de béisbol.

Recientemente, Biderman y Dickerman (1978) trataron de probar la hipótesis de forrajeo por tacto observando chocuacos con un dispositivo especial para la visión nocturna; lograron observaciones directas del comportamiento de forrajeo durante 16,5 h, pero no durante la estación lluviosa (esto es, no durante el tiempo más oscuro del año y cuando están explotando la superabundancia

temporal de la presa). Es interesante que la captura de las presas, por ellos observada, fue visual, al igual que en las demás garzas nocturnas que forrajean en la misma área.

Nos hemos quedado con tres posibles explicaciones, por lo menos. La primera, aparentemente la favorita de Biderman y Dickerman (1978), es que el pico está especializado para algo más que para cazar. Citando las descripciones de los sonoros despliegues de los fuertes chasquidos del pico durante el cortejo (Mock 1976), sugieren que la producción de sonido puede haber sido el factor selectivo *primordial*. Una segunda explicación sería que los choquacos cazan de manera muy parecida a otras garzas nocturnas (o sea, visualmente) aunque de manera más activa durante los períodos más oscuros de la noche y de la estación. El ancho adicional del pico podría ser una simple compensación para la falta de precisión de sus estocadas. Una tercera opción, es que el potencial único del pico se aprovecha sólo durante la estación lluviosa, cuando los cambios ecológicos hacen que el alimento sea temporalmente superabundante pero que no estaría al alcance de las garzas nocturnas "típicas". Cualquiera que sea el medio para localizar la presa bajo estas condiciones oscuras, el ancho adicional del pico podría hacer de la captura lo más eficiente para una explotación económica.

Obviamente, necesitamos observaciones directas de choquacos cazando bajo las condiciones más oscuras posibles (quizá usando dispositivos para visión nocturna durante la época lluviosa). Son también necesarios estudios de dieta por medio de contenido estomacal en una gran variedad de hábitats. Finalmente, sería muy útil la investigación sobre las actividades nocturnas de sus principales presas (v.g., *Dormitator latifrons*, *Pennaues vannamei*, y *Macrobrachium* spp. en México).

- Biderman, J. O., and Dickerman, R. W. 1978. Feeding behavior and food habits of the boat-billed heron (*Cochlearius cochlearius*). *Biotropica* 10:33-37.
- Brisson, M. J. 1760. *Ornithologia* 1:48, 5:506.
- Cracraft, J. 1967. On the systematic position of the boat-billed heron. *Auk* 84:529-33.
- Dickerman, R. W., and Juarez, L. C. 1971. Nesting studies of the boat-billed heron *Cochlearius cochlearius* at San Blas, Nayarit, Mexico. *Ardea* 59: 1-16.
- Mock, D. W. 1975. Feeding methods of the boat-billed heron: A deductive hypothesis. *Auk* 92:590-92.
- . 1976. Social behavior of the boat-billed heron. *Living Bird* 14:185-214.
- Payne, R. B., and Risley, C. J. 1976. Systematics and evolutionary relationships among the herons (Ardeidae). *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, no. 150.
- Wetmore, A. 1965. The birds of the Republic of Panamá part 1. Tinamidae to Rynchopidae. *Smithsonian Misc. Publ.*, vol. 150.



Fig. 10.25 *Coereba flaveola*, adulto. Panamá (dibujo C. F. Leck).

Coereba flaveola* (Reinita Mielera, Cazadorcita, Picaflor, Bananaquit)
G. F. Lick

Esta especie, muy distribuida (fig. 10.25), es el miembro más conocido de un pequeño grupo de aves que se alimentan de néctar y que fueron de manera formal reconocidas como una familia neotropical singular, Coerebidae, cuyas especies son ahora comúnmente divididas entre las reinitas y tangaras. La reinita mielera es una especie residente desde el sur de México hasta Argentina y en casi todas las islas de las Indias Occidentales (excepto Cuba). A menudo, es una de las aves locales más comunes o abundantes. En la totalidad de su ámbito, hay una gran variación geográfica (con treinta y cinco subespecies) tanto en el plumaje (v.g., hay una forma melánica en algunas de las Antillas Menores) como en su canto. En Costa Rica, se le encuentra en todo el territorio excepto en el bosque tropical seco y en las elevaciones superiores de las montañas. En las tierras bajas, es más numerosa en áreas semiabiertas o de muchos arbustos; en elevaciones medias es más común en el dosel o en las orillas del bosque.

La cabeza, alas, y partes de arriba son negras, con una raya blanca superciliar; la rabadilla es amarilla, la garganta es gris, y el resto de las partes de abajo son amarillas (la hembra es más pálida que el macho). El agudo pico negro es ligeramente curvo. Los juveniles son como los adultos pero más opacos y con una raya superciliar amarillenta. Los machos pesan cerca de 10 g y las hembras cerca de 9 g.

La reinita mielera se alimenta principalmente de néctar, en una gran variedad de flores, en especial de árboles grandes como *Erythrina leonotis* y *Symphonia*.

* N. del E. En la literatura costarricense se le conoce sólo como "Trepador mejicano". El término "picaflor" en castizo se usa sólo para colibríes.

También visita enredaderas y plantas herbáceas, incluyendo las de jardines ornamentales (v.g. *Hibiscus*, *Allamanda*). En flores grandes es común el “saqueo” del néctar taladrando un hueco a través de la base de la corola y así impide la dispersión del polen. He encontrado que uno puede hacer un censo sobre el porcentaje de flores visitadas por simple inspección de los huecos de las reinitas mieleras. En encuentros competitivos en las fuentes de néctar esta especie puede ser dominante sobre los colibríes simpátricos (Leck 1973).

Además de alimentarse de néctar, las reinitas mieleras también comen frutas (chupando la pulpa o tragando pedazos pequeños) y también cazan insectos (incluyendo larvas de Lepidóptera, Araneida, Coleóptera, Hemíptera, Homóptera, e Hymenoptera). Skutch y yo las hemos también visto tomar los corpúsculos proteínicos (cuerpos de Muller) de los árboles de *Cecropia*, los que Skutch cree que son una parte importante de su dieta.

Cerca de las casas, la reinita mielera es generalmente bastante dócil hasta llegar a tomar líquidos dulces o azúcar dentro de las habitaciones.

El ave canta durante todo el año, con unas series resollantes de chillidos altos de varios segundos de duración. La mayoría de las parejas tienen varias nidadas en el año y anidan en cualquier mes, aunque existen picos en ciertas estaciones (en el General, en Costa Rica, el período de junio hasta noviembre es el más favorable). En muchas áreas de su ámbito la anidación parece sincronizada con los picos de floración. El cortejo involucra un despliegue de simples reverencias e inclinaciones, con las plumas amarillas de la rabadilla erecta. Ambos padres construyen el distintivo nido en forma de cúpula de 2 a 10 m sobre el suelo. Este nido bien tejido está hecho de hierba, hojas angostas, y palitos. (Cuando no están anidando los adultos también construyen nidos para dormir; estos son más pequeños y menos bien hechos). La nidada es generalmente de dos (raramente tres) huevos anteado claro (el color puede variar). Sólo la hembra incuba (12-14 días), y los jóvenes están emplumados 2 ó 3 semanas después. He visto juveniles emplumados con las esquinas del pico abierto de color rojo brillante, que quizás sea una petición de alimento para sus padres.

Leck, C. F. 1973. Dominance relationships in nectar-feeding birds at St. Croix. *Auk* 90:431-32.

Skutch, A. F. 1954. Bananaquit. In *Life histories of Central American birds*, pp. 404-20. Pacific Coast Avifauna, no. 31. Berkeley: Cooper Ornithological Society.



Fig. 10.26 *Columbina talpacoti*: Nido y pichones sobre la parte superior de un racimo de bananos verdes. Costa Rica (foto A. F. Skutch).

***Columbina talpacoti* (Cocochita, Tortolita Colorada, Palomita, Tortolita roja o rojiza, Ruddy Ground Dove).**

A. F. Skutch

El macho de esta pequeña paloma es casi totalmente café canela, más rosáceo en las partes inferiores, con la corona y parte trasera de la cabeza gris azulados y prominentes barras y manchas de negro en las alas. La hembra es mucho más cafesusca y grisácea, con marcas alares similares. La especie se encuentra desde el norte de México hasta el norte de Argentina y en Costa Rica desde las tierras bajas de ambas costas, hasta cerca de 1.100 m. En este país prefiere claros en regiones donde la vegetación natural es densa, bosques húmedos de tal forma que es más común en el lado caribeño y en el pacífico desde la cabecera del Golfo de Nicoya hacia el sur. En regiones más áridas, donde abundan las palomas San Juan (*Scardafella inca*) como en la mayor parte de Guanacaste, es reemplazada por la tortolita común (*Columbina passerina*), y en climas intermedios estas dos especies se encuentran juntas.

Aunque percha, descansa, y anida en árboles y arbustos (fig. 10.26), la tortolita colorada parece forrajear únicamente en el suelo, donde consigue semillas y, probablemente, también pequeños invertebrados. Prospera

mejor en regiones de vegetación densa, sin embargo, prefiere cazar sobre terrenos bastantes abiertos, como en potreros, campo cultivados, plantaciones de café o banano, patios, y en áreas más desnudas de charrales. Al viajar uno hacia el sur del valle del Térraba sobre la Carretera Interamericana, alcanzan el vuelo grandes cantidades de estas tortolitas delante de auto y al caminar a través de los campos enmontados se levantan por docenas, aunque estas tortolitas no viajan en bandadas como algunos palomos más grandes.

El canto de estas tortolitas, tanto del macho como de la hembra, es de dos sílabas y a menudo suena como *kitty-wu*. A veces, un macho y una hembra permanecen juntos en una percha acicalándose el uno al otro durante largos ratos.

En el valle de El General, las tortolitas coloradas anidan de enero a setiembre, y más abiertamente de febrero a junio. En otras regiones como en Surinam, se han encontrado nidos con huevos durante todos los meses, pero principalmente en las dos épocas secas anuales. Construyen el nido en árboles, arbustos, o ramas corpulentas; y a menudo, en nidos abandonados, ocasionalmente en un nido viejo de algunas otras aves o en un racimo de bananos verdes colgando, donde los frutos superiores, vueltos hacia arriba ofrecen un soporte seguro (fig. 10.26). La ubicación varía desde cerca de 30 cm hasta 9 m sobre el suelo, pero la mayoría de los nidos están a una altura de 1,2 a 2,4 m. El nido es una estructura firme, aunque ligera y poco profunda, en forma de platillo, hecho de pajas, tallos de maleza, y palitos delgados, forrado con poquitos de zacate seco y raicillas; algunas veces es apenas una plataforma cóncava. Está construido a la usanza de los de las palomas, con la hembra sentada en el nido creciente para recibir y arreglar las piezas que su compañero consigue del suelo, una a la vez, y que deposita en frente de ella mientras que él se para en su espalda y tardan de dos a cuatro días para terminar la construcción. Durante la ausencia de la hembra, el macho lleva unas pocas piezas y las coloca solo. La nidada, casi de manera invariable, consiste de dos huevos completamente blancos, y el primero siempre queda tupido porque ambos padres empollan alternativamente durante la mayor parte del intervalo de más de 25 horas antes de la puesta del segundo. Después, el macho incuba durante una larga sesión de 7 horas que abarca la mitad del día, la hembra incuba todo el resto del tiempo. El período de incubación es desde algo menos de 12 días hasta cerca de 13 días.

Los rosados y ciegos pichones, están cubiertos por una ligera capa de pelusa natal, pardusca, típica de los palomos. Son alimentados por ambos padres con alimento regurgitado, que, sin duda, al principio es principalmente leche secretada del buche, pero conforme pasan los días contiene cantidades crecientes de sólidos como es el caso de las demás palomas.

Los jóvenes se desarrollan tan rápidamente que, si son molestados, pueden volar un poco débil del nido con sólo 9 días de edad, pero no lo abandonan espontáneamente sino hasta los 12 ó 14 días de edad, cuando vuelan muy bien aunque sean muy torpes en los descensos.

Pueden regresar a su muy nido sucio para ser mimados por su madre por 1 ó 2 noches adicionales. El antiguo nido puede ser usado para una segunda cría. Veintifun nidos contenían cuarenta huevos, de los cuales veinte eclosionaron, resultando ocho pichones de cinco de los nidos. Así, 20% de los huevos y 24% de los nidos produjeron, una cría voladora.

Haverschmidt, F. 1953. Notes on the life history of *Columbigallina talpacoti* in Surinam. *Condor* 55:21-25.

Skutch, A. F. 1956. Life history of the ruddy ground-dove. *Condor* 58:188-205.

Wetmore, A. 1968. The birds of the Republic of Panamá, part 2. *Smithsonian Misc. Coll.*, Vol. 150.

Crax rubra (Pavón Grande, Pajulla, Granadera, Great Curassow)

D. Amadon

El pavón grande (*Crax rubra*) es la más noroeste de siete especies alopátricas o parapátricas de pavones, estrechamente emparentados que forman una superespecie. Su ámbito se extiende, en el bosque húmedo a bajas o medias elevaciones, desde México Oriental hacia el sur hasta Colombia y Ecuador, al oeste de los Andes. En Costa Rica, los pavones se encuentran en bosques caducifolios y húmedos desde las bajuras hasta elevaciones medias y bajas en ambas vertientes. Las otras seis especies del grupo son enteramente suramericanas.

El macho (fig. 10.27a) es negro arriba, levemente verdoso y blanco puro por debajo, tiene una gran protuberancia desnuda por amarilla, o "carúnculo" en la frente, una cresta de plumas curvadas hacia adelante. La hembra es distinta casi totalmente café, vareteada con negruzco y blanco en la cabeza, alas y cola — bastante hermosa, aunque de color menos llamativo. Hay dos fases de color; en una de ellas los tintes rojizos prevalecen de donde se deriva el nombre *rubra* de la especie.

La hembra carece de la prominencia del pico pero, tiene la cresta moteada de blanco.

Los pavones son pájaros grandes, tan grandes como la hembra del pavo doméstico; pero más delgados; cazan al acecho en el piso del bosque, alimentándose primordialmente de frutas caídas, semillas de árboles, e insectos grandes. Algunas veces vuelan hacia los árboles para alimentarse, y es allí, algunas veces a una altura de 10 a 12 m que construyen sus pequeños nidos y ponen dos huevos blancos de cáscaras muy ásperas. Los polluelos están recubiertos de un denso plumón, de atractiva coloración y desde el principio los polluelos prefieren trepar entre la densa vegetación en lugar de quedarse en el suelo; en muy pocos días pueden volar cortas distancias. En la noche, la hembra descansa en la rama de un árbol, con un polluelo cobijado bajo cada ala. Las aves son estrictamente monógamas. El macho ayuda a guiar a su familia y, en situaciones peligrosas, emite un agudo silbido. En otras oportunidades la pareja se mantiene en contacto por el

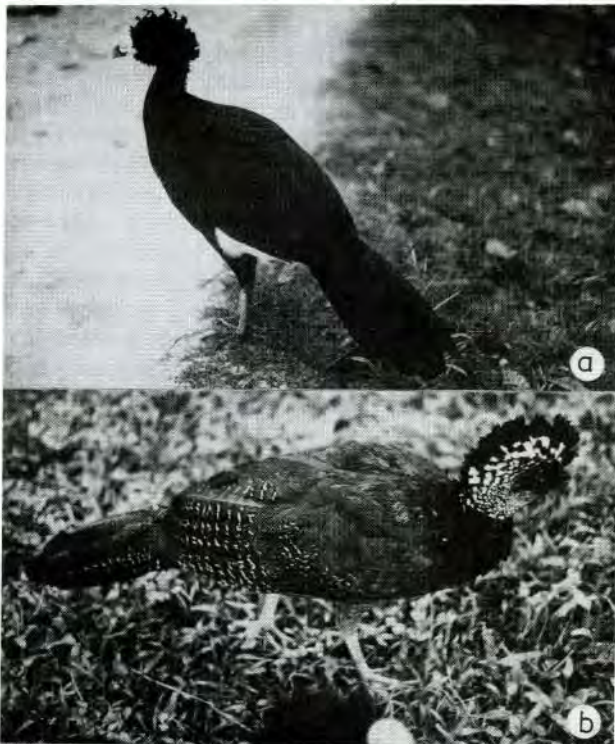


Fig. 10.27 *Crax rubra*: a) Macho adulto en cautiverio, b) Hembra adulta en cautiverio. Flores, Guatemala (fotos D. H. Janzen).

sonido de refunfuñar en tono bajo. El canto del macho es una serie de notas de tono bajo pero de largo alcance, las que se pueden imitar tarareando con la boca cerrada. La tráquea de los pavones está muy modificada, posiblemente para ayudar a producir ese notorio canto, que generalmente emiten desde lo alto de un árbol.

A pesar de la baja tasa de reproducción, los pavones son probablemente de larga vida —por lo menos en algunas áreas de bosques remotos son el pájaro grande más común, pero están en peligro no solo por la destrucción del bosque húmedo caducifolio tropical —una maldición mundial— sino también por su buen sabor. Tan pronto se abre un sector del bosque, los lugareños, frecuentemente escasos de proteínas en sus dietas— cazan los pavones. La perspectiva para la sobrevivencia de estas aves es poco alentadora, excepto en grandes reservas forestales (v.g., una buena población aún queda en Corcovado, pero La Selva es muy pequeña para la conservación de esta especie). En cautiverio los pavones son algo difíciles de criar y deben ser protegidos de las temperaturas bajas.

Los pavones son una de las tres divisiones de la familia Cracidae —las otras dos son las pavas y chachalacas, ambas más pequeñas y más arbóreas. Esta es una familia muy especial de aves gallináceas; es la más arbórea del orden, y no se conoce de ningún híbrido con otras familias.

Delacour, J., and Amadon, D. 1973. *Curassows and related birds*. New York: American Museum of Natural History.

Crotophaga sulcirostris (Tijo, Garrapatero de pico estriado, Groove-billed Ani)

S. L. Vehrencamp

El tijo (*Crotophaga sulcirostris*) es una ave conspicua y común que vive en todas las tierras bajas y medias de Costa Rica. Dado que prefiere hábitats abiertos y hechos por el hombre y es un típico “ocupante de cercas”, puede ser fácilmente observado desde un automóvil en marcha. Es un miembro de la familia de los cucos (Cuculidae), un grupo que se caracteriza por algunos de los más extraños sistemas de anidación encontrados en las aves (parasitismo de cría, anidación comunal, poliandria). Hay otros dos miembros del género, el garrapatero de pico liso (*C. ani*) y el tijo mayor (*C. major*). Todas las tres especies se encuentran en los neotrópicos y son similares en apariencia y comportamiento social (Davis 1940, 1941; Skutch 1959; Koster 1971).

El tijo es un ave de tamaño mediano (70 g) con plumaje negro brillante, una cola larga y suelta, y un pico crestado. Es principalmente un forrajeador terrestre, alimentándose de insectos como Orthoptera, larvas de Lepidoptera, y Coleoptera; ocasionalmente toma frutos durante la estación seca; frecuentemente se les ve forrajeando cerca del ganado, el que espanta insectos e incrementa significativamente el éxito de forrajeo de las aves (Smith 1971). El vuelo es lento y laborioso, prefieren subir a las copas de los árboles y planear a áreas más distantes. Típicamente cantan en el vuelo, dando el típico canto de *tijo* de donde derivan su nombre costarricense. Esta especie vive virtualmente en todo tipo de hábitats en Costa Rica, excepto en los bosques, manglares y las tierras altas frías; son más abundantes en pantanos y vegetación secundaria pero también se les encuentra en sabanas, potreros, huertos, y otras áreas de agricultura.

La anidación es durante los meses más húmedos del año, cuando el crecimiento del pasto es mayor y los insectos son abundantes. En las regiones costeras del este, donde la lluvia cae durante casi todos los meses, se puede encontrar nidos durante todo el año. En áreas estacionales como Guanacaste, la anidación está restringida a la época lluviosa. Los nidos son grandes y voluminosas copas abiertas forradas con hojas verdes (fig. 10.28), a poca altura en los matorrales espinosos espumosos (v.g. *Mimosa pigra*) o en mayores alturas en los árboles (acacias con hormigas, *Chlorophora*, *Guazuma*, o *Citrus spp.*). Los huevos son azul turquesa cubiertos por una capa caliza blanca, y son bastante grandes para el tamaño del ave (11 g, o 17% del peso del cuerpo de la hembra). La incubación comienza con la puesta del último huevo y dura cerca de 13 días. Los pichones, altriciales, son alimentados con insectos de cuerpo blando; crecen sumamente rápido y pueden saltar fuera del nido cuando tienen 6 días de edad; vuelan a los 17 días y se independizan de la alimentación de los adultos como a las 6 semanas. Los juveniles se mantienen en asociación estrecha con los adultos de 9 a 12 meses y alcanzan la madurez sexual al año.

El aspecto más interesante de la biología de los tijos es su sistema de cría comunal. Las aves típicamente viven



Fig. 10.28 *Crotophaga sulcirostris*: a) Nido comunal cerca de un metro del suelo forrado con hojas verdes frescas de *Pithecellobium lanceolatum*. Finca Taboga. Cerca de Cañas, provincia de Guanacaste, Costa Rica. b) *Crotophaga ani*. c) *C. ani* en vuelo. Parque Nacional Corcovado, península de Osa, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

y crían en grupos que varían desde dos a ocho adultos. El grupo entero defiende un territorio común para la cría y la alimentación. Estos territorios son defendidos durante todo el año si hay alimento disponible, y la composición del grupo permanece de manera relativa estable. Los grupos típicamente consisten de igual número de machos y hembras que forman parejas durante la anidación. Construyen un único nido, y cada hembra deposita en él, de cuatro a ocho huevos para formar una nidada comunal. Todos los miembros del grupo contribuyen a la incubación y alimentación de los pichones. Los tijos son extremadamente sociales y cohesivos, descansando y durmiendo en contacto cercano, frecuentemente participando en el acicalamiento comunal.

Este cuadro en apariencia utópico, no lo es tanto cuando se examinan en detalle los costos y beneficios específicos de la anidación en grupo para cada individuo. Cada individuo difiere grandemente en cuanto al número de huevos que aportan al nido y en el tiempo y esfuerzo que gastan en la incubación y en el cuidado de los pichones (Vehrencamp 1977). Algunas hembras ruedan los huevos de otras fuera del nido, lo que beneficia grandemente a las que comienzan a poner de último, a la vez también incuban y alimentan los pichones menos frecuentemente que las demás. El comportamiento de las hembras que ponen de último es semejante a la estrategia del parasitismo de cría ya que por lo general son las más viejas del grupo, y se supone que una jerarquía de dominancia intrasexual dentro del grupo determina el comportamiento y el éxito relativo de reproducción de las diferentes hembras. Los machos,

además, no participan equitativamente en la nidada comunal. Es presumible que la propiedad de los huevos está distribuida en la misma forma que para las hembras si el emparejamiento es verdaderamente tan monógamo como parece. El esfuerzo de la incubación y el cuidado de los polluelos son también muy diferentes para los machos, de manera que el trabajo del macho con la mayor de huevos en el nido es igualmente mayor. De hecho, el macho emparejado con la hembra más vieja (la última en poner) realiza la mayoría de la incubación diurna y toda la incubación nocturna. Este macho parece ser dominante en todas sus interacciones dentro del grupo y se supone que una dominancia jerárquica intrasexual también determina el comportamiento y el éxito reproductivo final, así como la supervivencia de los machos dentro del grupo.

Por consiguiente, surge la pregunta sobre ¿cuál es la ventaja de la anidación en grupo, especialmente para los miembros menos exitosos (subordinados) del grupo? Vehrencamp (1978) intentó probar varias hipótesis populares sobre las posibles ventajas de la anidación en grupo: que los grupos tienen mejores territorios que las parejas; que los grupos tienen un éxito reproductivo general más alto que las parejas, debido a la mejor protección contra los depredadores, mayor eficiencia de forrajeo, o más rápida reanidación; y que la sobrevivencia de los adultos es mayor en los grupos; surgen las siguientes conclusiones:

1. Se encontró que los grupos grandes (tres o más parejas) se encuentran principalmente en crecimiento secundario y porciones pantanosas del área de estudio; las parejas solas y los grupos pequeños se encuentran en los potreros. La cobertura vegetal, el tamaño del territorio, y la altura del nido difieren significativamente en estos dos hábitats, aunque la abundancia de alimento durante la estación de cría fue similar. La densidad de aves en general fue cinco veces mayor en el hábitat de pantano que en el de potrero.

2. En general la tasa de depredación general en el nido fue similar en los dos hábitats y la de los grupos en el potrero fueron significativamente menor que la de las parejas, pero no hubo diferencias significativas en las tasas de depredación entre grupos y parejas en el pantano.

3. La fracción de pichones criados hasta la independencia fue similar para los dos hábitats. Los grupos en el potrero fueron menos exitosos en criar los pichones de lo que fueron las parejas, pero no hubo diferencia significativa en los juveniles criados por pareja para grupos grandes y pequeños en el pantano.

4. En ambos hábitats, las parejas fueron más propensas a intentar segundas nidadas que los grupos. Las segundas nidadas fueron mucho más frecuentes en el potrero que en el pantano.

5. El éxito reproductivo anual (juveniles/pareja/año) fue el mismo para todos los tamaños de grupos dentro de cada hábitat pero fue mayor en el potrero que en el pantano, debido a la alta frecuencia de segundas nidadas.

6. En los potreros, las oportunidades de sobrevivencia fueron similares para machos y hembras, pero en el pan-

tano, la sobrevivencia de adultos fue considerablemente más alta para hembras y para machos subordinados que para los machos dominantes. La causa de mortalidad de adultos en apariencia fue por depredadores en los nidos. Se supone que una alta tasa de depredación nocturna en los nidos bajos en los pantanos beneficia a las hembras y a los machos subordinados a expensas del macho dominante. En los pastos, los depredadores de nidos en árboles aislados quizás son, principalmente diurnos, siendo más altos los riesgos para todas las aves. Por consiguiente, las hembras y los machos subordinados aumentan sus oportunidades de sobrevivencia y su estado general de salud anidando en grupos en el hábitat de pantano. Los machos alfa, que anidan en el pantano, también se benefician de la situación de grupos vía el efecto de la destrucción de los huevos por la hembra si pueden emparejarse con la hembra dominante.

La estrategia de anidación comunal es compleja, con diferentes recompensas y costos para los miembros individuales del grupo dependiendo de su sexo y posición dentro del grupo y en el tipo de hábitat en que están anidando.

Davis, D. E. 1940. Social nesting habits of smooth-billed ani. *Auk* 57:179–218.

———. 1941. Social nesting habits of *Crotophaga major*. *Auk* 58:179–83.

Köster, F. 1971. Zum Nistverhalten des Ani. *Bonn Zool. Beit.* 22:4–27.

Skutch, A. F. 1959. Life history of the groove-billed ani. *Auk* 76:281–317.

Smith, S. M. 1971. The relationship of grazing cattle to foraging rates in anis. *Auk* 88:876–80.

Vehrencamp, S. L. 1977. Relative fecundity and parental effort in communally nesting anis, *Crotophaga sulcirostris*. *Science* 197:403–5.

———. 1978. The adaptive significance of communal nesting in groove-billed anis (*Crotophaga sulcirostris*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4:1–33.

Crypturellus cinnamomeus (Gongolona, Tinamú Canelo, Gallina de Monte, Yerre yerre, Rufescent Tinamou)

D. A. Lancaster

Desde el centro de México hasta Panamá hay cinco especies de gongolonas y Costa Rica es el único país en donde se encuentran todas. La gongolona serrana *Nothocercus bonapartei*, vive en tierras altas en todo el país: *Tinamú grande*, *Tinamus major*, prefieren los bosques húmedos en ambos lados de la cordillera; la gongolona pizarra, *Crypturellus boucardi*, asimismo prefiere los bosques húmedos pero está restringido en bosques densos de crecimiento secundario en arbustos hasta aproximadamente 1.000 m en ambas vertientes. El tinamú canelo, *C.*



Fig. 10.29 *Crypturellus cinnamomeus*: Adulto. Cerca de Playa del Coco, provincia de Guanacaste, Costa Rica (L. Wolf; Foto D. H. Janzen).

cinnamomeus (fig. 10.29), habita principalmente los bosques más secos, y a pesar de esta preferencia hay un traslape considerable y hasta se puede encontrar el tinamú grande en bosques de crecimiento secundario bajos y bastante densos, que es el hábitat más común para *C. soui*.

Raramente se encuentra el tinamú canelo en el bosque muy húmedo profundo y alto sino más bien en el borde del bosque, en los matorrales densos, y en los bosques de crecimiento secundario en regeneración.

El ámbito geográfico de *C. cinnamomeus* se extiende desde el centro de México (la especie más al Norte de tinamú) hacia el sur hasta el oeste de Costa Rica. Aquí se puede encontrar esta especie en el bosque tropical seco desde cerca del nivel del mar hasta el pie de la cordillera de Guanacaste y la Cordillera de Tilarán.

Las gongolonas son tan terrestres como cualquier grupo de aves que habitan los diferentes hábitats densamente cubiertos de vegetación en Centroamérica. El tinamú canelo, es uno de los más comunes de las cinco especies de América Central y de Costa Rica. Cuando se habla de tinamús, sin embargo, la aplicación de “común” es estrictamente relativa; cuando no están anidando, se puede recorrer los bosques pluviales por días y sin ver una sola. Aún, durante la anidación es más fácil oír las que verlas.



Fig. 10.30 *Crypturellus cinnamomeus*: Nido con siete huevos de color alhucema (lila pálida). Cerca de Bagaces, provincia de Guanacaste, Costa Rica, marzo de 1977 (foto D. H. Janzen).

En este tiempo del año, su quejumbroso silbido se puede oír todo el día, aunque con más frecuencia en las primeras horas y al atardecer. El melancólico canto que dura sólo 1-1,5 seg. generalmente consiste de un singular y plañidero silbido resonante, ya sea una larga nota o una nota con un “quebre” en el medio.

Un simple vistazo del tinamú canelo probablemente revelará su identidad; pues son de cuerpo muy robusto, de cuello relativamente largo y cabeza pequeña, y aparentemente casi sin cola. *C. cinnamomeus* es un ave de tamaño mediano aunque mayor que cualesquiera de las codornices. Su plumaje café rojizo no tiene un patrón definido aunque tiene barras negras, finas, en el lomo, el pico es negro, la garganta es blanca, y las patas son rojo coral.

De hábitos reservados, esta gongolona es más bien solitaria. Durante la época seca se nota su presencia por el susurro de las hojas causado por los pasos del ave o por la acción de barrido de su pico forrajeando por debajo de la hojarasca. A diferencia de muchas gallináceas, las gongolonas no buscan su alimento escarbando con las patas. Su dieta es más bien católica, y pasa su vida en tierra alimentándose, principalmente, de una amplia variedad de semillas, frutos que caen al suelo durante el año; y también forman parte de su dieta las larvas de lepidópteros, coleópteros, hormigas, y termitas.

El tinamú canelo no construye nido (fig. 10.30); pone sus lustrosos y purpúreos huevos rosados y sin marcas, directamente en el suelo, entre las gambas de un árbol o en la base de un tronco. Sólo los machos incuban, durante un período probablemente similar al de *C. boucardi* —16 días. El tamaño de la nidada es variable, generalmente de los dos a siete huevos. Los polluelos recién nacidos son altamente precoces y abandonan muy pronto el nido.

Como las demás gongolonas, el tinamú canelo vuela muy poco y lo hace sólo cuando es presionado por su depredador, para su protección confía en gran parte en su plumaje y comportamiento críptico. Se aparta con cautela del peligro cuando este se encuentra aun a algunas yardas de distancia, o se “congela” volviéndose inmóvil hasta que

el depredador haya pasado o está muy cerca, sólo entonces alza el vuelo. Su vuelo en estas circunstancias es muy sonoro y poderoso pero pobremente controlado; no vuela largas distancias, algunas veces sólo 30 yardas o menos.

El tinamú canelo es una especie estable, a pesar de la presión de la cacería, que es considerable, pues esta especie se desplaza con facilidad hacia los bosques de crecimiento secundario conforme este reemplaza los bosques más altos que han sido cortados para *milpas* o para madera.

Blake, E. R. 1977. *Manual of Neotropical birds*. Vol. 1. Chicago: University of Chicago Press.

Lancaster, D. A. 1964. Life history of the Boucard tinamou in British Honduras, part 1. Distribution and general behavior. *Condor* 66:165–81.

———. 1964. Life history of the Boucard tinamou in British Honduras, part 2. Breeding biology. *Condor* 66:253–76.

Leopold, A. S. 1959. *Wildlife of Mexico*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press.

Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1–430.

***Cyanocorax morio* (Piapia, Urraca parda, Brown Jay)**

N. F. Lawton

La piapia, la menos atractiva de las urracas neotropicales, no tiene crestas o plumajes vistosos que la adornen. Sin embargo, es un ave grande, ruidosa y conspicua que no teme al hombre y, consecuentemente, es fácil de estudiar. Se distribuye de forma amplia en hábitats alterados desde el Valle del Río Grande de México hasta las montañas de Bocas del Toro del Norte de Panamá. En años recientes, su ámbito se ha ido expandiendo hacia el norte hasta Texas y hasta los montes de Bocas del Toro en Panamá, en el Sur.

Aunque fue originalmente descrita en 1829 (*Pica morio* Wagler), aún no se entiende bien su situación taxonómica. De un género (*Psilorhinus*) compuesto por dos especies (*P. mexicanus* y *P. morio*), el ave fue degradada primero a un género monotípico (*P. morio*) y más recientemente a un subgénero de las urracas *Cyanocorax*. En las tierras bajas de Costa Rica las piapias en ocasión se unen en bandadas con las urracas copetonas (*Cyanocorax*) (*Calocitta formosa*), y en México se colectó un híbrido de estas dos formas (Pitelka, Selander, y Del Torro 1956).

Al igual que en muchos de sus congéneres, al nacer las piapias tienen anillos oculares, picos, patas, y pies amarillos y, conforme se envejecen, estas partes suaves se oscurecen en patrones característicos, haciendo posible identificar y calcular la edad aproximada de los individuos sin atraparlos o marcarlos con anillos de colores. Los informes, sobre la estructura y dinámica de la población, se pueden entonces obtener en un tiempo relativamente corto, poco usual inusual en poblaciones de aves.

Las piapias viven en bandadas, de poblaciones aparentemente estables durante todo el año; prefieren hábitats alterados, y sus territorios incluyen un mosaico de potreros, tapavientos, campos abandonados y bananales. El territorio hogareño de seis a diez miembros es de 3 a 5 ha, que defienden únicamente durante el apareamiento.

Como la mayoría de los córvidos, las piapias son omnívoras y forrajean en una gran variedad de hábitats. Las bandadas se trasladan en grupos de un hábitat a otro (v.g., desde potreros hasta los tapavientos) aunque forrajean individualmente; cuando están muy dispersas o en áreas de baja visibilidad, se mantienen en contacto vocal.

Las piapias forrajean a todos los niveles y despliegan una amplia variedad de técnicas. Cuando están alimentándose de insectos, quitan la corteza de las ramas o hurgan en la madera podrida de árboles caídos y son duchos en la caza de insectos voladores, frecuentemente volando en círculos detrás de su presa. A veces se posan en ramas quebradas y desde ahí hacen repentinas salidas, parecidas a las de los mosqueros, detrás de insectos voladores. Mientras forrajean cerca del piso del bosque, las piapias, a menudo, investigarán el envés de las hojas, atrapando arañas y pupas cuando las encuentran.

Aunque en las montañas frías, donde se les ha observado más de cerca, raramente se acercan al agua estancada, a menudo se les ha visto bebiendo en bromelias epífitas; y probablemente consiguen la mayor parte de su agua de frutos de una amplia variedad, silvestres como domésticos durante todo el año. Las piapias tienen mala reputación por sus ocasionales saqueos de los nidos de otras especies, y su constante merodeo en milpas y huertos.

El aspecto de la biología de la piapia que ha recibido la mayor atención es su comportamiento de anidación. Como informó Skutch (1935, 1960), las piapias anidan cooperativamente y tienen ayudantes en el nido. Recientemente, se ha llevado a cabo un estudio a largo plazo en Monteverde (Lawton 1979; Lawton y Guindon 1981), una comunidad de fincas lecheras (cerca de 1.500 m de elevación) en la Cordillera de Tilarán en el norte de Costa Rica. Algunos de los descubrimientos del estudio presentan notables diferencias con los estudios de Skutch que se deben, en parte, a la variación geográfica entre las poblaciones estudiadas. El estudiante debe leer los estudios pioneros de Skutch.

En Monteverde, la época de anidación es durante los meses de la época seca, de enero a mayo. Durante el cortejo y los meses de la construcción del nido de enero y febrero, los vientos alisios del Atlántico, que barren la zona, frecuentemente conducen una fría y punzante niebla delante de ellos, dominan el clima. Estas tormentas, llamadas *temporales*, persisten de 4 a 8 días y parecen complicar la selección del sitio del nido. En verdad, el efecto de los temporales sobre el sitio del nido fue bien demostrado en 1978, cuando a mediados de abril un inesperado temporal barrió la comunidad con vientos de fuerza de huracán. Diez, de doce nidos bajo observación en ese momento, fueron destruidos por los vientos.

Conforme progresa la época seca, la acumulación de aire caliente en la vertiente del Pacífico comienza a

detener los vientos alisios, y a disminuir la fuerza y frecuencia de los temporales. Es durante los meses calmados de marzo a mayo en que las piapias ponen sus huevos, nacen y se crían los pichones.

Generalmente una sola pareja de entre los miembros más viejos de la bandada, construyen los nidos. Los miembros jóvenes de la bandada ayudan a construir y ocasionalmente se sientan en el nido, pero sus esfuerzos son irregulares. En bandadas compuestas enteramente de aves de 1 y 2 años de edad, la construcción del nido es un asunto prolongado que puede durar hasta 3 meses.

Los nidos son, casi invariablemente, construidos en árboles aislados en potreros y la selección del sitio puede ser una respuesta a las presiones de depredación; en los pocos casos los nidos que fueron construidos en tapavientos, sufrieron daños de los depredadores y sorprendentemente en dos años sólo uno de más de treinta nidos construidos en árboles aislados falló debido a la depredación.

Durante el prolongado período entre la terminación del nido y la puesta, la permanencia de las hembras en éste va en aumento y emiten un canto quejumbroso que se puede oír hasta unos cuatrocientos metros de distancia. (Este extraño comportamiento, aún no se comprende y hace que los nidos sean localizados fácilmente, inclusive por los depredadores y si no resulta en la total aniquilación de la especie es uno de los secretos de la naturaleza). Con frecuencia, más de una hembra de la bandada canta simultáneamente, una en el nido y otra cerca. Mientras tanto, antes de la puesta de los huevos, a veces se ve a varios miembros de la bandada —en un caso cinco en un día— turnarse para posarse en el nido.

La puesta de los huevos y su propiedad dentro de las bandadas se encuentran entre los aspectos menos comprendidos, aunque de mayor importancia en el comportamiento de anidación de las piapias. En algunos nidos aparece más de un huevo por día, clara indicación de que más de una hembra ha contribuido a la puesta y se desconoce la frecuencia de este fenómeno. El promedio de la puesta en Monteverde (4,5) es cerca del doble de lo reportado por Skutch que sugiere que es un fenómeno poco común.

Hay gran variabilidad entre bandadas con respecto a la incubación y comportamiento de anidación. Es una bandada donde se supo que más de una hembra había puesto huevos, más de doscientas horas de observación mostraron que sólo un ave incubaba y cría. Por otro lado, en una bandada donde la propiedad de los huevos no estaba clara, pero donde era obvio que las aves estaban tirando las posturas de otras fuera del nido, tres de ellas compartieron los deberes de la incubación y de la cría. En ninguna de las dieciséis bandadas, observadas en un período de dos años, hubo, sin embargo, evidencia de que sólo una pareja participó en el cortejo, la copulación, la puesta de huevos, la incubación y la cría. Estas observaciones sugieren que en esta población hay múltiples aspectos de la anidación, y que existe la competencia intrabandadas. Todos los

miembros de la bandada alimentan los pichones, aunque hay grandes diferencias entre individuos en cuanto a la cantidad de alimento que cada uno aporta y cuándo. Lawton (s.f.) hace un análisis y una descripción cuantitativa del cuidado de los pichones y sugiere que las diferencias inter e intra-bandadas son el resultado de la composición de la bandada, su historia, y el probable nivel de anidación del individuo.

Lawton, M. F. 1979. The breeding behavior of the brown jay in Monteverde: A variable mating system. In manuscript.

———. n.d. Nestling care among brown jays: Inter- and intra-flock comparisons. In preparation.

Lawton, M. F., and Guindon, C. F. 1981. Flock composition, breeding success and learning among brown jays (*Cyanocorax* [*Psilorhinus*] *morio*). *Condor* 83:27–33.

Pitelka, F. A.; Selander, R. K.; and Del Torro, M. A. 1956. A hybrid jay from Chiapas, Mexico. *Condor* 58:98–106.

Schuch, A. F. 1935. Helpers at the nest. *Auk* 52:257–73.

———. 1960. *Life histories of Central American birds*. Pacific Coast Avifauna, no. 34. Berkeley: Cooper Ornithological Society.

Cypseloides rutilus (Vencejo de cuello castaño, Golondrina, Chesnut-collared Swift)

C. T. Collins

La golondrina (*Cypseloides rutilus*) se encuentra desde México a Perú y Bolivia, así como al este hacia Trinidad. Dentro de Costa Rica es más común en las tierras altas centrales y bordes de las montañas aunque también a veces se le ha visto en todas las tierras bajas (Slud 1964); esto refleja, en parte, su increíble movilidad. Las aproximadamente setenta y ocho especies de esta familia se encuentran entre las aves más aéreas, atrapando casi todo su alimento al vuelo y, en algunos casos, pasan la noche volando así como copulando al vuelo. Varían en tamaño, desde el diminuto vencejo enano de las palmeras (*Micropanyptila furcata*) de Venezuela, que puede pesar solo 6-7 g, hasta llegar a varios gigantes, incluyendo al golondrón o golondrina de cuello blanco (*Streptoprocne semicollaris*) del oeste de México, cuyo peso es casi de 180 a 200 g. el vencejo de cuello castaño es uno de los seis especies de tamaño mediano a pequeño (20.2 g) que coexisten en Costa Rica (Collins 1968).

Entre los vencejos, hay muy pocas diferencias en cuanto a la coloración del plumaje como es típico en la especie que nos ocupa. En este caso, el macho tiene un collar completo, café rojizo que se expande ventralmente hasta incluir la mayor parte del pecho superior y la garganta; las hembras típicamente carecen del color castaño pero en ocasiones tienen un collar parcial, rara vez com-

pleto, o una franja en la nuca. Los juveniles, al contrario de lo que se afirma en varias publicaciones, tienen un collar parcial y bordes castaños distintivos en muchas de las plumas de la coronilla y la nuca. La coloración castaña no se ve por lo general en el campo, a menos que el observador sea lo suficientemente afortunado de estar situado por encima de los vencejos o que los vea contra un fondo oscuro; la silueta de estas aves es poco más que una imagen negra. Sus alas distintivamente delgadas y de manera uniforme aguzadas, y su cola más larga, los diferencian de las varias especies de vencejos *Chaetura* con los que con frecuencia se encuentran. Sólo su tamaño podría ser de alguna utilidad para separarlos de las otras dos especies de *Cypseloides*, *C. cherriei* de 23 g y *C. cryptus* de 30 g.

Los vencejos de los géneros *Cypseloides* y *Streptoprocne* forman la característica subfamilia Cypseloidinae. Todos sus miembros muestran una marcada afinidad por el agua como un ingrediente esencial de su ecología de anidación y de reposo. Las especies más grandes anidan en los salientes musgosos debajo de cataratas, y atraviesan estas torrentes para alcanzar su húmedo y oscuro santuario. Las especies más pequeñas tienden a construir sus nidos de musgos, helechos, y material vegetal similar en superficies de rocas oscuras sobre un estanque o en la zona de salpique alrededor de pequeñas cataratas. Quizás por estas circunstancias, las nidadas tienden a ser pequeñas, dos huevos para *C. rutilus*; los polluelos permanecen en el nido aproximadamente 40 días. El crecimiento de los pichones es más lento que en una especie de tamaño similar de *Chaetura* (Collins 1968). Estos nidos y sitios de descanso parecen ser menos accesibles a los depredadores y el éxito de anidación es mayor que para otros vencejos. La sobrevivencia de los adultos es también muy alta (83%; Collins 1974), y algunos individuos alcanzan edades de 20-25 años o más.

Como otros vencejos, el de cuello castaño pasa todas las horas de luz del día en el aire, donde captura toda o la mayor parte de su alimento de los muy abundantes artrópodos que constituyen una forma de plancton aéreo. Estas aves se alimentan de una amplia variedad de tipos y tamaños de insectos y, como otros vencejos, probablemente toman arañas que vuelan con ayuda de sus telas cuando están disponibles. Para *C. rutilus*, el máximo tamaño de sus presas parece ser de cerca de 10 mm de longitud (Collins 1968) y las presas de los vencejos más grandes parecen ser igualmente mayores, lo que quizás constituye una forma de división del recurso. También es probable que los vencejos se ubiquen en diferentes zonas según la distribución por tamaño de sus presas preferidas. Este tópico se está estudiando en la actualidad (Collins, en prep., Hespeneide 1971, 1975, en prep.) y podría contribuir en mucho para solucionar los problemas de coexistencia en un ambiente aéreo. Para más detalles sobre el vencejo de frente manchada, *C. cherriei*, ver Collins (1970).

Aunque su movilidad hace que el estudio de los vencejos sea a veces frustrante, aún queda mucho que aprender, especialmente en Costa Rica.

- Collins, C. T. 1963. The "downy" nestling plumage of swifts of the genus *Cypseloides*. *Condor* 65:324-28.
- . 1968. The comparative biology of two species of swifts in Trinidad, West Indies. *Bull. Florida State Mus.* 11:257-320.
- . 1974. Survival rate of the chestnut-collared swift. *Western Bird Bander* 49:10-13.
- . 1980. The biology of the spot-fronted swift in Venezuela. *Am. Birds* 34:852-55.
- Hespenheide, H. A. 1971. Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, with special reference to the Tyrannidae. *Ibis* 113:59-72.
- . 1975. Selective predation by two swifts and a swallow in Central America. *Ibis* 117:82-99.
- Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and Ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1-430.

***Dendroica petechia* (Reinita Amarilla, Cazadora amarilla, Cazadorcita, Mangrove Warbler, Yellow Warbler)**

H. Wagner

La reinita o cazadora amarilla o reinita de manglar (fig. 10.31) como se les dice a la razas tropicales, es una rareza entre las especies migratorias. Algunas de las razas geográficas son migratorias, dejando los trópicos para anidar en la zona templada del norte; muchas de las razas geográficas residen en los trópicos durante todo el año. Los residentes tropicales se encuentran exclusivamente en manglares excepto en islas, donde, se supone que, al ser liberados de las presiones de competencia les permite vivir en muchos diferentes hábitats. En la isla de Cozumel, en la Península de Yucatán, la raza residente se encuentra en todos los hábitats *excepto* en los manglares. Los migrantes se encuentran en manglares pantanosos hasta cierto grado pero, también se les encuentra en la mayoría de los otros hábitat tropicales, especialmente en bosques de crecimiento secundario y en árboles semiáridos y no se encuentran en el interior del bosque. En algunas localidades, tanto la reinita amarilla como la reinita de manglar se encuentran en los manglares, algunas veces una o la otra pero nunca las dos juntas. La reinita amarilla vista en Costa Rica desde mediados de agosto hasta mediados de mayo.

La cazadora amarilla representa un problema taxonómico. Hay tres grupos de razas bien definidos (algunas veces considerados como dos o tres especies): el grupo de las migratorias norteamericanas *D. p. aestiva* con la cabeza totalmente amarilla; el grupo residente de cabeza castaña, *D. p. erythrorhoda* (verdaderas reinitas del manglar); y la igualmente residente, de cara más o menos rufa, *D. p. petechia* (reinitas doradas) de las Indias Occidentales, los Galápagos, y la Isla del Coco. Ciertamente, las dos formas de Costa Rica (residentes del manglar y migratorias amarillas) son especies ecológicamente diferentes (Slud 1964). En Costa Rica, las reinitas migratorias amarillas son comunes desde las tierras bajas hasta ele-



Fig. 10.31 *Dendroica petechia*, adulto. Costa Rica (foto F. G. Stiles).

vaciones medias en ambas vertientes; prefieren matorrales bajos y áreas abiertas con árboles y arbustos dispersos. Las del manglar son comunes en manglares a lo largo de la vertiente del Pacífico y, muy localmente, en la vertiente del Caribe.

El ámbito de las reinitas de manglar coincide en gran parte con el de ese tipo vegetacional en el Nuevo Mundo y sin embargo, no se extienden al este más allá de Venezuela. Esta especie se encuentra en las Islas Galápagos, en la mayor parte de las Indias Occidentales, Florida, y hacia el norte hasta donde se extienden los manglares en el Golfo de California y en el Golfo de México. La reinita amarilla anida en la mayor parte de Norteamérica, hasta Alaska.

Tanto la amarilla como la de manglar, son principalmente insectívoras, buscando insectos en la corteza, follaje, y raíces de árboles y arbustos. En ocasiones, atrapan insectos voladores, a menudo revoloteando en un lugar por varios segundos. También se les puede ver forrajeando en el lodo en los manglares durante la marea baja.

El dimorfismo sexual existe solamente en el plumaje de los machos adultos de las reinitas de manglar y las amarillas: la reinita de manglar tiene una capucha o gorra castaña y rayas en el pecho y la panza; la reinita amarilla solo tiene el rayado castaño. Las hembras de la reinita de manglar se distinguen por el tinte rufo de la corona y la cara, por lo menos en Costa Rica. Las reinitas de manglar son también más grandes que las amarillas (11-12 g vs. 8-10 g).

Ambas reinitas son territoriales todo el año. En la estación cuando están anidando sus territorios contienen una sola ave, macho o hembra. Aunque las hembras y machos inmaduros pueden defender sus propios territorios durante esta época, con frecuencia se unen a bandadas de especies mixtas. El plumaje de los juveniles de algunas razas norteamericanas de las amarillas es particularmente opaco y raramente son territoriales. Se ha postulado (Morton 1976) que, por llegar más tarde en el año debido al trayecto de migración más largo es más ventajoso para esos individuos permanecer irreconocibles para dueños de con-específicos de territorios y por lo tanto evitar la agresión que tendrían que soportar para establecer un territorio marginal.

La reinita de manglar anida desde abril hasta julio. El nido, situado generalmente en una horqueta de un

arbusto o árboles una copa compacto de fibras de plantas forrada de material y vegetal suave. Esta especie reconoce huevos ajenos dentro de su nido —en este caso de piuses. La reinita amarilla construye un nuevo nido directamente encima del viejo, tapando el anterior y se ha encontrado nidos de tres a cuatro capas. La nidada es de dos a cinco huevos blanco verdosos con manchas pardas. La incubación comienza con la puesta del último huevo y dura de 11 a 12 días. Ambos padres alimentan a los pichones con insectos lo que continúa después que abandonan el nido, 11 a 12 días después de la eclosión, a menos que se les moleste. Los pichones siguen dependiendo de sus padres para su alimentación después de abandonar el nido hasta que sean autosuficientes.

La mortalidad en aves pequeñas como reinitas de manglar es muy alta en el huevo, pichones y estadios avanzados debido a la depredación por hormigas, serpientes, y por otras especies de aves. La mortalidad en adultos es mucho más baja, aunque los riesgos durante la migración pueden ser un factor significativo en la mortalidad.

- Morton, E. S. 1976. The adaptive significance of dull coloration in yellow warblers. *Condor* 78:423.
 Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1–430.

Eumomota superciliosa
(Bobo, Pájaro Bobo, Bobo de cejón, Momoto de ceja celeste, Turquoise-browed Motmot)
 S. M. Smith

El pájaro bobo de cejas (fig. 10.32) es uno de los pájaros más hermosos de Costa Rica. Entre sus más llamativos aspectos se encuentran la ancha “ceja” turquesa, la típica máscara negra de los momotos, delineada bajo de turquesa, el listón negro de la garganta bordeado también de turquesa, y las dos plumas largas en forma de paleta, curvadas hacia atrás. La cabeza y el pecho son verdes oliva, la panza es anteada, y la espalda castaña vivo. Este es un momoto relativamente pequeño, pesando aproximadamente 60-65 g.

Estos bobos alcanzan su límite sur en Costa Rica, donde están restringidos al bosque tropical seco de Guanacaste y el norte de Puntarenas. Aquí se les encuentra en terrenos áridos abiertos y orillas de bosques, a menudo conspicuamente posados en alambres de teléfono o en postes de cercas a lo largo de las carreteras. Cuando están alarmados, columpian sus colas de lado a lado con péndulos, un patrón de comportamiento típico de muchos momotos. Su patrón de vuelo es ondulado.

Por encontrarse en el mismo orden que los martines pescadores, los bobos anidan en huecos en la tierra, especialmente en taludes de riachuelos y a orillas del camino.



Fig. 10.32 *Eumomota superciliosa*: Adulto con plumas de la cola desarrolladas totalmente. Provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto F. G. Siles).

Sus túneles pueden ser de más de 1,5 m de longitud, ambos sexos participan en la excavación, incubación, y alimentación de los pichones; las nidadas son generalmente de tres a cuatro huevos. Los jóvenes son altriciales y no abandonan la cueva sino hasta cerca de 4 semanas después de nacer, generalmente alrededor de julio, y siguen dependientes de sus padres por lo menos otras 4 semanas.

El canto de esta especie es muy variado, quizás el más común es un “jonc” algo parecido al pito de la locomotora a la distancia. Otro llamado común, frecuentemente emitido por más de un pájaro se puede describir como “kawukawuk” y que generalmente se repite en coro, especialmente al amanecer y al anochecer.

El pico de estos bobos es largo y fuerte, pues se alimentan de insectos grandes y arañas y a menudo atrapan reptiles pequeños como lagartijas y serpientes. Se ha observado que, aves jóvenes inexpertas y criadas en cautiverio, rechazan ramas pintadas por semejar el patrón generalizado de la culebra coral. Aparentemente esta especie no tiene que “aprender” a evitar esa presa mortal.

Aunque las plumas centrales típicas de los adultos son desnudas entre la base y las puntas en raqueta, su forma original no es así: al principio hay una lámina completa aunque las bárbulas que se perderán son más cortas y más flojamente pegadas al vaquis que las permanentes a ambos lados de la pluma. Aunque con frecuencia he visto a mis bobos, criados a la mano, peinando las plumas de sus colas, no los he visto eliminar las barbas centrales de este modo, sino que las raspan contra las perchas en su jaula. Sospecho que, en la naturaleza, la pierden de la misma manera.

- Orejuela, J. E. 1977. Comparative biology of turquoise-browed and blue-crowned motmots in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Living Bird* 16:193–208.

- Skutch, A. F. 1947. Life history of the turquoise-browed motmot. *Auk* 64:201-17.
- Smith, S. M. 1975. Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. *Science* 187: 759-60.
- . 1977. The behavior and vocalizations of young turquoise-browed motmots. *Biotropica* 9:127-30.

***Fregata magnificens* (Rabihorcado Magno, Tijereta, Tijerilla*, Magnificent Frigatebird)**
R. W. Schreiber

Los Fregata (fig. 10.33) pertenecen a una familia pantropical, exclusivamente marina. Dos especies están restringidas a ciertas islas (*Fregata andrewsi* a la Isla Christmas, Océano Indico, y *F. aquila* a la Isla Ascención, Atlántico central). *F. magnificens* (que está ampliamente distribuida en el Caribe, el Golfo de México, varias localidades en el Atlántico, la costa del Pacífico entre Baja California y Perú, y las Islas Galápagos. *F. minor* (fregata grande) es simpátrica con *F. magnificens* en las Galápagos y se le encuentra en los océanos Pacífico e Indico, a menudo, también simpátricamente con *F. ariel* (fregata menor) en aproximadamente la mitad de los sitios de anidación, aunque *F. minor* se extiende algo más hacia el norte y se necesitan más datos sobre localidades de anidación, tiempo de anidación, y mecanismos de aislamiento.

En Costa Rica, el rabihorcado, en apariencia, es un visitante no anidante presente en grandes números durante todo el año. La especie es en extremo abundante alrededor de Puntarenas (donde los machos adultos constituyen el 70-90% de la población) y en el Golfo de Nicoya (con preponderancia de machos); muchas descansan en Cabo Blanco (algunas veces hasta un 30% o más de hembras). En general las fregatas son más abundantes en el Pacífico que en la costa caribeña.

La familia es muy unida; todos los miembros tienen tarsos y patas en extremo pequeños. Todos son básicamente negros con algo de blanco en el pecho, sobre todo en las hembras y en los juveniles, quienes tienen también cabezas blancas. El color café está presente en los jóvenes de algunas especies. La bolsa gular roja, inflable, para el despliegue de los machos, indica actividad de cortejo. La familia está adaptada a una alimentación altamente especializada, atrapando peces voladores y calamares en la superficie del agua. Nunca entran en el agua en forma natural. Varias especies pesan entre 800 y 1,700 g, extremadamente liviano para un ave con una envergadura de 2 m, y la carga del ala es menor que en cualquier otra ave conocida. Las alas son largas y puntiagudas y la cola es profundamente bifurcada, mostrando el característico

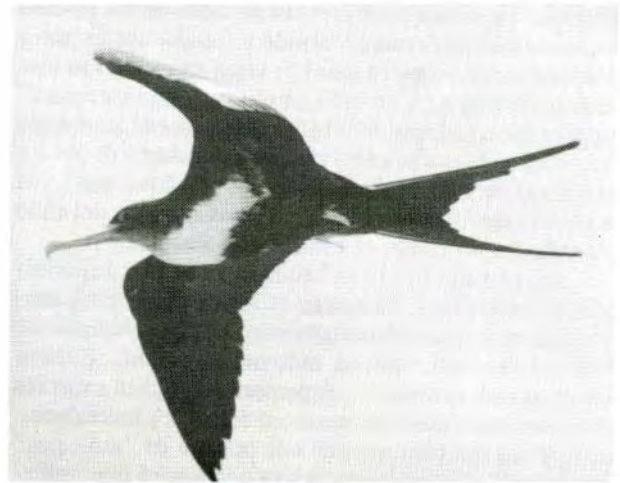


Fig. 10.33 *Fregata magnificens*: Adultos con alas ligeramente viradas hacia abajo empezando su zambullida (foto R. W. Schreiber).

perfil de vuelo. El coracoides y la fúrcula están fusionados al esternón, el único caso encontrado en aves. La identificación de campo de las varias especies es frecuentemente muy difícil, y los principales mecanismos de aislamiento entre las especies son el tamaño del pico, color del anillo ocular, y su comportamiento.

Si bien se desconoce el tamaño de la población de la mayoría de las especies, es probable que quinientas mil parejas hagan que *F. magnificens* sea la especie más abundante, aunque no hay colonias individuales de cualquier especie que cuenten con más de diez mil parejas. Sólo existe un total de diez mil individuos de *F. aquila* y menos de mil parejas de *F. andrewsi*. La destrucción de hábitat y los gatos, ratas, cerdos y otros depredadores por el hombre, causan severos problemas a la población.

Las fregatas anidan en arbustos, y los vientos constantes parecen ser importantes en la elección del sitio del nido, puesto que tienen dificultades para aterrizar y despegar. Raramente pasan períodos prolongados en el aire y prefieren descansar en la noche, aunque a veces se les encuentra lejos de tierra. Se desconocen los patrones de migración para la mayoría de las especies, aunque *F. ariel* del Pacífico Central migra a favor del viento hacia el Pacífico Oriental durante el primer año de vida antes de retornar a sus islas de anidación. Construyen sus nidos en colonias alrededor de los machos en despliegue y tanto los machos como las hembras cuidan del nido con gran celo y comparten los deberes de incubación, aunque el macho consigue el material del nido y la hembra lo construye. El huevo único es grande, pero frágil, y requiere de cerca de 55 días de incubación. Los pichones, de lento crecimiento, son dependientes de sus padres durante seis meses; después de abandonar el nido, vuelven en las noches y son alimentados principalmente por la hembra durante 14 meses más entre los períodos más largos de dependencia en aves. La estrategia de anidación requiere documentación adicional, pues los machos pueden tener una época de celo cada año y las hembras cada dos años. Los machos son considerablemente más pequeños que las

* N. del E. Especies de Muscivora y de la rapaz Elanoides son llamadas tijerillas y tijeretas, respectivamente.

hembras. La mayor parte de la mortalidad de los jóvenes ocurre cuando aún están en el nido o cuando comienzan a independizarse. Las fregatas y otras especies marinas están adaptadas a un errático patrón de “auge o escasez” con respecto a la disponibilidad de alimentos dependientes de su retardada madurez (inicio de la anidación de los 5 a los 8 años), larga vida (probablemente 40 años o más), y al potencial reproductivo bajo. Todos los aspectos del ciclo de anidación necesitan de estudios adicionales.

Las fregatas tienen un hábito espectacular de parasitar otras aves para alimentarse. (Cleptoparasitismo), aunque el papel de este comportamiento dentro del régimen de alimentación total necesita más investigación. Existen diferencias en el nivel de cleptoparasitismo, en especies diferentes, entre edades y sexos en diferentes localidades. Las fregatas también asumen una postura de “asolearse” cuya función es totalmente desconocida pero que probablemente está relacionada con la termorregulación.

- Harrington, B. A.; Schreiber, R. W.; and Woolfenden, G. E. 1972. The distribution of male and female magnificent frigatebirds, *Fregata magnificens*, along the Gulf coast of Florida. *Am. Birds* 26:927–31.
- Nelson, J. B. 1976. The breeding biology of frigatebirds: *A comparative review*. *Living Bird* 14:113–55. (This “review” contains a great deal of inaccurate data with much speculation and should not be viewed as the definitive statement on the family.)
- Sibley, F. C., and Clapp, R. B. 1967. Distribution and dispersal of central Pacific lesser frigatebirds *Fregata ariel*. *Ibis* 109:328–37.
- Stiles, F. G., and Smith, S. M. 1977. New information on Costa Rican waterbirds. *Condor* 79:90–97.

***Galbula ruficauda* (Jacamar de cola café, Gorrión de Montaña, Rufous-tailed Jacamar)**

T. W. Sherry

Una de las razones por las que los aficionados a las aves van a los Neotrópicos es para observar al gorrión de montaña. El color brillante, azul-verde iridiscente de su cabeza, parte de la espalda y plumas centrales de la cola, su pico largo y curvado hacia arriba, y la persecución espectacular de insectos en hábitats abiertos le han merecido más comentarios en la literatura que a la mayoría de las demás aves tropicales. El pecho es de un rico color herrumbre al igual que la barriga y los dos pares de plumas externas de la cola; en el macho la garganta es blanca y en la hembra café rojizo claro. Skutch (1963) describió los jacamares como “electrificados con alto voltaje”. “Imagine, -dice,-a un pequeño y resplandeciente colibrí agrandado al tamaño de un estornino sin perder su delicadeza o brillantez”.

Skutch (1963) y Slud (1964) describieron el hábitat y la distribución de *Galbula ruficauda* en Costa Rica. Es principalmente un ave de tierras bajas, alcanzando cerca de

los 1.000 m de elevación en ambas costas, la del Atlántico y la del Pacífico, pero no vive en la parte norte de la Provincia de Guanacaste. Se le encuentra en regiones boscosas pero, prefiere breñales, las orillas de bosques talados, riberas arbustivas densas en riachuelos, y arboledas de crecimiento secundario cerca del bosque o dentro de él. Skutch (1963) indicó que gusta de bosques poco alterados en el Pacífico suroeste del país. Si sus preferencias de hábitat están relacionadas más con el comportamiento de forrajeo o los requisitos de anidación, no está establecido aún (ver abajo).

Filogenéticamente, la situación de los jacamares es incierta en el sentido de que, por lo general, se les considera muy emparentados con los bucónidos, y que ambas familias se ubican en el orden Piciformes por ejemplo (con tucanes, capitónidos, y carpinteros), pero tanto los jacamares como los bucos pueden estar más estrechamente emparentados con los Coraciiformes (bobos, “todies”, martín pescadores, y los merópidos del Viejo Mundo) con base en la similitud de las proteínas en la clara de los huevos (Sibley y Ahlquist 1972). *Galbula ruficauda* pertenece a la superespecie de *G. galbula*, que incluye cinco especies parapatricas.

Las aves costarricenses pertenecen a la subespecie de barbilla negra (variablemente), *G. r. melanogenia* (Haffer 1974). La familia, en su totalidad, consta de ocho géneros y dieciséis especies, de las que trece pertenecen a complejos o superespecies, indicando así la radiación bastante reciente, en el Pleistoceno, de la familia a nivel de especie (Haffer 1974). El otro jacamar costarricense, *Jacamerops aurea*, es monotípico. Es bastante diferente de *Galbula*, más grande (66.8 g, N=3, vs 27 g, N=14, para *Galbula*; Sherry, datos no publ.) es un habitante de bosques que se encuentra ampliamente distribuido a lo largo del Neotrópico, aunque no es muy común. *Jacamerops* tiene el pico más corto, más ancho y más curvo que *Galbula* y recibe el mismo nombre vulgar de gorrión de montaña.

La selección de presas merece discutirse debido a la morfología poco usual y los espectaculares vuelos de forrajeo de *Galbula*. No se puede dejar de notar sus embates ocasionales detrás de mariposas como *Morpho*. Un recuento y revisión más detallados sobre la selección de presas, morfología y comportamiento de forrajeo de los jacamares será publicado próximamente (Sherry, en preparación; Sherry y De Vries, en prep.). Es común que, el gorrión de montaña persiga insectos voladores en persecuciones con frecuencia acrobáticas, y un ave tiende a volver a una percha temporalmente favorecida antes de nuevas persecuciones (Skutch 1937, 1963; Slud 1964). Es menos conocida su costumbre de arrebatar presas de la vegetación (Sherry, en prep.). También los he visto unidos a bandadas de hormigueros en el sotobosque primario en las tierras bajas caribeñas de Costa Rica. Pero, *Galbula* se destaca, principalmente, como depredador de insectos grandes, ágiles y de cuerpo blando —Lepidóptera, Odonata y algunos Hymenóptera y Díptera— en las orillas del bosque. Probablemente hay varias características morfológicas relacionadas con esta persecución de insectos

tos: alas largas y relativamente angostas, y una cola larga y totalmente desarrollada para obtener agilidad durante el vuelo (ver descripción del mosquero, *Terenotrichus erythrurus*).

El pico largo del gorrión de montaña, que parece mejor adaptado como abrecartas que para capturar insectos, es su característica morfológica más distintiva. Se han propuesto tres hipótesis para explicar su longitud y forma: (1) que está adaptado principalmente para lidiar con himenópteros venenosos (Fry 1970b). La longitud del pico debe mantener a los insectos ponzoñosos lejos de la cara además de proporcionar una palanca para golpearlos contra la percha. (2) Mecánicamente, las puntas de un pico se pueden mover más rápido, en relación con la fuerza muscular, mientras más grande sea el radio (longitud del pico), facilitando de esta manera la captura de insectos ágiles al vuelo (Lederer 1975). (3) Skutch (1963) recalzó la importancia que tienen los lepidópteros y odonatos en la dieta del gorrión de montaña, destacando la adaptabilidad del pico para capturar y manejar presas de cuerpo y alas grandes. Un pico largo serviría entonces para alcanzar el cuerpo del insecto y asegurarlo, a pesar de las largas alas. Estas tres hipótesis no se excluyen mutuamente. La fragilidad del pico permitiría un movimiento más rápido, pero excluiría la captura de presas que necesitan de picos fuertes y trituradores (ver descripción del buco o monjita cariblanca, *Monasa morphoeus*).

Los apuntes sobre las presas de *Galbula* son abundantes, aunque fragmentados. (Skutch 1937, 1963; Fry 1970 a,b; Haverschmidt 1968; Burton 1976; hespenheide, inédito; Sherry, inédito; y Remsen, com. pers.). Estas aves se alimentan de una gran variedad de insectos. Unos cuantos homópteros, hemípteros, dípteros, coleópteros y lepidópteros adultos se encuentran comúnmente en su dieta, predominando los odonatos e himenópteros, en general. Mientras que Fry recalzó la importancia de los himenópteros, especialmente los tipos venenosos, Skutch se inclinó por los odonatos y los lepidópteros. Yo creo que la diferencia no estriba en el trabajo realizado sobre diferentes especies, en localidades geográficas diferentes, sino en las distintas estaciones durante las que se llevaron a cabo las observaciones. Skutch investigó jacamares en época de anidación, los cuales probablemente incluyen formas grandes —lepidópteros y adonatos— en la dieta para lograr una eficiencia en el traslado de los polluelos. Los jacamares pueden coordinar la anidación para que corresponda con los picos de abundancia de estos insectos. Los datos de Fry (1970b) muestran que los polluelos fueron alimentados proporcionalmente con más lepidópteros y adonatos que lo que consumieron los adultos. Los odonatos y lepidópteros juntos dominaron las dietas de los polluelos en un nido que observé en la Finca La Selva, Costa Rica, en mayo de 1978, mientras que rara vez he visto adultos tomando estas presas fuera de la época de anidación. En ciertos hábitats o partes del ciclo de anidación las aves sí toman muchos himenópteros como abejas *Euglossa*, a juzgar por los restos de estos insectos en los túneles de anidación (F. Stiles, com. pers.).

Aunque no existen datos concretos, los jacamares en apariencia no seleccionan los lepidópteros al azar. Skutch (1937, 1963) encontró que rara vez, o quizás nunca, toman mariposas helicónidas, supuestamente porque son desagradables al paladar; he visto a estas mariposas (o sus mímicas) volando impunemente muy cerca de estas aves. Dos observaciones confirman la evolución del mal sabor en las mariposas (Sherry y De Vries, en prep.): Una mariposa ninfálica *Nessaea aglaura* fue capturada y rechazada una vez por gorriónes adultos en un nido; y otra ninfálica adulta (*Catagramma bugaba*) aún estaba viva cuando fue rechazada por un jacamar que la había atrapado. Se supone que su sabor desagradable obligó al ave a rechazarla viva y apta para la reproducción, confirmando esta característica evolutiva por medio de la selección individual. En otra ocasión, unos gorriónes de montaña capturaron a mariposas *Morpho cypris* dos veces y fallaron otras dos veces, lo que indica que pueden cazar, aunque con dificultad, lepidópteros que se cuentan como hábiles voladores.

Varios informes, muy interesantes, tratan sobre equivalentes del jacamar o sus competidores cercanos. Fry (1970a,b) sostiene que los abejeros (*Meropidae*) son los equivalentes de *Gabulidae* en el Viejo Mundo según la convergencia morfológica; de plumaje y la similaridad de la dieta. Este autor también hace un estudio detallado de *Meropidae* (Fry 1969). Burton (1976) compara y contrasta la relación entre el forrajeo y la dieta con respecto a la morfología de dos especies simpátricas: el jacamar del paraíso (*Galbula dea*) y el alas de golondrina (*Chelidoptera tenebrosa*, *Bucconidae*) en Surinam, dos especies muy similares ecológicamente.

Skutch (1937, 1963, 1968, y referencias incluidas) discute la biología de cortejo y anidación en detalle. Los jacamares construyen sus nidos, excavados generalmente en riberas verticales o muy inclinadas o entre raíces desenterradas, y también algunas veces en termiteros. Estas masas de raíces desenterradas son un sitio importante para los jacamares en áreas planas de Costa Rica y las brechas abiertas por los árboles caídos son un buen sitio de forrajeo (F. Stiles, com. pers.). Anidan solitariamente en hoyos de 0,3 a 0,5 m que algunas veces vuelven a usar en anidaciones siguientes. En Centroamérica, por lo general ponen los huevos de marzo a junio. Skutch ha observado, en Costa Rica, nidadas de dos y tres huevos, de cuatro huevos en Guatemala y Venezuela; F. Stiles (com. pers.) también ha visto nidadas de tres y cuatro huevos, el período de incubación de 19 a 23 días es largo para piciformes de tamaño similar pero, apenas bueno para coraciformes anidadores en huecos. El período de anidación es de 18-26 días para *G. ruficauda* y algunas pruebas sugieren que la duración del período de anidación depende tanto de las condiciones ecológicas locales como de la época del año o de las dos (Skutch 1963). Los polluelos llaman insistentemente desde el nido después de los seis días de nacidos, pero esto, aparentemente, no afecta la depredación sobre los nidos, puesto que los predadores mayores (mamíferos) no son estimulados por estas vocalizaciones.

El dimorfismo en los plumajes ha ayudado al estudio de los papeles reproductivos sexuales. Skutch (1963) observó que ambos sexos incuban y alimentan a los polluelos, pero que las hembras incuban durante la noche. Este autor también observó en los adultos diferencias en el comportamiento de alimentación de los polluelos. Los machos acarrearón alimento más a menudo y con regularidad cazaron más cerca del nido que las hembras. Precisamente he observado este patrón en un nido en Finca La Selva, Costa Rica; la hembra de este nido también tendía a retomar con presas más grandes (Odonata) que el macho. No se conoce, en el caso de que este sea un patrón consistente, **porque el macho tiende a quedarse más cerca del nido que la hembra.**

- Burton, P. J. K. 1976. Feeding behavior in the paradise jacamar and the swallow-wing. *Living Bird* 15: 223–38.
- Fry, C. H. 1969. The recognition and treatment of venomous and non-venomous insects by small bee-eaters. *Ibis* 111:23–29.
- . 1970a. Convergence between jacamars and bee-eaters. *Ibis* 112:257–59.
- . 1970b. Ecological distribution of birds in north-eastern Mato Grosso State, Brazil. *An. Acad. Brasil. Ciênc.* 42:275–318.
- Haffer, J. 1974. Avian speciation in tropical South America. *Publ. Nuttall Ornithol. Club* 14:1–390.
- Haverschmidt, F. 1968. *Birds of Surinam*. London: Oliver and Boyd.
- Lederer, R. J. 1975. Bill size, food size, and forces of insectivorous birds. *Auk* 92:385–87.
- Sibley, C. G., and Ahlquist, J. E. 1972. A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.* 39:1–276.
- Skutch, A. F. 1937. Life history of the black-chinned jacamar. *Auk* 54:135–46.
- . 1963. Life history of the rufous-tailed jacamar *Galbula ruficauda* in Costa Rica. *Ibis* 105:354–68.
- . 1968. The nesting of some Venezuelan birds. *Condor* 70:66–82.
- Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1–430.

***Geotrygon montana* (Paloma-perdiz Rojiza, Ruddy Quail Dove)**

A. F. Skutch

Las quince especies de palomas perdices del género *Geotrygon* son palomas terrestres, fornidas, parecidas a las perdices, de los bosques tropicales de América. La más ampliamente distribuida y exitosa es la paloma-perdiz rojiza (*fig. 10.34*), que se encuentra en los bosques húmedos desde el sureste de México hasta Bolivia y Paraguay y también en las Antillas Mayores —una de las



Fig. 10.34 *Geotrygon montana* moribundo: Atrapado en una rama axilar de un bejuco trepador. Finca La Selva, distrito de Sarapiquí, (foto A. Cry).

pocas aves terrestres que comparten estas islas con el continente tropical americano. En Costa Rica se le encuentra desde las bajuras del Caribe y el Pacífico Sur hasta los 1.100 m. El macho es principalmente café castaño; la hembra es más parda y oliva.

Estas palomas se ven con más frecuencia caminando sobre el suelo cubierto de hojas en la sombra profunda del sotobosque, cabeceando y con el pico fuertemente inclinado hacia abajo. Si se asustan tratan de escapar a la detección caminando rápidamente hacia la vegetación encubridora, o, volando bajo hasta perderse entre los árboles. Son capaces de vuelos largos y sostenidos, que emplean en ocasiones para cruzar claros. Con la destrucción de bosques antiguos se adaptan a los bosques de crecimiento secundario alto, y pueden hasta salir a forrajear aún en los terrenos desnudos y sombreados de los patios caseros. Su alimento consiste de bayas caídas, semillas, y pequeños invertebrados, todos tomados del suelo.

El llamado de la paloma-perdiz rojiza es un “cuuu” bajo y quejumbroso, que se oye principalmente de marzo a junio, emitido desde el suelo o una percha, raramente de una altura mayor de 7 m, y que puede continuar por muchos minutos a razón de cerca de 20 llamados por minuto. El “cuuu” se confunde fácilmente con el de la paloma de pecho gris o yuré gris, (*Leptotila cassinii*), que habita los mismos bosques pero que entra en claros y charrales menos tupidos mucho más frecuentemente. Las palomas perdices rojizas no se juntan en bandadas sino que se les ve solas o en parejas.

En el Valle de El General, estas palomas ponen huevos desde febrero a agosto, y el pico de la época de cría es desde abril a julio, cuando el bosque está húmedo por las lluvias frecuentes. Para su nido, que puede estar desde 45 cm del suelo y raramente tan alto como 3 m, en casi cualquier sitio capaz de soportar esta descuidada y floja

estructura. Un sitio favorito es la ancha superficie de una fronda de palma caída aprisionada horizontalmente en la maleza de sotobosque. A menudo estas palomas construyen con más seguridad en las hojas vivas, gruesas y apiñadas de un aroide, helecho, o bromelia que crece sobre un tronco o sobre una roca. Frecuentemente escogen la cima de un tocón bajo en descomposición o las ramas entrelazadas de arbustos y enredaderas. La plataforma ligeramente cóncava del nido está compuesta de ramitas muertas y pecíolos, cubierta con hojas pequeñas que pueden ser verdes o cafés y mientras la incubación está en progreso le agregan más hojas.

Como en la mayoría, pero de ninguna manera en todos los miembros de la familia, las palomas perdices ponen dos huevos que a su vez son diferentes de los de otras palomas por ser más o menos color gamuza y sin manchas. Aparentemente correlacionado con esta coloración menos conspicua, dejan el primer huevo sin cubrir la mayor parte del tiempo hasta que ponen el segundo, cerca del mediodía más de 24 h después. (Muchas palomas se sientan sobre su primer huevo blanco durante este intervalo.) Esta paloma incuba de acuerdo con el patrón general de los demás miembros de la familia, con el macho aceptando una larga sesión diurna de 8 a 9 horas, la hembra desde media tarde hasta que su compañero la releva a la mañana siguiente; se turnan sólo dos veces al día. El período de incubación de sólo 11 días es excepcionalmente corto para palomas, muchas especies de las cuales toman 2 semanas o más para sacar sus huevos.

Los pichones son alimentados de igual forma que las demás palomas, por regurgitación del buche. Al principio, cuando están aún sin vista son alimentados uno a la vez; pero luego de que abren los ojos insertan el pico en lados opuestos del progenitor y reciben su alimento simultáneamente. Conforme crecen, el número de comidas por día disminuye en frecuencia, aunque en apariencia, aumenta en volumen. El desarrollo de los pichones es tan rápido que permanecen en el nido sólo 10 días, a cuya edad son expertos voladores. Si se les molesta, a los 8 días de edad, pueden saltar del nido y alejarse caminando. Un mes después de la partida de los pichones, la pareja puede restaurar el viejo nido y poner de huevo.

Entre las adaptaciones que hacen de las palomas perdices rojizas habitantes altamente exitosos de bosques tropicales infestados de depredadores, están la coloración de los huevos colorante en vez de blancos), un nido pequeño e inconspicuo que mantienen limpio tragando las cáscaras vacías y toda la excreta (conducta excepcional entre las palomas), y también los períodos extremadamente cortos de incubación y anidación. Los despliegues de distracción con frecuencia prolongados de la pareja, o las "lesiones simuladas" pueden alejar los enemigos fuera del alcance de los huevos o de los polluelos. Sin embargo, de diecisiete nidos de éxito conocido, sólo cinco o 29,4% se libraron de los ataques de los depredadores.

Skutch, A. F. 1949. Life history of the ruddy quail-dove.

Condor 51:3-19.

Wetmore, A. 1968. The birds of the Republic of Panamá, part 2. *Smithsonian Misc. Coll.*, vol. 150.

Herpetotheres cachinnans (Guaco, Laughing Falcon)

A. F. Skutch

El plumaje y la voz hacen que este gavián fornido, de cortas alas cortas y larga cola, sea muy fácil de reconocer (fig. 10.35). En ambos sexos el plumaje dorsal y el de las alas es café oscuro, y la cola es negruzca, cruzada por cuatro o cinco franjas anchas blancas. La cabeza, extremadamente grande, y todas las partes de abajo son blancas, o casi todas de este color, excepto por una ancha máscara negra que cubre las mejillas y se extiende hasta la parte trasera del cuello. El nombre vernacular "guaco" es una buena reproducción de su fuerte vocalización que se oye desde lejos, repetidamente, suena como *va-co, va-co*, es un sonido "hueco" misterioso, especialmente cuando se le oye de noche. (Este llamado a veces se confunde con el del halcón collarejo del bosque *Micrastur semitorquatus*, que es más bien similar en tono pero de diferente fraseología). El rápido *ja-ja-ja*, que suena como una débil risa humana, se oye con menos frecuencia porque es menos estridente. Otras veces, su canto suena como *jau-jau-jau*, y *jau-jau*, y *vac-vac*; y a distancias cortas se oyen notas bajas guturales.

El guaco se encuentra, en bosques húmedos y en regiones boscosas desde el norte de México hasta el norte de Argentina y en Centroamérica en ambas costas hasta más (raramente) cerca de 1,800 m. Es un ave de vuelo lento, que, a menudo, se ve a la orilla del bosque o en claros, perchando conspicuamente en un tocón o rama; donde no se le persigue, a menudo se le puede observar largos ratos. Desde su alto mirador, escudriña la maleza o hierba buscando las serpientes que son, con raras excepciones, su único alimento. Al divisar una, ataca de picada con gran fuerza y al atraparla lo primero que hace es arrancarle de un sólo tajo la cabeza, una sabia precaución, puesto que las



Fig. 10.35 *Herpetotheres cachinnans*: Con pichón emplumado en el hueco de un árbol grande del bosque. Costa Rica (Dibujo de A. F. Skutch).

serpientes corales y otras especies venenosas están incluidas en su dieta. Ocasionalmente, cae sobre una serpiente demasiado grande para ser subyugada y apresuradamente se retira. Por lo general, sin embargo, se alza con la víctima decapitada y la transporta horizontalmente entre sus garras para devorarla en una percha alta, o quizás llevarla a su nido; muy raramente atrapa roedores pequeños.

Los pocos registros de anidación sugieren que el guaco prefiere un hueco amplio, a gran altura, en un árbol grande (fig. 10.35), pero en regiones donde las condiciones no son las deseadas, puede usar un hueco en un risco o el nido voluminoso y abierto de un halcón o caracara. Aparentemente, el guaco pone un único huevo grande, profusamente moteado por manchas café.

Siguiendo un guaco que llevaba una serpiente, descubrí un nido en un hueco a cerca de 30 m de altura en un árbol inmenso, en el borde del bosque, en el Valle de El General. En este nido había un único polluelo, cubierto por una pelusa colorante, y que ya tenía una máscara negra como la de sus padres. Todo el día, uno de ellos, probablemente la hembra, lo cuidaba, ya sea de pie a la entrada o vigilando desde una rama cercana. Cada mañana y tarde, el otro llevó una culebra decapitada y se la entregó a su compañero, quien la colgó sobre una rama alta mientras que ambos entonaron un fuerte y prolongado dueto que parecía un himno de victoria. A menudo y después de una larga espera, la hembra compartió la carne de la serpiente con su pichón. Una tarde, un toluuco (*Eira barbara*) trepó por el tronco; antes de que yo pudiera espantarla, esta gran comadreja mató al pichón, sin embargo, la espanté antes de que pudiera comérselo. Retornando a su nido después de un intervalo, la madre quien había visto al mamífero ascender a su nido sin poder ayudar, devoró a su polluelo antes de que su compañero regresara con la serpiente de la tarde.

El guaco beneficia a todas las aves pequeñas, comiéndose las culebras que tanto depredan sus nidos, y al hombre matando las serpientes venenosas.

Skutch, A. F. 1971. *A naturalist in Costa Rica*. Gainesville: University of Florida Press.

Wetmore, A. 1965. The birds of the Republic of Panamá, part 1. *Smithsonian Misc. Coll.*, vol. 150.

Iridoprocne albilinea (Golondrina de rabadilla blanca, Golondrina, Mangrove Swallow)

R. Ricklefs

La golondrina de rabadilla blanca, es un miembro pequeño (13-16 g) del grupo de golondrinas *Tachycineta-Iridoprocne*, cuyos representantes en los Estados Unidos son *I. bicolor* (golondrina de árbol) y *T. thalassina* (golondrina verdeviolácea). Esta golondrina está distribuida a lo largo de las tierras bajas costeras de Centroamérica, desde

Sonora y Tamaulipas, en México, hasta el este de Panamá. Hay una población aislada en el noroeste de Perú.

Estas golondrinas forrajean en áreas abiertas, generalmente justo sobre la superficie de lagos, ríos grandes y bahías, en ocasiones sobre pantanos y praderas abiertas, y raramente sobre el dosel de bosques que bordean las mayores corrientes de agua. Las golondrinas comen pequeños insectos voladores, que cazan al vuelo. La mayor parte de su dieta probablemente consiste de adultos de especies de insectos con larvas acuáticas, aunque los estómagos de dos individuos colectados por Henry Hespénheide en Guanacaste, Costa Rica, en julio de 1968 contenían hormigas voladoras, otros himenópteros, homópteros, abejones en aproximadamente ese orden de abundancia.

Las golondrinas de rabadilla blanca anidan durante la estación seca y en la transición entre las estaciones seca y lluviosa. En Panamá central, ponen los huevos entre enero y abril, y los jóvenes pueden ser alimentados hasta julio. El inicio de la cría está marcado por la dispersión de las bandadas, compuestas normalmente de cuatro a varias docenas de individuos; aparentemente son monógamas. Las parejas defienden los sitios de sus nidos y posiblemente territorios extensos de alimentación. Los nidos están muy espaciados, a menudo en huecos o grietas en árboles o tocones que emergen del agua, pero en la actualidad generalmente colocan los nidos en edificios, postes del alumbrado, etc., y se adaptan con facilidad a las cajas-nido.

La nidada normal es de tres a cinco huevos, la incubación dura 16 días, y los jóvenes permanecen en el nido entre 3 y 4 semanas. El éxito de la anidación tal vez dependa de la disponibilidad de alimento, que puede aumentar conforme progresa la estación. Los jóvenes que nacieron tarde en la estación de anidación en Panamá en 1968 fueron mucho más pesados que aquellos de crías tempranas ese mismo año.

La tasa de anidación de los adultos está regida por el ambiente termal, particularmente a la humedad y la radiación solar. En tardes calientes, asoleadas y húmedas los adultos vuelan cerca del 50% del tiempo, comparado con cerca del 100% poco después del amanecer y antes del anochecer. Quizá el vuelo esté limitado por la tasa de evaporación refrescante.

Aparentemente, las observaciones de una pareja de golondrinas en la Isla de Barro Colorado, Panamá, sugieren que los adultos subdividieron su área de alimentación de acuerdo con la disposición de alimento capturado. Cuando estuvieron alimentando sus pichones, los adultos se alimentaron cerca del nido y cuando estaban forrajeando para sí, restringieron sus actividades a áreas de 200-300 m del nido.

Después de emplumar, los jóvenes permanecen dentro del área de anidación de los padres durante 20-25 días y son alimentados, a una razón, gradualmente, decreciente, por lo menos, durante otros 10 a 15 días. Si la primera cría tiene éxito, puede seguir una segunda nidada cerca de un mes después que los primeros abandonan el nido (un ciclo total de anidación de 70 días). Probablemente, no crían más de dos nidadas en el año.

Después del final de la época de anidación, las golondrinas de rabadilla blanca se congregan en pequeñas bandadas y no migran a distancias largas, aunque no hay información sobre la extensión de su dispersión local cuando no están anidando. No se conocen los factores inmediatos y últimos que estimulan el inicio y fin de la época de anidación.

Pocas especies de aves explotan el hábitat aéreo en el que forrajean las golondrinas de rabadilla. Los mosqueros se alimentan más cerca de la ribera, y principalmente consumen presas mayores. Los martines vuelan más alto sobre la superficie y quizá capturen presas mayores. Las libélulas, las golondrinas y las avispas pueden competir por sitios de anidación. Los depredadores, posiblemente, incluyen accipítridos y tanto serpientes como mamíferos, pueden tener acceso a algunos nidos.

Ricklefs, R. E. 1971. Foraging behavior of mangrove swallows at Barro Colorado Island. *Auk* 88:635-51.
 ———. 1976. Growth of birds in the humid, New World tropics. *Ibis* 118:179-207.

***Jacana spinosa* (Jacana Centroamericana, Mulita, Cirujano, Gallito de agua, Northern Jacana)**

D. A. Jenni

Dondequiera que uno encuentra vegetación acuática flotante en Costa Rica, en lagos, pantanos, estanques, represas o en ríos, se puede encontrar la jacana norteña o americana anidando (fig. 10.36). Cuando está caminando, su cuerpo café borgoña, el cuello y la cabeza negruzcos, son algunas veces, asombrosamente, crípticos. Parches amarillo brillante —pico, espuelas carpaes, y un zarzo en la frente— contrarrestan el aspecto críptico. Cuando una jacana extiende sus alas en despliegue o en el vuelo, revela plumas primarias y secundarias amarillo brillantes (algunas veces amarillo limón). Estos llamativos colores hacen que las aves sean, súbitamente, conspicuas y son análogos a los relampagueantes colores de las alas de los saltamontes. Aunque viven en vegetación acuática flotante en todo el territorio de Costa Rica, anidan en su mayoría en áreas estacionalmente inundadas en Guanacaste, y anidan aquí y en otras localidades con dos marcadas estaciones, durante la estación lluviosa después que los niveles de agua comienzan a subir (Jenni 1982). Cuando los niveles del agua se mantienen bastante constantes todo el año, pueden anidar en cualquier mes, como en el estanque del CATIE (IICA) cerca de Turrialba (Jenni y Collier 1972). Aun donde anidan todo el año hay definitivos, pero temporales e irregulares picos en la actividad de anidación. Esos picos, a diferencia de los de Guanacaste, no son, obviamente, controlados por los patrones de lluvias.



Fig. 10.36 *Jacana spinosa*: con las alas abiertas. Turrialba, Costa Rica (foto T. Mace).

Todas las especies en esta familia circuntropical (Jacanidae), tienen dedos grandemente elongados como una adaptación para caminar, alimentarse, y anidar en plantas acuáticas flotantes. El nido, construido sobre el agua, es una simple plataforma hecha de cualquier vegetación que esté disponible cerca del sitio, simplemente recogen tallos y hojas que compactan; no hay movimientos complejos de tejido. Aunque los movimientos de construcción del nido son conspicuos, el nido, en sí, varía desde una ligera acumulación a una modesta pila de plantas acuáticas. En algunos lugares con poca vegetación flotante, pueden limpiar un área de un metro o más alrededor del nido, que es temporalmente conspicuo. La nidada es de cuatro huevos y las pérdidas en el nido son muy grandes, en algunos años el 100% de los nidos se pierden. Las gallinas de agua roban los nidos de las jacanas, y los niveles altos de las aguas, y los nidos flotantes inestables tal vez causan muchas pérdidas, pero la mayor parte de las pérdidas son inexplicadas.

En las jacanas, los típicos papeles de los sexos son al revés de los de las demás aves. Los machos construyen totalmente el nido, incuban y cuidan de los polluelos y algunas veces los cargan bajo sus alas, especialmente, durante las lluvias fuertes (Jenni y Betts 1978). Las hembras hacen algunos movimientos de construcción del nido (aparentemente con propósitos de despliegue solamente) y en ocasiones “montan guardia” en la vecindad de

los polluelos mientras que los machos se alimentan en otra parte. Los jóvenes precoces nunca son alimentados por los adultos sino que tienden a alimentarse más rápidamente cuando los acompaña un macho. Los polluelos jóvenes abandonados mueren de hambre. Los adultos proveen importantes servicios contra los depredadores, defendiendo a los polluelos de las gallinas de agua, tortugas, caimanes, y humanos. El comportamiento antidepredador incluye fuertes y estridentes vocalizaciones. La mayoría de los despliegues son acompañados de vocalizaciones conspicuas (Jenni, Gams, y Betts 1974).

A menudo, se ven las jacanas alimentándose en campos inundados de caña de azúcar, en pastos, y en praderas lejos de hábitats aptos para la anidación. En Turrialba hay, a menudo, tantas aves desarrolladas y plumaje maduro que no están anidando, descansando en el lago y alimentándose en prados cercanos (incluyendo un campo de fútbol) como las hay anidando en el lago. Las jacanas se alimentan, principalmente, de insectos cosechados en la superficie de la vegetación, pero es frecuente que se alimenten de los óvulos y semillas tiernas de ninfeas o lotos.

Los cuatro huevos son puestos a razón de uno por día (aproximadamente cada 24,5 a 25 h), y la incubación efectiva, aproximadamente de 28 días, no comienza sino cuando la nidada está completa. Las hembras, a menudo, comienzan a poner unas segundas nidadas o a reponer nuevos de 7 a 10 días después de completar la primera nidada. El intervalo mínimo entre cada nidada que se haya registrado es de 4 días. Los huevos son bastante pequeños ($x = 7,9$ g) comparado con el peso de las hembras anidantes ($x = 160,0$ g), las que promedian cerca del 75% más pesados que los machos ($x = 91,4$ g). El tamaño mayor de las hembras, se cree que es una adaptación para aumentar el tamaño de la nidada, en vista de la alta pérdida de huevos, es, probablemente, también, el resultado evolutivo de competencia intrasexual de las hembras. Las hembras dominan a los machos en la mayoría de las situaciones sociales. La partida de hembras invasoras en respuesta a los despliegues de un macho territorial, es, quizá, porque el despliegue del macho, simultáneamente, anuncia su estado de emparejado.

El sistema de apareamiento poliándrico de la jacana norteña es el ejemplo mejor conocido de poliandria simultánea (Jenni 1974). Cada macho defiende un pequeño territorio de alimentación y anidación del que excluye a todos los demás machos. Cada hembra defiende los territorios adyacentes de uno a cuatro machos contra de todos los intrusos coespecíficos, incluyendo los machos vecinos con quienes tiene lazos simultáneos. Aunque el establecimiento inicial de relaciones poliándricas a veces es consecutivo en Guanacaste, los lazos entre una hembra y sus machos persisten a través de la época de anidación. En Turrialba, los lazos persisten indefinidamente, o hasta que se cambian algunos individuos. En otros sistemas poliándricos de aves, las hembras típicamente abandonan los primeros machos, los que incuban y crían solos a los polluelos. En la jacana norteña, las hembras no abandonan a los machos después de poner los huevos, sino que continúan en su compañía y vigilan las actividades territoriales.

Las hembras proveen nidadas de reposición, hacen de centinelas y atacan los posibles depredadores. Los lazos de la pareja perduran y las hembras ponen segundas nidadas para los machos cuando los polluelos alcanzan de 12 a 16 semanas de edad. El sistema poliándrico se basa en la interacción entre el macho y la hembra. Los machos forman los lazos de pareja comportándose subordinadamente hacia cualquier hembra que sea capaz de excluir a todas las otras hembras de su territorio. El número de machos por cada hembra varía estacional, anual y localmente, y en respuesta a cambios en la calidad del hábitat, con respecto al tamaño de territorio del macho. En Turrialba, el promedio a largo plazo es de 2 a 3 machos por hembra, aunque casi siempre hay una o más hembras monógamas presentes. En Guanacaste, la razón aumenta desde uno al comienzo de la época de anidación hasta 2,5 machos por hembra antes de que la vegetación se vuelva demasiado densa para posteriores observaciones.

Aunque los machos algunas veces incuban huevos y sacan polluelos que sin duda son genéticamente suyos, la paternidad es, a menudo, incierta. Las hembras pueden copular hasta con cuatro diferentes machos dentro de solo una hora, es evidente que algunas hembras copulan, más a menudo, con el macho que recibe la nidada que con otros machos. Aunque la paternidad no está garantizada para machos poliándricos, casi siempre hay una certeza que ese macho haya engendrado los polluelos. La copulación es conspicua; la monta dura hasta un minuto o más, aunque el contacto cloacal dura solo 2 ó 3 segundos.

Dado que las tasas de anidación, empollamiento y abandono del nido son muy bajas, no ha sido posible probar adecuadamente la hipótesis de que las hembras con más machos tienen más éxito en criar más hijos. (Hipótesis de la ventaja de la hembra) o la hipótesis de que los machos que "comparten" su hembra con otros machos tienen más hijos que machos monógamos (hipótesis de la ventaja del macho). El que el número de machos por cada hembra sea una consecuencia directa de la interacción entre hembras y el que los machos no jueguen ningún papel en determinar si las hembras monógamas o poliándricas ocupan su territorio, va en contra de la hipótesis de la ventaja del macho. No hay pruebas para apoyar la hipótesis de que la poliandria en la jacana norteña es una consecuencia de una razón de sexos desviada.

Costa Rica es el límite sur de la jacana norteña* y la jacana del sur (*J. jacana*) se encuentra desde el centro de Panamá y jacana negra aparentemente es el equivalente ecológico de la forma norteña y, aunque es poco conocida, es muy similar en cuanto a comportamiento y organización social (Osborne y Bourne 1977). En Panamá, las jacanas son negras, aunque las de las partes más sureñas de su ámbito son café claro similar a las del norte. Las formas sureñas y norteñas se traslapan a lo largo del lado Pacífico del Oeste de Panamá y el extremo sur de Costa Rica.

* N. del E. La jacana norteña se conoce también de Panamá occidental y es frecuente en las lagunas cercanas a David.

Aunque hay pocas jacanas en el área, es posible que las dos especies pueden entrecruzarse (Betts 1973). Sin embargo, los supuestos híbridos podrían ser inmaduros de la forma sureña. Este problema permanece sin estudiar, y la posición de estas jacanas en esta región quedaría sin resolver.

En Africa hay dos jacanas, una en la India y sur de Asia, que traslapa con la jacana cola de faisán (*Hydrophasianus chirurgus*), que habita hacia el norte hasta Peking. Hay otra especie en el norte de Australia.

Betts, B. J. 1973. A possible hybrid wattled jacana × northern jacana in Costa Rica. *Auk* 90:687–89.

Jenni, D. A. 1974. Evolution of polyandry in birds. *Am. Zool.* 14:129–44.

———. 1982. Comparison of territory establishment in seasonal and permanent breeding populations of the American jacana, *Jacana spinosa*. *Ecology*, in press.

Jenni, D. A., and Betts, B. J. 1978. Sex differences in nest construction, incubation, and parental behaviour in the polyandrous American jacana (*Jacana spinosa*). *Anim. Behav.* 26:207–18.

Jenni, D. A., and Collier, G. 1972. Polyandry in the American jacana (*Jacana spinosa*). *Auk* 89:742–65.

Jenni, D. A.; Gambs, R. D.; and Betts, B. J. 1974. Acoustic behavior of the northern jacana. *Living Bird* 13:193–210.

Osborne, D. R., and Bourne, G. R. 1977. Breeding behavior and food habits of the wattled jacana. *Condor* 79:98–105.

Mionectes oleaginea* (Mosquerito Ojeroso, Mosquero ocráceo, Tontillo, Ochre-bellied Flycatcher)

T.W. Sherry

Skutch (1960) hábilmente describió el poco llamativo plumaje de este Mosquerito (*Mionectes oleaginea*, Tyrannidae) que es esencialmente verde oliva con un pecho peculiar inferior y abdomen amarillo ocre. Se le distingue fácilmente, sin embargo, por su hábito de sacudir un ala a la vez sobre su espalda. Los tiránidos, en general, son conocidos por una espectacular radiación adaptativa durante el largo período cuando Sur América estaba aislada de otros continentes (Keast 1972). Aunque hay muchos “mosqueritos” omnívoros, este mosquerito es un producto particularmente poco común de esta radiación, por ser esencialmente frugívoro (ver adelante). Meyer de Schauensee (1966) reconoce tres especies de *Pipromorpha* y dos de *Mionectes*.

Uno encuentra el mosquerito ocráceo en bosques profundos, arboledas y orillas poco densas, y en claros

adyacentes cuando hay frutos a la disposición (Skutch 1960; Slud 1964). En la Amazonia, donde es ampliamente simpátrica con su congénere *M. macconnelli*, sin embargo, *M. oleaginea* es raro que habite dentro del bosque primario (Willis, Wechsler, y Oniki 1978). *M. oleaginea* se encuentra desde el Sur de México hasta Perú, Bolivia, y Brazil así como en Trinidad y Tobago (Meyer de Schauensee 1966). En Costa Rica es común desde las tierras bajas de ambas costas hasta cerca de los 1.500 m de elevación (Slud 1964), pero es más abundante en las tierras bajas. Dentro del bosque se le encuentra en el sotobosque, excepto cuando en ocasiones acompaña una bandada mixta de especies hacia niveles más altos (Slud 1964), aunque por lo general son solitarios.

Aunque fundamentalmente es frugívoro, esta ave come algunos insectos (Skutch 1960; Haverschmidt 1968; Hesperheide, datos sin publ.). *M. oleaginea* come una gran variedad de frutos: muérdago (Loranthaceae), *Zanthoxylum*, *Alchornea*, y *Siparuna* (Skutch 1960); *Farama*, *Heliconia*, *Cephaelis*, algunas Araliaceae, Araceae, Palmae (F. Stiles, com. pers.); y *Clusia* y Melastomataceae (Sherry, datos sin publ.), por lo que su pico no es ancho como el de la mayor parte de los mosqueros aunque es casi tan profundo como ancho. El tontillo ojenido carece de los rictales que caracterizan a la mayoría de los mosqueros insectívoros (v.g., de *Terenotriccus erythrurus*, el mosquerito colirufio).

Este mosquerito es más parecido a los saltarines (Pipridae) y a los colibríes (Trochilidae) que a la mayoría de los mosqueros, debido a la total liberación de los machos de sus deberes como padres. Estas aves dependen mucho de frutos y néctar, recursos que encuentran y recogen fácilmente las hembras. Tanto Skutch (1976) como Willis, Wechsler y Oniki (1978), argumentan que la fuerte depredación en el nido entre algunos frugívoros y nectarívoros tropicales ha obligado a las hembras a alejar a los machos de los sitios de anidación. Los machos podrían también competir con las hembras por alimentos cerca de los sitios de anidación (Willis, Wechsler y Oniki, 1978). Especialmente si sus recursos quedan sin defender, entonces los machos “liberados” podrían mejor incrementar su eficacia a través de la autopublicidad (Emlen y Oring, 1977; Bradbury, 1981). Los machos solitarios despliegan para atraer hembras hasta siete meses del año (marzo-setiembre en Centroamérica) en una lisa de 10 a 30 m de diámetro, usando muchas perchas, usualmente dentro de 15 m del suelo (Skutch 1960). Las hembras, atraídas por los cantos poco musicales y repetitivos de los machos, copulan y se retiran para criar los jóvenes solas; el sistema de apareamiento es promiscuo.

Las “asambleas de cortejo explosivas”, una situación intermedia en la evolución de las asambleas de cortejo (Bradbury 1981), describen mejor la dispersión de los mosqueritos ojenido machos. Los machos despliegan en forma similar a las especies en las asambleas de cortejo, y aunque ocasionalmente forman asambleas locales (yo he observado al menos seis machos en despliegue dentro de cerca de 0,5 ha en Finca La Selva, Costa Rica; ver también Willis, Wechsler y Oniki 1978), a menudo están tan

* N. del E. *Pipromorpha*, de algunos autores. Estrictamente, tontillo se aplica a *Elaenia flavogaster*.

ampliamente dispersos que no se oyen uno al otro. La liberación del macho de los deberes hogareños es una condición necesaria aunque no suficiente para la formación de la *asamblea* de cortejo y su mantenimiento (Bradbury 1979). De manera geométrica, los machos virtualmente nunca se deben *beneficiar* del despliegue comunal (v.g., en asambleas de cortejo); sólo la dispersión de las hembras, en particular en ámbitos hogareños grandes harían que la agrupación fuera la mejor estrategia para los machos, puesto que las hembras preferirían grandes concentraciones de machos (Bradbury 1979). Los factores ecológicos que determinan el tamaño del ámbito hogareño de la hembra —por ejemplo, dispersión y abundancia de frutos— no se conocen pero, se supone que son variables, puesto que la dispersión de machos varía localmente. Los mosqueritos ojenidos son, sexualmente, monomórficos tal vez por estar ausente la selección sexual que operaría en una *asamblea* de cortejo. (Emlen y Oring 1977).

Skutch (1960) describe la anidación y cría en detalle. Las hembras construyen nidos colgantes (hasta 4 m de altura) en forma de pera de un bejuco, rama pequeña, o raíz aérea, generalmente a la orilla de una quebrada y muy cerca de un soporte sólido o tocándolo como un árbol o banco musgoso. En Centroamérica, frecuentemente disimulan la localización del nido con musgos verdes brillantes o hepáticas; *M. macconnelli* construye nidos que son similares a los de *M. oleaginea* excepto por el camuflaje (Willis, Wechsler, y Oniki 1978). Las hembras son tímidas cerca del nido y el período de incubación de 19-21 días es similar al de otros mosqueros con sitios de anidación relativamente seguros (colgando y/o al lado de una corriente). El tamaño de la nidada es de 2,7 huevos en *M. oleaginea* (N = 23; Skutch 1976) y 3 en *M. macconnelli* (N = 9 Willis, Wechsler, y Oniki 1978) alto para ambos casos de especies con nidos colgantes. Las hembras alimentan los pichones por regurgitación. No se conoce la cantidad de insectos que consumen las hembras mientras están poniendo y alimentando a sus polluelos aunque la tasa de crecimiento de los de *M. macconnelli* es baja para la familia (Willis, Wechsler y Oniki 1978), lo que sugiere una menor insectivoría y mayor frugivoría en relación con otras especies de mosqueros.

En Costa Rica, *M. olivaceus*, de elevaciones medias, es esencialmente un análogo de *M. oleaginea*, excepto que el primero por lo regular migra a las tierras bajas cuando no está anidando (F. Stiles, com. pers.). *M. olivaceus* es tal vez más insectívoro que *M. oleaginea* aunque también consume frutos pequeños (v.g., *Trema*, Melastomataceae, *Heliconia*, y *Urera*—F. G. Stiles, com. pers.). Este anda en bandadas más que el mosquerito ojenido y sus hábitos de anidación son similares a los de *M. oleaginea*, pero puede ser monógamo según las observaciones de ambos sexos en el sitio del nido (F. G. Stiles, com. pers.).

Snow y Snow (1979) han publicado un excelente artículo que trata sobre la historia natural y el sistema social de estos mosqueritos en Trinidad, y es en su mayoría complementario aunque más exhaustivo que ésta mi presente contribución.

Bradbury, J. W. 1981. The evolution of leks. In *Natural selection and social behavior*, ed. R. D. Alexander and D. Tinkle, pp. 138–69. New York: Chiron Press.

Emlen, S. T., and Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215–23.

Haverschmidt, F. 1968. *Birds of Surinam*. London: Oliver and Boyd.

Keast, A. 1972. Ecological opportunities and dominant families, as illustrated by the Neotropical Tyrannidae (Aves). *Evol. Biol.* 5:229–77.

Meyer de Schauensee, R. 1966. *The species of birds of South America and their distribution*. Philadelphia: Livingston.

Skutch, A. 1960. *Life histories of Central American birds: Families Vireonidae, Sylviidae, Turdidae, Troglodytidae, Paridae, Corvidae, Hirundinidae and Tyrannidae*. Pacific Coast Avifauna, no. 34. Berkeley: Cooper Ornithological Society.

———. 1976. *Parent birds and their young*. Austin: University of Texas Press.

Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1–430.

Snow, B. K., and Snow, D. W. 1979. The ochre-bellied flycatcher and the evolution of lek behavior. *Condor* 81:286–92.

Taylor, M. A., Jr. 1977. A classification of the tyrant flycatchers (Tyrannidae). *Bull. Mus. Comp. Zool.* 148:129–84.

Willis, E. O.; Wechsler, D.; and Oniki, Y. 1978. On behavior and nesting of McConnell's flycatcher (*Pipromorpha macconnelli*): Does female rejection lead to male promiscuity? *Auk* 95:1–8.

***Monasa morphoeus* (Monja Cariblanca, Julío, White-fronted Nunbird)**

T. W. Sherry

La monja cariblanca (*Monasa morphoeus*) es un miembro prominente y conspicuo de la avifauna costarricense. Tan temprano como en 1863, Bates anotó, en su *Naturalista en el Río Amazonas*, lo sociales y activas que eran las monjas cariblancas en contraste con los otros bucónidos (Bucconidae), que se caracterizan por un “temperamento aburrido e inactivo”. El cuerpo de *M. morphoeus* es uniformemente gris con cerdas faciales blancas alrededor del pico (de aquí lo de “monja”) y un pico rojocoral conspicuamente grande.

Las monjas cariblancas y los jacamares, sus parientes cercanos, pertenecen al orden de los Piciformes, igual que los carpinteros, tucanes y capitónidos, aunque algunas autoridades consideran a los bucos y jacamares más cercanamente emparentados con los Coraciiformes (ver la discusión del jacamar, *Galbula ruficauda*). Como casi todos los bucos, las monjas cariblancas son estrictamente depredadoras carnívoras, de “acecho” de insectos y pequeños vertebrados. Tales depredadores están limita-

dos a las tierras bajas tropicales (Orians 1969; Croxall 1977), y los bucos son Neotropicales. La familia Bucconidae incluye diez géneros, y *Monasa* cuatro especies (Meyer de Schauensee 1966). La mayoría de los bucos están contruidos siguiendo el modelo de *Monasa*: cabeza grande, pico fuerte y cuerpo pesado. (*Chelidoptera tenebrosa* (ala de golondrina), es, sin embargo, diferente (se encuentra únicamente en Sur América; ver Burton 1976 para la discusión de su comportamiento de forrajeo, preferencias de alimento, y morfología). Además de *Monasa*, Costa Rica tiene buconidos de géneros *Malacoptila*, *Notharchus*, y *Micromonacha*.

La monja cariblanca es uno de los más grandes, pesando justo sobre los 100 g. No sólo es social, encontrándose en grupos de hasta diez o más individuos, también es bastante manso y a menudo muy vocal. Su postura es erecta, y sacude a menudo la cola hacia atrás, que luego vuelve suavemente a su posición vertical, especialmente cuando el ave está excitada.

Las monjas cariblancas son básicamente aves de bosque y llegan al suelo en áreas abiertas (Slud 1964). Se encuentran desde el sureste de Honduras a Bolivia y desde el sureste del Brasil, y en Costa Rica desde las tierras bajas hasta justamente sobre los 300 m (Slud 1964), aunque yo los he visto sobre los 750 m de elevación en Cerro Pirre, Provincia de Darién, Panamá.

Sherry y McDade (1982) discuten los mecanismos de selección de presa y su manejo en las monjas cariblancas. En general, estas aves parecen mejor adaptadas a la depredación sobre Orthoptera hasta cerca de 6 g de masa, aunque ellos incluyen una variedad de insectos en sus dietas. Los ortópteros son relativamente fáciles de atrapar y de sostener, y las monjas cariblancas pueden "manejarlos" tan fácilmente como a cualquier presa, aunque requieran hasta de 12 min de manipulación continua antes de tragárselas. Aunque arrebatan la mayoría de las presas sobre la vegetación mientras que las aves están en vuelo, cazan fácilmente insectos voladores. Yo las he observado capturar, en la naturaleza, larvas de lepidópteros, coleópteros, y una gran variedad de ortópteros (Fasmátidos, tetigónidos, blátidos, grílidos y mántidos). En situaciones experimentales, han comido neurópteros (coridálidos), homópteros (fulgóricos), hemípteros (pentatómidos), y vertebrados (lagartijas *Anolis*). Skutch (1972) los ha visto alimentándose también de odonatos, arañas, milpiés, y ranas pequeñas. Así, las monjas cariblancas consumen una amplia variedad de alimentos pero pocas presas ágiles. De presas que se les ofrecieron en experimentos las monjas cariblancas rechazaron algunos coleópteros quizás por razones físicas (cerambícidos, escarabajos, elatéricos, y los enormes bupréstidos *Euchroma gigantea*), o por razones químicas (?) (pasálidos); los ortópteros por razones físicas (solo gran tamaño en tetigónidos y razones químicas (aposemáticos, o miméticos; fasmátidos y acróidos). Una gran cicada (3-g), escapó exitosamente de una monja cariblanca tres veces porque el ave no podía sostenerla. Por otro lado, las monjas cariblancas consumieron pentatómidos

aposemáticos, fulgóricos, y larvas de lepidópteros, todos de los cuales eran claramente de sabor desagradable por su manejo difícil y por los largos ratos que se requieren en la limpieza del pico. Una monja cariblanca capturó cuatro fulgóricos (*Enchophora sanguinea*) en rápida sucesión, de modo que no se puede decir que fue por "error". Obviamente, la poca palatabilidad no es un fenómeno excluyente; quizá hay algún depredador que consume o consumirá casi cualquier clase de presa. Las monjas cariblancas probablemente tienen dificultades al atrapar algunas presas (Lepidoptera, Díptera), tampoco pueden atrapar algunos insectos de la vegetación que en otras circunstancias podrían manipular fácilmente (Orthoptera de patas largas). Así, los factores que afectan la selección de presas son diversos, a la vez que los insectos se valen de varias estrategias para defenderse de aves como las monjas cariblancas, tales como: tamaño y forma, resistencia de las extremidades, dureza y redondez, golpes súbitos y chirridos, sustancias químicas nocivas o imitación de insectos con características indeseables, como vuelo evasivo, y coloración protectora.

Muchos ortópteros tienen espinas agudas, mandíbulas fuertes y varias protuberancias. Uno puede entender mejor algunas características morfológicas de las monjas cariblancas en el contexto de la manipulación de tales presas una vez que hayan sido capturadas. El pico es macizo y mucho más profundo que ancho, especialmente hacia la punta; gastan mucho tiempo triturando la presa y golpeándola hasta que está lo suficientemente suave para tragarla. Las monjas cariblancas y muchos bucos tienen grandes cabezas y picos con punta de garfio para triturar y sostener la presa. El tiempo de manipulación de las diferentes presas individuales del mismo tamaño y taxón es similar, y cuando se controla la forma del cuerpo, el tiempo de manipulación se convierte en una función creciente y poderosa de la masa de la presa. La mayoría, aunque no todos los bucos, tienen un sistema sofisticado de cerdas duras alrededor del pico, que protegen casi totalmente las partes suaves de la cabeza contra los insectos fuertemente armados o venenosos. El largo pico de las monjas cariblancas puede ayudarles a extraer o agarrar la presa en la vegetación o puede ayudarlas a sostener insectos grandes durante la manipulación. En resumen, la selección y manipulación de las presas implica una relación compleja coevolutiva de una muy amplia gama de cualidades de comportamiento y de rasgos morfológicos tanto de los depredadores como de las presas.

Una de las defensas importantes de los insectos grandes es, por supuesto, permanecer inmóviles y escondidos, y una táctica de los depredadores de acecho es esperar a que estos insectos se muevan y se revelen. Yo he visto una monja cariblanca volar directamente hacia el tronco de un árbol desde una distancia de cerca de 20 m y capturar un tetigónido **café** en un bosque bien sombreado. Algunas veces es difícil, sin embargo, para los insectos permanecer inmóviles cuando una gran bandada de aves o un enjambre de hormigas guerreras **atraviesa** un área. Las monjas cariblancas casi siempre viajan con

grandes bandadas de especies mixtas que contienen caciques (*Cacicus uropygialis*), trepadores (*Xiphorhynchus lachrymosus*, v.g.), carpinteros canelos (*Celeus loricatus*), pihas rojizas (*Lipaugus unirufus*), plañideras rojizas (*Rhytipterna holerythra*), y varias especies de trogones. La función de batir, en donde los miembros de la bandada inadvertidamente descubren insectos, es tal vez una importante atracción para las monjas cariblanas (ver también Charnov, Orians, y Hyatt 1976). Estas aves siguen brevemente las hormigas guerreras cuando encuentran enjambres, capturando los insectos grandes que huyen de las hormigas. También he visto a una hormiga solitaria hacer que un ortóptero mueva una pata, provocando así el ataque de una monja cariblanca. ¿Son las hormigas solitarias lo suficientemente abundantes para revelar la presencia de varios artrópodos en la vegetación y facilitar entonces la estrategia de forrajeo de acecho de algunas aves tropicales?

Aunque mi hipótesis es que las monjas cariblanas se benefician de la acción de batir de las bandadas de aves para descubrir los insectos de presa, hay pruebas de que unirse a una bandada también reduce la oportunidad de depredación en aves adultas. He observado varios casos de docenas de aves rebatiéndose bajo los árboles, generalmente en respuesta a un agudo llamado de uno o de algunos miembros de una bandada. Sin embargo, no he visto un depredador en estos casos. La evolución de las voces de alarma es teóricamente directa en muchas bandadas tropicales de especies mixtas, ya que la mayoría de las especies participantes están representadas por lo menos por dos individuos quizá emparentados genéticamente. Morse (1977) hizo una revisión de la formación de bandadas heteroespecíficas.

Skutch (1972) fue la primera persona en describir el comportamiento de anidación de las monjas cariblanas, aunque este trabajo ha recibido poca atención. Lo que observó ayuda a explicar su espectacular comportamiento social. Grupos de aves ("ayudantes en el nido") ayudan a los adultos a alimentar a los pichones, y quizás también en la defensa del nido. Skutch observó casos de tres, cuatro y cinco adultos alimentando los pichones, y los adultos generalmente llegaban de manera simultánea a un nido. Los pichones casi siempre llegan a la boca de la madriguera para recibir el alimento, a menudo en respuesta a los llamados de los adultos. Los pichones están por lo general quietos, pero llaman más y son menos prudentes a la entrada de la madriguera cuando están hambrientos —por ejemplo, durante tiempo particularmente lluvioso (Skutch 1972). El nido es común que esté construido cavando 1-1,5 m, en ángulo, en terrenos planos o con poco declive dentro del bosque primario; he observado a estas aves construyendo un nido en diciembre y he visto a jóvenes empezando a volar en mayo. Skutch informa sobre aves emplumadas al final de abril y mayo después de un período de aproximadamente de 30 días en el nido. F. Stiles (com. pers.) registró dos nidadas dobles. La muda es postnupcial y probablemente dura varios meses. La mayor parte de las aves que he visto en octubre estaban mudando.

Los últimos factores ecológicos que favorecen el particular sistema social de las monjas cariblanas no se conocen. La gran variedad de comportamientos sociales y la amplia gama de vocalizaciones probablemente están relacionadas con la cooperación dentro de los supuestos grupos familiares, durante la estación de anidación a través de todo el año (Brown 1978 hizo una revisión sobre el tema de la anidación cooperativa en aves). Slud (1964) y Skutch (1972) describieron muchas vocalizaciones y un despliegue espectacular que incluye "ladridos" o "gorgoros" hasta por 15 min a la vez por aves alineadas en una o unas pocas ramas. Este despliegue es probable que tenga una función territorial (ver Skutch 1972), y su frecuencia aparentemente se incrementa entre octubre y diciembre, una época del año cuando resurge la actividad de canto en muchas aves (F. Stiles, com. pers.). El despliegue es intensamente emocional, las aves se dirigen al sitio donde está el ave que inició el canto. La vida social de las monjas cariblanas que puede ayudar a educar a los jóvenes reclutas acerca del territorio hogareño, los depredadores y el comportamiento social, puede ayudarles también a aprender qué alimentos deben tomar o rechazar y su manejo. Skutch (1972) reporta jóvenes practicando repetidamente el forrajeo volando hacia un adulto y arrebatando la presa de su pico; no vio a las aves jóvenes forrajeando por sí solas sino hasta por lo menos un mes después de empezar a volar.

La actividad de las bandadas de especies mixtas afecta a muchos aspectos de la vida de las monjas cariblanas incluyendo, creo, sus algo grandes niveles de actividad en relación con otros bucos. En muchas ocasiones las monjas cariblanas desistieron de tomar presas especiales durante mis experimentos y abandonaron el sitio al mismo tiempo que la bandada. Así, sus territorios hogareños pueden estar relacionados con los de las bandadas, por lo menos fuera de la época de anidación. He observado lo que quizá era la misma bandada visitando repetidamente la arboleda de La Selva (tierras bajas de Sarapiquí) todos los días y algunas veces con más frecuencia. Así, una bandada parece ocupar un territorio hogareño bastante delineado y volver a visitar ciertas partes a intervalos regulares. El ciclo diario puede ser menos formal. Las aves intercalan despliegues sociales y hasta siestas entre los períodos de alimentación más activos. En octubre las he visto caer sobre el pasto en un punto soleado con las alas extendidas —obviamente asoleándose (Skutch 1972; L. McDade, com. pers.).

Brown, J. L. 1978. Avian communal breeding systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9:123-55.

Burton, P. J. K. 1976. Feeding behavior in the paradise jacamar and the swallow-wing. *Living Bird* 15: 223-38.

Charnov, E. L.; Orians, G. H.; and Hyatt, K. 1976. Ecological implications of resource depression. *Am. Nat.* 110:247-59.

Croxall, J. P. 1977. Feeding behavior and ecology of New Guinea rainforest insectivorous passerines. *Ibis* 119:113-46.

- Meyer de Schauensee, R. 1966. *The species of birds of South America and their distribution*. Philadelphia: Livingston.
- Morse, D. H. 1977. Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *BioScience* 27: 332-39.
- Orians, G. H. 1969. The number of bird species in some tropical forests. *Ecology* 50:783-97.
- Sherry, T. W., and McDade, L. A. 1982. Prey selection and handling in two Neotropical hover-gleaning birds. *Ecology*, in press.
- Skutch, A. 1972. Studies of tropical American birds. *Publ. Nuttall Ornithol. Club* 10:1-228.
- Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1-430.

Nyctidromus albicollis
(Pochocate, Chotacabras Campestre, Cuyeo, Cuiejo, Pauraque)

E. P. Edwards

El cuyeo, un miembro de la familia Caprimulgidae, se encuentra desde el Sur de Texas a través de América Central y el norte de Suramérica (y Trinidad) hasta el noroeste del Perú (oeste de los Andes) y el noreste de Argentina (este de los Andes). Aparentemente es el caprimulgido más abundante en muchas partes de México y América Central. Está ampliamente distribuido y es abundante en Costa Rica, encontrándose en sabanas, arboledas abiertas, matorrales, bordes de bosques cultivadas, y claros en bosques húmedos, en todo el país en elevaciones desde el nivel del mar de cerca de 3.000 m. Es en particular abundante en regiones parcialmente descubiertas, tales como charrales con alguna hierba y terreno desnudo, o en bosques espinosos, abiertos más bien áridos, o a lo largo de las orillas de estas áreas; y es también muy común donde los bosques o selvas han sido cortados o parcialmente cortados para la agricultura.

La especie, en apariencia, no es migratoria aún en la porción norte de su ámbito de anidación. Los residentes de invierno, a menudo, se adentran en arbustos densos durante la estación en que no están anidando sin embargo, en especial donde los inviernos son relativamente fríos. No está comprobado que inverne, como lo hace uno de sus parientes cercanos.

Considerablemente mayor que la mayoría de los caprimulgidos del Nuevo Mundo (se aproxima de 24 cm de longitud), el cuyeo sin embargo, parece ser un típico miembro de la familia. Aunque de color críptico con la mayor parte de su plumaje moteado, vareteado, y manchado de negro, café, gris, y anteado, el macho tiene una ancha barra blanca, en cada ala y un gran parche blanco a cada lado de la punta de la cola. Los parches blancos están ocultos a menos que extienda las alas y la cola, de manera que destellan conspicuamente cuando el ave vuela o realiza un despliegue de distracción. La hembra es similar al

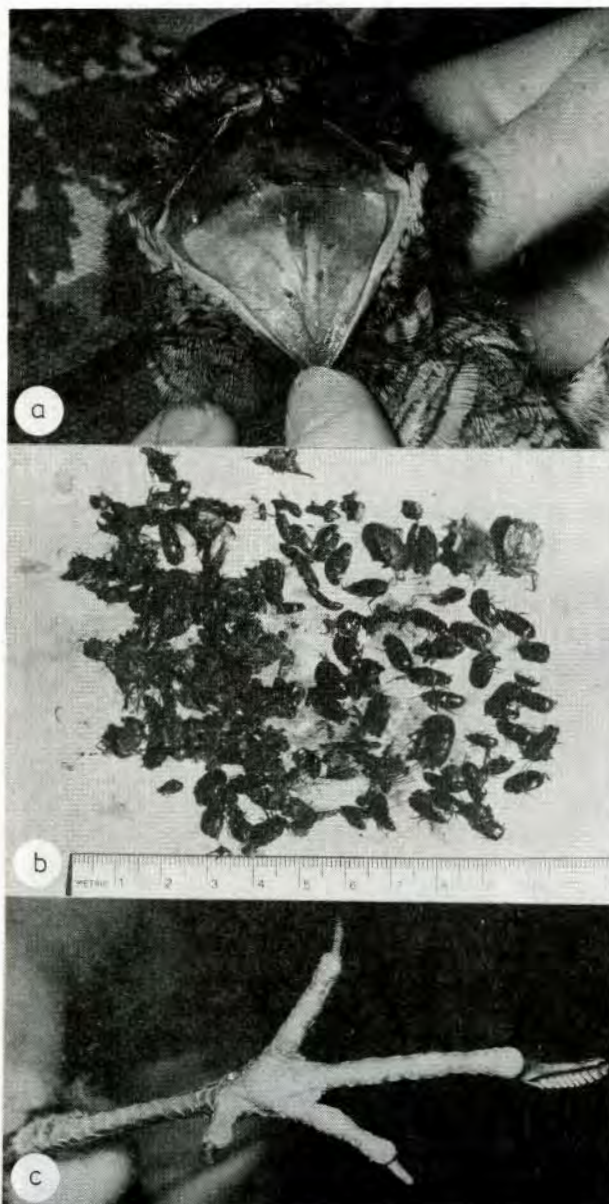


Fig. 10.37 *Nyctidromus albicollis*: a) Adulto con el pico abierto. b) Contenido de la molleja que incluye escarabajos pentatómidos y varios escarabajos carábidos pequeños. c) Pata con dedo muy modificado que quizá se usa para peinar los pelos alrededor del pico. Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

macho excepto en que la barra del ala es más angosta y el parche pálido en la cola es mucho más pequeño y generalmente de color pardo. El tono general del plumaje en la especie varía desde gris hasta café, con una variedad completa de individuos intermedios, aparentemente distribuidos en una forma que no puede ser relacionada con la variación geográfica. El cuyeo tiene alas largas y puntiadas, una cola más bien larga y ligeramente redondeada y una boca muy grande (fig. 10.37), aunque el pico es relativamente pequeño. Sus patas son más largas que las de sus parientes cercanos y a veces camina y hasta corre distancias cortas.

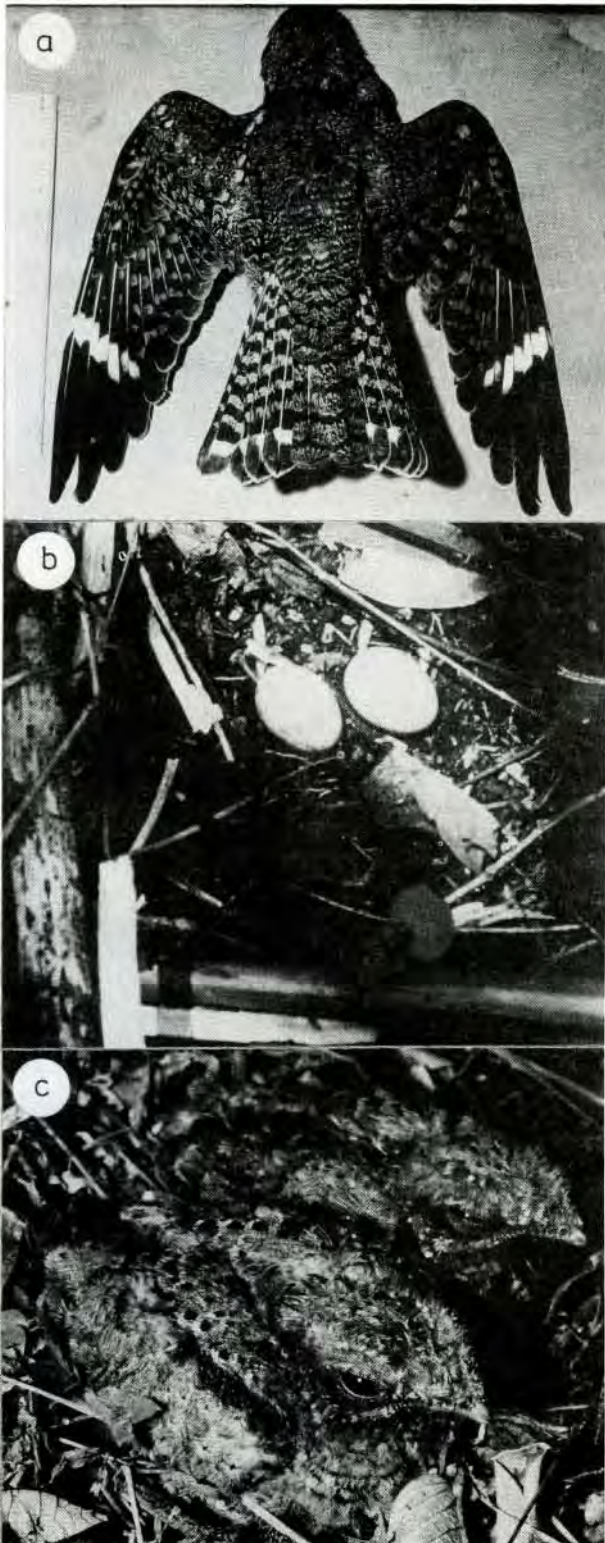


Fig. 10.38 *Chordeiles minor*: a) Muerto en la carretera; este pájaro es similar a *Nyctidromus albicollis* aunque es mucho más aéreo, sus alas son puntiagudas, su cola más corta y tiene una franja blanca que atraviesa la cola. b) "Nido" con dos huevos de *Nyctidromus albicollis* en el piso del bosque. c) Polluelos de *N. albicollis* en el piso del bosque (estaban acompañadas por uno de sus padres haciendo un engaño de ala rota). Parque Nacional Santa Rosa. Provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

El cuyeo es nocturno, cantando persistentemente en noches de luna durante la época de anidación y volando desde el suelo o desde una percha en una roca o troza para capturar insectos nocturnos tales como abejones y palomillas. Wetmore (1968) escribió que el "capacho se alimenta en cantidad de abejones, especialmente de escarabaeidos, y también de otros como pasálidos, cerambicidos, elateridos, y curculiónidos" (ver fig. 10.37).

En números mayores que los demás caprimulgidos tropicales, excepto posiblemente los añaperos (fig. 10.38) (al menos en parte por ser muy abundante), el cuyeo se encuentra también durante el día. Cuando se le sorprende en su lugar de descanso, alza un vuelo errático, y estrepitoso de unos pocos pies sobre el suelo, cayendo luego en un lugar cubierto a 15 ó 20 m de donde despegó. Un observador cuidadoso puede ver generalmente el ave en el suelo tomando nota de donde aterrizó luego de ser sorprendida, pero, con más frecuencia, el ave volará de nuevo antes que se le pueda descubrir, y se perderá después de dos o tres de estos vuelos.

A mediados de abril el cuyeo es muy común debido a su fuerte y persistente vocalización en las tierras cultivadas y charrales de Guanacaste y es casi tan común en los potreros húmedos, tierras agrícolas y orillas de los bosques en las vecindades de Finca La Selva. En noches especiales, generalmente, cuando la luna está casi llena, y en particular poco después de anochecer y poco antes del amanecer, se puede oír a varios cuyeos llamando en forma persistente desde varias distancias. En noches calmas, se puede oír su canto desde una milla de distancia. Wetmore (1968) al escribir sobre los cuyeos en Panamá, observó que "en algunas ocasiones, al amanecer en enero en La Jagua, por todas partes, el coro fue de un volumen verdaderamente sorprendente." En el sureste de México, en 1947, "durante las claras noches de luna del 1 al 5 de abril se podría oír grandes cantidades de cuyeos en la Meseta de Monserrat" (Edwards y Lea 1955). Su canto típicamente representado como *per-wi-u* o *cu-wiir* o *cu-cu-cu-wiir*, suena más como *per-shii-uu* o *per-shii-eren* en la vecindad de Hacienda La Pacífica, en Guanacaste.

En estas ocasiones, las aves se salen de debajo de la densa cubierta de arbustos y árboles o matorrales y perchan en tierras limpias o rocas, ramas caídas o troncos, en campos abiertos, donde pueden ver sus presas de insectos y capturarlos con facilidad. Probablemente el cuyeo, como otros de sus parientes cercanos, por tener los ojos colocados muy arriba en la cabeza, puede ver los insectos sobre su cabeza sin moverla de la posición horizontal. Con frecuencia, se puede ver que los ojos de los cuyeos a la luz de una linterna, con los faroles de un automóvil brillan de un color intenso anaranjado o casi rojos. En estas circunstancias, el observador puede, a menudo, aproximarse a unos pocos pasos de cuyeo o con cuidado puede aun capturarlo con la mano. También, a menudo, se le puede ver en su vuelo de alimentación, un agitado revoloteo unos pocos pies hacia arriba y posarse luego en el punto de partida o muy cerca de éste (Alvarez

del Toro 1971). Cuando se le ve con luz artificial en la noche, es de color gris pálido o beige, pero aún entonces los parches blancos alares y de la cola del macho destellan conspicuamente al alzar el vuelo.

El nido es una ligera depresión (o menos) en un espacio limpio del suelo (fig. 10.38), cerca de, o a menudo directamente debajo de las ramas externas de un arbusto o árbol pequeño. La nidada normal es de dos huevos básicamente rosadoscos o anteados, generalmente moteados, manchados de café rojizo pálido o canela. El macho y la hembra incuban en turnos durante el día, pasando hasta de 2 y 3 horas en cada turno. Skutch (en Bent 1940) reportó que solo la hembra fue observada incubando durante la noche; ambos sexos también crían las jóvenes. Cuando a un adulto que está en incubación o criando se le sorprende en el nido, revolotea sólo a unos pocos metros hasta un escondite o también puede hacer un despliegue de distracción (fig. 10.38) Slud (1964) notó tal despliegue “sólo en los machos de brillante patrón blanco. Si está incubando, el macho revolotea como si estuviera herido y aletea desválidamente en el suelo. Si está criando, se arrastra sobre el suelo con sus patas medio encorvadas y medio abiertas, alas como aletas, sacudiéndolas, y hace una gárgara como de rana, todo para atraer la atención hacia sí mismo. Las pichones permanecen inmovilizados aun cuando se les toca y no aparecen en el mismo lugar en días sucesivos”.

Skutch (en Bent 1940) observó que los padres devuelven los huevos a su posición original si se les cambia de lugar, en contraste al comportamiento atribuido a algunos caprimulgidos de mover los huevos fuera de su sitio original en el nido cuando se les molesta en el nido. Los pichones (fig. 10.38) son alimentados de noche como uno podría esperar, supuestamente, tanto por el macho como por la hembra. Los pájaros jóvenes parecen capaces de caminar con mayor facilidad que la mayoría de los demás caprimulgidos, y en una ocasión unos pichones, de 2 ó 3 días de edad, fueron observados trastabillando a varios metros fuera del nido para recibir el alimento cuando el padre no retornó inmediatamente (Skutch, en Bent 1940).

Alvarez del Toro, M. 1971. *Las aves de Chiapas*. Chiapas, Mexico: Gobierno del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez.

Bent, A. C. 1940. Life histories of North American cuckoos, goatsuckers, hummingbirds and their allies. *U.S. Nat. Mus. Bull.*, no. 176.

Edwards, E. P., and Lea, R. B. 1955. Birds of the Montserrat area, Chiapas, Mexico. *Condor* 57:31–54.

Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1–430.

Wetmore, A. 1968. The birds of the Republic of Panamá, part 2. Columbidae (Pigeons) to Picidae (Woodpeckers). *Smithsonian Misc. Coll.* vol. 150.

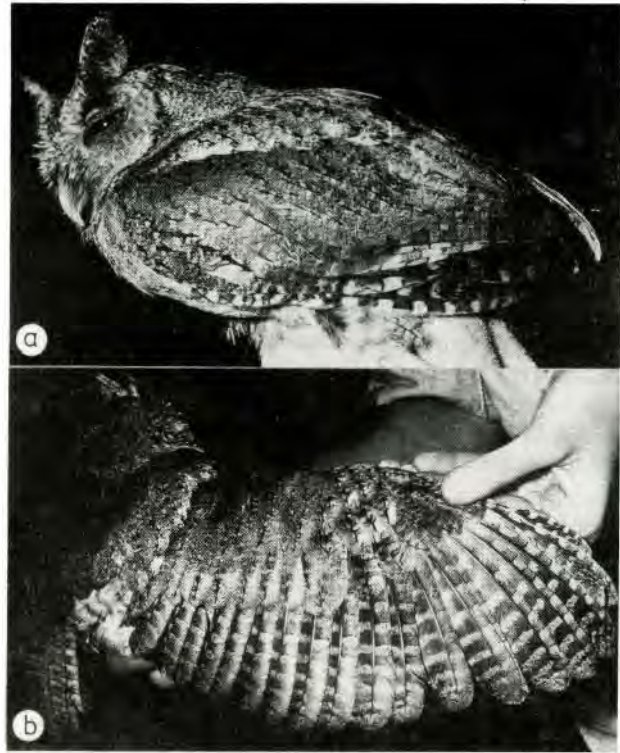


Fig. 10.39 *Otus cooperi*: a) Adulto de ala de adulto extendida. Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica, (fotos D. H. Janzen). b) Este búho es similar a *Otus choliba* pero es menos vareteado, y en *O. choliba* el margen del disco facial negro es más pronunciado.

Otus choliba

(Sorococa, Estucurú, Tropical Screech Owl)
S. M. Smith

La sorococa o estucurú, (fig. 10.39), es una de las lechuzas más comunes en Costa Rica; se encuentra, principalmente, en el Valle Central y montañas cercanas y, en apariencia, no ha sido registrada más abajo de 700 m. Esta lechuza frecuenta áreas semiabiertas tales como plantaciones de café, potreros, y orillas de bosques. Es estrictamente nocturna y sobre todo insectívora, comiendo grandes saltamontes y esperanzas, así como abejones y polillas, las he visto alimentándose de insectos bajo un farol en una calle en el campus de la Universidad de Costa Rica.

Esta es una lechuza pequeña, con crestas auriculares e íris amarillo limón. Sus marcas más distintivas son un disco facial claro prominentemente rodeado de negro y las partes inferiores, uniformemente marcadas con negro y blanco con un patrón de espina de pescado (cada pluma tiene una línea central oscura con tres o más barras cruzadas). La cabeza (excepto por los discos faciales), el lomo, alas, y cola son café moteado y vareteado con anteado oro, y las escapulares están punteadas de blanco, dando una línea blanca a lo largo de cada lado sobre el ala. El pico es de color cuerno claro; las patas están emplumadas hasta la base (pero no en las puntas) de los dedos. Las crestas auriculares en una sorococa, cuando no se le

molesta, son, generalmente, muy inconspicuas, pero cuando está alarmada las crestas se vuelven prominentes.

Por ser tan nocturnas, por lo general se oyen las sorococas, pero no se les ve. Se les oye frecuentemente en áreas residenciales alrededor de los límites de las ciudades como San José. Su llamado más común es un bajo gorgoreo, seguido de dos o más *tuus*: *prrr pu pu*. Con menos frecuencia, se oye una fuerte carcajada cuando están volando.

Poco se conoce de su anidación en Costa Rica. Los nidos están generalmente en huecos en los árboles; los huevos son blancos y redondeados. Los jóvenes son cuidados cerca de una semana y abandonan el nido cuando tienen aproximadamente 30 días de edad (Thomas 1977). En Costa Rica, los jóvenes estururús abandonan el nido alrededor de marzo.

Thomas, B. T. 1977. Tropical screech owl nest defense behavior and nestling growth rate. *Wilson Bull.* 89: 609–12.

***Panterpe insignis* (Colibrí Garganta de Fuego, Fiery-throated Hummingbird)**

F. G. Stiles

Este arrojado y sorprendentemente hermoso colibrí es endémico de las tierras altas de Costa Rica —desde la Cordillera de Tilarán hasta Volcán, Chiriquí. En la Cordillera Central y la Cordillera de Talamanca *Panterpe* se encuentra en abundante desde cerca de 2.500 m hasta el límite superior para el crecimiento de los árboles en bosques de robles y hábitats adyacentes. Es común en el extremo norte de su ámbito, el bosque nuboso de Monteverde a 1.600-1.800 m. El género monotípico *Panterpe*, puede estar aliado al género andino *Metallura* (R. Ortiz, com. pers.); si es así, este colibrí es poco común, entre las aves de grandes alturas de Costa Rica, por tener afinidades Suramericanas.

En el campo, *Panterpe* aparece como un colibrí verde lustroso de tamaño mediano (5-6 g) con una cola azul oscuro y un delgado y recto pico (ca. 20 mm). Los colores iridiscentes brillantes son visibles sólo a corta distancia, con buena luz desde abajo y de frente. Estos colores incluyen un parche azul violeta en el pecho, una corona azul brillante resaltada por negro aterciopelado en los lados y atrás de la cabeza, garganta y pecho anaranjado cobrizo, resplandecientes. A corta distancia se puede ver una pequeña mancha blanca debajo del ojo. Las hembras son, definitivamente, más pequeñas que los machos y menos brillantes. *Panterpe* es también un colibrí muy ruidoso, pues emite una gran variedad de chirridos de tono alto, gorgeos, y chillidos, principalmente, con un tono líquido; parece no haber un canto verdadero. Una nota curiosa de zumbido se oye en encuentros sexuales, antes y durante la cópula.

Panterpe es también famoso por ser el colibrí más feroz de las tierras altas. En competencias interespecíficas, de interferencia por los derechos de alimentación en flores ricas en néctar, *Panterpe* gana, consistentemente, sobre sus vecinos de tierras altas; *Eugenes fulgens* más grande (8-10 g), *Colibrí thalassinus* de tamaño similar (ca. 5g), y el diminuto *Selasphorus flammula* (2,5 g). Su posición alfa en la jerarquía de dominancia da a *Panterpe* la habilidad de controlar áreas, ricas en néctar, de cualquier flor que su largo pico puede alcanzar. Fuera de la época de anidación las hembras, al igual que los machos, son capaces de defender los territorios de alimentación en contra de otros colibríes. *Panterpe* visita una amplia variedad de flores en el Cerro de La Muerte, cerca de diez a quince especies en un mes dado. Tiene una fuerte preferencia por ericáceas epifíticas como *Macleania*, *Cavendishia*, y *Satyria* y la bromelia *Thecophyllum (Vriesia) orosiense*. Entre otras de las flores preferidas están *Fuchsia* spp., ciertas ericáceas (*Vaccinium*, *Gaultheria*), *Tropaeolum*, y *Salvia* spp. Cuando escasean las flores preferidas, *Panterpe* visita *Centropogon valerii*, *Miconia* sp., y *Rubus* spp. El acceso a algunas flores, corola de tubo largo, y que normalmente son visitadas sólo por *Eugenes* (pico 30-37 mm) también lo son por *Diglossa plumbea*, el picaflor plumizo. Este pequeño paserino (10 g) toma una flor con su ganchuda mandíbula superior y la perfora con su aguda mandíbula inferior e inserta la lengua para extraer el polen. Después que *Diglossa* ha perforado los tubos largos de las flores de *Centropogon talamancensis*, *Panterpe* puede aprovecharse de estas perforaciones para extraer polen; y hasta defender las flores de *Centropogon*, ya perforadas por *Diglossa* contra *Eugenes*, su polinizador legítimo. Al igual que otros colibríes, *Panterpe* tiene a lo sumo poco éxito en la defensa de sus propios territorios contra individuos de *Diglossa*, que generalmente son furtivos y persistentes, manteniéndose en las partes más densas de las plantas, en donde los colibríes no pueden alcanzarlos. Otros competidores por néctar, en contra de los cuales la agresividad de *Panterpe* no surte efecto, son los artrópodos, la abeja grande *Bombus ephippiatus*, y dos especies de ácaros *Rhinoiseius*. Al igual que *Diglossa*, *Bombus* puede perforar flores de tubo largo, facilitándole algunas veces el acceso a *Panterpe*; es un competidor de néctar importante en flores como *Gaiadendron* y *Vaccinium*. A menudo, *Panterpe* puede desalojar por la fuerza a una abeja de su territorio, pero los machos de *Eugenes*, cuando se están alimentando de *Cirsium*, son maestros en tales tácticas, a menudo atrapan la abeja y literalmente la lanzan fuera (operación facilitada por su largo pico). Los ácaros *Rhinoiseius* viven en los nectarios de varias especies de flores, donde a menudo son muy abundantes. Cuando un colibrí inserta su pico dentro de la flor, los ácaros pueden saltar hacia él, invadiendo rápidamente los orificios nasales del ave, para ser transportados a otra flor.

Panterpe constituye una excelente prueba de la importancia de la disponibilidad de un alimento para determinar la estación de anidación. La mayor parte de las aves en el Cerro de la Muerte, incluyendo los colibríes,

anidan durante la estación seca. Sin embargo, la anidación de *Panterpe* está íntimamente ligada con la floración de la ericácea *Macleania glabra*, rica en néctar que, generalmente, ocurre entre el fin de julio y noviembre, cuando es más frío, húmedo e inhóspito. Estas asociaciones íntimas entre floración y anidación son comunes entre colibríes y sus flores. El nido de *Panterpe* es una robusta copa afieltrada de escamas de helechos arborescentes, fibras vegetales, y musgo, decorado por fuera con musgos y líquenes, y sostenido por telas de araña. El sitio del nido está generalmente protegido —bajo un saliente de vegetación densa a sotavento. Como todos los colibríes, la nidada consiste de dos huevos blancos, elípticos, y se desconocen las épocas de incubación y de anidación.

Panterpe es típico de varias especies agresivas dominantes en las que los machos mantienen territorios en sitios de muchas flores durante la estación de anidación. La cantidad y calidad de las flores, que un macho controla, es de gran importancia para atraer a las hembras. Mientras que la mayoría de *Macleania* está localizada en grandes grupos, los machos que controlan varios de estos grupos serán más capaces de atraer a las hembras. Esto sucede, particularmente, en *Panterpe*, donde, a diferencia de la mayoría de los colibríes, hay una especie de lazo conyugal permanente. Los machos permitirán acceso a las flores a ciertas hembras en su territorio, que defienden contra todos los demás colibríes aunque ellos no lo ocupen; estas hembras anidan cerca del territorio del macho y supuestamente copulan con él. Así la hembra gana un recurso de alimentación “garantizado”, el macho tiene una paternidad “garantizada”. El número de hembras con las cuales el macho se puede asociar obviamente depende de la cantidad de *Macleania* que pueda controlar, por encima de los requisitos propios para su sostén.

El macho no participa directamente en la anidación en sí; no hay información confiable sobre la ayuda directa del colibrí macho.

Panterpe juega un papel decisivo en la organización de la comunidad de colibríes en elevaciones altas en Costa Rica. Siendo de comportamiento dominante y de nicho amplio, *Panterpe* influencia los nichos de forrajeo de todas las otras especies presentes. *Colibrí* es efectivamente relegado a flores que *Panterpe* usa sólo cuando sus flores preferidas son escasas (*Centropogon valerii*); cuando *Panterpe* vuelve a esta flor (a menudo en mayo-julio), *Colibrí* abandona el área. *Eugenes* está principalmente restringido a flores de tubo largo que *Panterpe* no explota en forma eficiente; esto también ocurren en el sotobosque, considerando que *Panterpe* es abundante en el dosel en el bosque no alterado. *Eugenes* es, en efecto, un ermitaño equivalente de altas elevaciones (no hay verdaderos ermitaños sobre los 2.000 m en Costa Rica), pues las hembras y a menudo los machos visitan flores muy dispersas *Selasphorus* está restringido a flores de poco néctar, o agrupaciones de flores ricas en néctar que son muy pequeñas para ser defendidas por *Panterpe*. Su nicho de forrajeo es muy amplio, porque, en general, “se alimenta de lo que sobra”.

- Colwell, R. K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. *Am. Nat.* 107:737–60.
- Colwell, R. K.; Betts, B. J.; Bunnell, P.; Carpenter, F. L.; and Feinsinger, P. 1974. Competition for nectar of *Centropogon valerii* by the hummingbird *Colibri thalassinus* and the flower-piercer *Diglossa plumbea*, and its ecological implications. *Condor* 76:447–52.
- Wolf, L. L. 1969. Female territoriality in a tropical hummingbird. *Auk* 86:490–504.
- Wolf, L. L., and Stiles, F. G. 1970. Evolution of pair cooperation in a tropical hummingbird. *Evolution* 24: 759–73.
- Wolf, L. L.; Stiles, F. G.; and Hainsworth, F. R. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 45:349–79.

Pelecanus occidentalis (Pelicano Pardo, Buchón, Alcatraz, Brown Pelican)

R. W. Schreiber y M. B. McCoy

El Pelicano Pardo (*Pelecanus occidentalis*) (fig. 10.40) es una de las aves más populares del Hemisferio Occidental. Su gran tamaño, su vuelo elegante y su forma que se adapta muy bien a la caricatura, contribuyen a hacer de los pelícanos figuras atractivas a todo lo largo de las costas marinas desde Carolina del Norte hasta el norte de Brasil, en donde las aguas turbias del Orinoco impiden que la especie llegue más al sur. En la costa del Pacífico, el pelicano pardo se encuentra desde el Sur de Columbia Británica hasta Chile meridional. En este extenso ámbito se ha descrito varias razas: *P. o. carolinensis* se encuentra en ambas costas de Costa Rica (Blake 1977). La forma grande de la corriente de Humboldt *P. o. thagus* se considera a menudo como una especie diferente.

En Costa Rica, los pelícanos pardos son abundantes durante todo el año en la costa del Pacífico, especialmente en el Golfo de Nicoya y a lo largo de la costa guanacasteca. Existe una sólo colonia de cría en la Isla Guayabo en el Golfo de Nicoya, que en 1972 se calculaba que estaba compuesta por 150-200 parejas (Stiles y Smith 1977), aunque los censos de 1979 indican que hay 480-500 parejas (McCoy, datos sin publicar) aunque así fuera, en setiembre a octubre y abril a mayo las grandes bandadas o concentraciones sugieren que una gran proporción de los pelícanos de Costa Rica son emigrantes de colonias mucho mayores, del Golfo de Panamá (Stiles y Smith 1977). En la costa del Atlántico, los pelícanos pardos son mucho menos numerosos, aunque se encuentran pequeñas concentraciones en las bocas de los ríos y esteros. No se conoce de colonias de cría en la costa Atlántica de Costa Rica.

En la década de 1960 y a principio de la de 1970, hubo disminuciones drásticas en las poblaciones de varias partes de los Estados Unidos (“Schreiber y Detrag 1969; Schreiber y Riserbrough 1972), debido aparentemente a la contaminación del ambiente por hidrocarburos clorinados. Las principales fuentes de estas sustancias son los plaguicidas como el DDT, el Endrín o sus derivados (v.g.,



Fig. 10.40 *Pelecanus occidentalis*: a) Dos adultos. b) Adulto con dos pichones emplumados en el nido (fotos R. W. Schreiber y

DDE), que permanecen en el ambiente y que retienen su toxicidad por mucho tiempo. Los plaguicidas como el DDE interfieren con la deposición de calcio en la cáscara del huevo, dando como resultado huevos de cáscara muy delgada, que se pueden romper antes de completarse la incubación; la relación directa entre el DDT y la fragilidad de la cáscara ha sido ampliamente documentada (Blus *et al.* 1976). El pelicano pardo aparece en las listas oficiales de especies en peligro de extinción del Departamento del Interior de los Estados Unidos y su suerte constituyó un factor importante en la proscripción del uso de DDT en 1972. Desde entonces, la contaminación por DDT y el adelgazamiento de la cáscara de los huevos de las aves han disminuido en muchas partes, y el pelicano está demostrando señales de recobrar su antiguo estado reproductivo (Anderson *et al.* 1975; Schreiber 1979a).

La preocupación por el bienestar de los pelicanos en los Estados Unidos ha dado lugar a varios estudios intensivos sobre su biología en ese país y en Baja California. Sin embargo, se sabe muy poco sobre su éxito reproductivo en otras partes de su extenso ámbito, para lo cual debe haber más datos sobre la cantidad de aves, la localización de los sitios de anidación y de descanso, la composición de las poblaciones por edades y la época de anidación. En Costa Rica, existe la preocupación sobre el futuro del pelicano; se

está exponiendo la colonia de anidación de la Isla Guayabo a niveles crecientes de contaminación por plaguicidas, debido al aumento constante en los cultivos de algodón y de arroz en la cuenca del Tempisque. En 1978, se importó 283.000 kg de insecticidas clorinados, de los cuales 45.000 kg fueron DDT (con una concentración de 75%; datos del Ministerio de Agricultura, San José).

No es si no hasta ahora que la colonia de la Isla Guayabo recibe atención científica y estudios de censo u observaciones de individuos marcados (como pueden recoger los grupos de estudio de la OTS en lugares como Playas del Coco). Estos estudios podrían ser de gran valor para estudiar las tendencias de población y de distribución.

Los pelicanos pardos adultos pesan de 2 a 5 kg; los machos pesan más que las hembras, sus alas y picos son más largos. Alcanzan el plumaje de adulto en 3 ó 5 años: negro pardusco en el pecho y vientre, plateado o café en las partes superiores (de largo parecen ser café pálido), la cabeza es blanca o amarilla y el cuello blanco o negro según la estación del año. La panza de los pichones es blanca y la cabeza, el cuello, el lomo y las alas son pardos. Probablemente mudan las plumas de vuelo una vez al año y la cabeza y el cuello sufren una serie de cambios aún poco comprendidos, más completos en el plumaje. En los adultos los cambios complicados en el color del plumaje y de las partes blandas (pico, buche e iris) están sincronizados con el ciclo de reproducción; un pájaro con plumas de la cabeza de color amarillo claro, el pico rojizo y cuello blanco o negro está anidando, o pronto lo estará. Las plumas se destiñen y se desgastan durante el ciclo de anidación para luego ser repuestas por plumaje nuevo.

Al igual que en todos los Pelecaniformes, los pichones hurgan en la garganta de los adultos para obligarlos a regurgitar. Los machos y las hembras comparten los deberes de crianza de los pichones por partes iguales. Los polluelos requieren de 10 ó 12 semanas para emplumar. Ponen los huevos sin ningún orden, generalmente 3 por nidada y la incubación requiere 30 días.

El pelicano pardo es el único miembro de la familia Pelecanidae que es estrictamente marino y la única especie que se zambulle para pescar, las otras especies se encuentran principalmente tierra adentro y se alimentan en grupos comunales. La época de anidación es muy variable, en los trópicos puede ser durante todo el año (Palmer 1962; Schreiber 1980). Los juveniles son más torpes que los adultos al zambullirse para pescar, aunque al poco tiempo se hacen más duchos en esta complicada técnica (Orians 1969; Schreiber, Woolfender y Curtsinger 1975).

Durante 4 meses (febrero a mayo de 1979) visitamos la colonia en La Isla Guayabo para determinar el éxito y el estado de reproducción. La Isla consiste de cerca de 3 ha de roca sedimentaria estratificada que surge hasta cerca de 35 m de altura en el Golfo de Nicoya y es más o menos plana con acantilados casi perpendiculares en todos sus lados. Está a 8 km al suroeste de Puntarenas y está protegida por el Servicio de Parques Nacionales en calidad de reserva biológica. El suelo es bien desarrollado, y la cubierta vegetal es densa, consistiendo principalmente de gramí-

neas, hierbas anuales altas y un arbusto espinoso, de la familia Malvaceae, que cubre de una tercera parte a la mitad del área total de la Isla.

Esta planta crece en cinco parches densos hasta una altura de 1 a 4 m y es en las partes superiores o en los bordes inferiores espinosos donde anidan los pelícanos. Las partes más amplias y más altas y menos accesibles de estos matorrales se ocupan de primero, y conforme disminuye el espacio los pájaros anidan hacia abajo hasta una altura de 1 metro. Los nidos se distribuyen aproximadamente a 1 ó 2 m uno del otro en todos estos arbustos (a una distancia de picoteo entre adultos).

En cada visita, contamos todos los nidos que pudimos desde el suelo y desde la parte superior de una única palmera situada en el centro de la isla. En las dos primeras visitas, seleccionamos y seguimos la suerte de 48 nidos.

En la primera visita, observamos temprano en la mañana (0600 h), 430 nidos de los 490 que suponemos fueron iniciados. Mientras ambos padres estaban en el nido vimos a 160 adultos desde la palmera, lo que correspondía muy bien con los 380 nidos que vimos desde aquí. De los nidos vistos desde el árbol, 25 ya tenían polluelos y en 3 nidos los polluelos ya estaban casi emplumados. Sin embargo, la mayoría de los nidos estaban iniciando la tercera semana de incubación. No se observaron subadultos (1-2 años de edad) en o cerca de la colonia durante las cuatro visitas.

En la última visita, el número promedio de huevos en cada uno de los 48 nidos seleccionados, fue de 2,42 con tres huevos en la mayoría de ellos. Ya que estos nidos estaban más bajos en los arbustos, y por lo tanto de menos edad, estos números quizás sean una subestimación por no haberse terminado totalmente la postura. Los 13 nidos con polluelos tenían un promedio de 2,08 individuos en cada uno y tres en la mayoría.

Seis semanas más tarde, durante la segunda visita, el número de polluelos por nido había descendido a 1.41 en estos mismos nidos (48) con una tasa de deserción de 16,7%. La mayoría de los nidos era de 4 semanas de edad y había dos polluelos en cada uno. En la sección grande, de vegetación tupida, hacia el norte contamos 251 pichones en 149 nidos (1,68 por nido). Entre la primera y la segunda visita había desaparecido una gran cantidad de nidos sin explicación alguna.

Debido a esta desaparición de nidos y a la movilidad de los pichones, en la tercera y cuarta visitas contamos únicamente el número total de polluelos. En la tercera visita había, en todas las áreas un total de 506 pichones. Inexplicablemente, hubo una mortalidad muy baja en el sector norte entre la segunda y tercera visita (de 251 a 248), que se podría atribuir a un error de apreciación.

Durante la cuarta visita, contamos un total de 188 polluelos en todas las áreas, excluyendo la sección del norte. Esta cantidad menor (anteriormente de 258) no podría ser el resultado únicamente de la mortalidad, ya que muchos jóvenes habían abandonado el nido.

Los altos niveles de anidación que encontramos este año, comparado con los datos de 1972 (Stiles y Smith 1977), de nuevo muestran la variabilidad entre los diferen-

tes años, que también observamos en las demás colonias, quizás pueden atribuirse a los niveles fluctuantes en la disponibilidad de nutrimentos en el mar (Schreiber 1979a). Entre los niveles máximos de anidación, observados durante la primera visita, quizás habría cabida en la vegetación para 20 ó 25% más nidos.

En muchos nidos, había tres huevos y no se encontró huevos quebrados en el suelo o dentro de los nidos; había en el suelo varios huevos intactos que habían caído de los nidos. El último polluelo en nacer generalmente moría de primero y hubo una fuerte mortalidad en los restantes, entre las edades de 3 y 6 semanas, debido a caídas del nido y a la estrangulación entre los matorrales densos. Si un polluelo alcanzaba 6 semanas de edad, parecía tener una buena oportunidad de sobrevivir. No se observó depredación sobre estas aves, aunque hubo lagartijas grandes y serpientes que podrían ser de grave peligro. Aun es poca la alteración humana, debido a la dificultad de acceso a esta isla, otros factores como el quedar los pájaros enredados entre cuerdas de pescar no son bien comprendidos; sin embargo, dos fregatas (*Fregatamagnificens*) corrieron esta suerte en la isla durante el período de estudio.

Otro problema, que tienen los huevos y los pichones, son las altas temperaturas, ya que en mes el de marzo, la temperatura al medio día llega hasta 36 ó 40° C. Los adultos protegen los huevos y los pichones en el nido jadeando rápidamente con el pico entreabierto, lo que hace vibrar los sacos gulares, haciendo circular el aire por las numerosas venas que se encuentra en su delgada piel (Schreiber 1977). Esta termorregulación aumenta al colocar el pelícano el pico y la bolsa al lado contrario del sol, usando la cabeza y el cuello como escudo. Conforme sigue el sol su ruta, los pájaros giran el cuerpo, poco a poco, en el sentido de las manecillas del reloj, dándole siempre la espalda. ¡Es un espectáculo impresionante ver a varios cientos de pelícanos alineados perfectamente en la misma dirección! Al ser relevado un pájaro por su compañero, se dirige inmediatamente al agua chapoteando y zambulléndose, quizás para remojar la piel seca de su buche. Vimos el jadeo en polluelos de una semana de edad; los adultos comienzan ambos aspectos de termorregulación cerca de hora y media después de la salida del sol.

La permanencia de los adultos en el nido disminuye en forma progresiva conforme avanza la estación, de modo que en nuestra cuarta visita casi no vimos adultos en la vegetación; se acercaban únicamente para alimentar a los pichones y luego se alejaban. Los pichones fueron tornándose más oscuros y progresivamente menos bulluciosos y permanecían más tiempo cerca del nido, aunque pudieron volar, pero no fue posible determinar el número de pájaros que seguían este comportamiento ni por cuánto tiempo.

Hasta la tercera visita (seis semanas después de la eclosión mayor) la producción total de pichones era cerca de 1,18 por cada nido iniciado (506/430), que quizás es normal en otras colonias (Schreiber 1979b). Se recogió algunos huevos de los nidos que tenían tres para determinar la concentración de hidrocarburos clorinados. Estos

datos sugieren que, en ese entonces, las colonias estaban bastante sanas; sin embargo, deben hacerse exámenes periódicos, ya que siguen entrando en el país estos insecticidas a un ritmo alarmante desde los Estados Unidos y de las compañías estadounidenses en Europa.

Durante nuestra última visita, marcamos diecisiete pichones con anillos rojos y cintas plásticas azules en las patas. Agradeceríamos nos informaran de la presencia de estos pájaros marcados en cualquier parte del país, ya que necesitamos saber más sobre su distribución y migración. Se está planificando un programa más intenso para los años siguientes.

- Anderson, O. W., et al. 1975. Brown pelicans: Improved reproduction off the southern California coast. *Science* 190:806-8.
- Blake, E. R. 1977. *Manual of Neotropical birds*. Chicago: University of Chicago Press.
- Blus, L. J., et al. 1976. Residues of organochlorines and heavy metals in tissues and eggs of brown pelicans, 1969-1973. *Pest. Monit. J.* 11:40-53.
- Orians, G. H. 1969. Age and hunting success in the brown pelican (*Pelecanus occidentalis*). *Anim. Behav.* 17:316-19.
- Palmer, R. S. 1962. *Handbook of North American birds*. New Haven: Yale University Press.
- Schreiber, R. W. 1976. Growth and development of nestling brown pelicans. *Bird Band.* 47:19-39.
- . 1977. Maintenance behavior and communication in the brown pelican. *AOU Monogr.* 22:1-78.
- . 1979a. The brown pelican: An endangered species? *BioScience* 30:742-47.
- . 1979b. Reproductive performance of the eastern brown pelican. *Contrib. Sci., Nat. Hist. Museum, Los Angeles County* 317:1-43.
- . 1980. Nesting chronology of the eastern brown pelican. *Auk* 97:491-508.
- Schreiber, R. W., and DeLong, R. L. 1969. Brown pelican status in California. *Audubon Field Notes* 23: 57-59.
- Schreiber, R. W., and Risebrough, R. W. 1972. Studies of the brown pelican. *Wilson Bull.* 84:119-35.
- Schreiber, R. W.; Woolfenden, G. E.; and Curtsinger, W. E. 1975. Prey capture by the brown pelican. *Auk* 92:649-54.
- Stiles, F. G., and Smith, S. M. 1977. New information on Costa Rican waterbirds. *Condor* 79:91-97.

***Phaethornis superciliosus* (Ermitaño colilargo, Gorrión, Longtailed hermit)**
F. G. Stiles

Al caminar por el bosque muy húmedo de las bajas, de tiempo en tiempo nos veremos amenazados por un

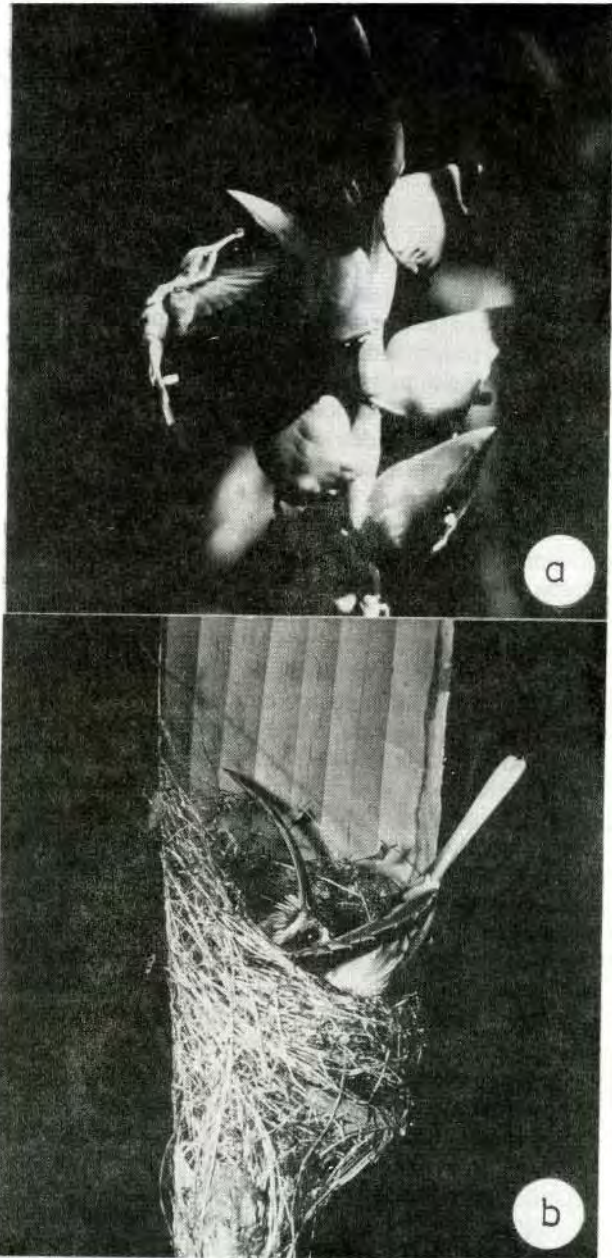


Fig. 10.41 *Phaethornis superciliosus*: a) Macho adulto visitando una flor de Heliconia. Finca La Selva, Distrito de Sarapiquí, Costa Rica (foto F. G. Stiles). b) Adulto empollando los huevos en el nido. Parque Nacional Corcovado, Costa Rica (D. H. Janzen).

colibrí de color poco vistoso, de pico curvo largo (fig. 10.41); este pájaro se acerca al intruso hasta una distancia de un metro o menos para escudriñarlo desde varios ángulos, y luego retirarse hasta el sotobosque emitiendo fuertes chillidos. Es común esta curiosidad entre los miembros de la subfamilia Phaethorninae, llamados ermitaños por la tendencia que tienen de vagar solitariamente, a grandes distancias, en el sotobosque. *Phaethornis superciliosus* es uno de los ermitaños típicos en muchos aspectos: pico curvo largo (35-40 mm), colores opacos

(verde bronceado superiormente, gris pardusco en el pecho y vientre, con rayas conspicuas más pálidas detrás y por debajo del ojo y hacia abajo en la garganta), dimorfismo sexual reducido (aunque los machos son ligeramente más grandes que las hembras, los colores de ambos son idénticos), patrón de forrajeo (acecho a distancias largas) y en el sistema social (los machos forman asambleas de cortejo, "leks", durante la época de cría). Al mismo tiempo, su ciclo anual muestra algunas adaptaciones sumamente interesantes hacia ritmos estacionales fuertes y variados con respecto a la disponibilidad de flores.

P. superciliosus es un ermitaño de tamaño medio (cerca de 6 g) cuyo plumaje más conspicuo con sus largas (65-75 mm) rectrices centrales de puntas blancas. El forro del interior de su boca es anaranjado, que, junto con las rayas faciales, produce un cuadro sorprendente cuando abre el pico. *P. superciliosus*, uno de los ermitaños más comunes se encuentra desde el sur de México hasta la Amazonia brasileña; es un ave del sotobosque, de las orillas y de los claros de bosque, y de bosques de crecimiento secundario. En elevaciones superiores a 500-800 m lo reemplaza el ermitaño verde *P. guy* de tamaño y hábitos similares.

En las bajuras húmedas, *P. superciliosus* coexiste hasta con cuatro especies más de ermitaños y con ocho a diez miembros de la subfamilia Trochillinae, los "colibríes típicos" o "no ermitaños" que en su mayoría tienen el pico recto. Todos los ermitaños son forrajeadores en serie, que no defienden sus territorios de flores. Los no ermitaños emplean una gran variedad de tácticas de forrajeo, y cuando menos los machos de algunas especies visitan con regularidad flores ricas en néctar. En muchas flores los patrones de visitas son, de esta manera, condicionados por la competencia de intervención dentro de las especies y entre éstas. Entre los no ermitaños las jerarquías de dominancia interespecífica están relacionadas con el tamaño (peso del cuerpo) aunque algunos ermitaños de mayor tamaño pueden ser excluidos de flores defendidas por no ermitaños de menor tamaño, pero más agresivos. La sobrevivencia de los ermitaños, en este sistema, requiere que haya flores que no puedan ser explotadas exitosamente por no ermitaños debido a sus largas y curvas corolas y a su distribución desperdigada. Las diferentes especies de ermitaños coexisten gracias al escogimiento y a la especificidad por ciertas flores, por la preferencia de hábitats y a la longitud de las rutas de forrajeo de los machos de *P. superciliosus* pueden extenderse hasta 1 km de los "leks", aunque es más común que esta distancia sea de 300 a 500 m. Las flores visitadas con más frecuencia son algunas especies de *Heliconia* (especialmente *H. pogonantha* en La Selva) *Costus*, *Aphelandra*, *Malvaviscus*, *Passiflora vitifolia*, etc. Su dieta también incluye varias arañas pequeñas, generalmente tejedoras y los insectos que cazan en sus telas, y con menos frecuencia del follaje. Es típico que estas aves se detengan momentáneamente en sus rutas de forrajeo en busca de néctar.

El aspecto más sorprendente en el comportamiento de *P. superciliosus* son las asambleas de cortejo o "leks" de

los machos, y que constan de cerca de una docena (de tres a veinticinco) de individuos. Estas asambleas se verifican en matorrales densos, generalmente a lo largo de quebradas que sirven de rutas de dispersión y de hábitats de plantas alimenticias de importancia. Cada macho en un "lek" defiende un territorio pequeño en la densa vegetación del sotobosque. Los focos de actividad de la asamblea son de tres perchas de canto en cada territorio, en donde el macho permanece la mayoría del tiempo anunciando su presencia con la repetición de un canto monótono de una sola nota. Los retos de un macho hacia otro y las interacciones entre machos y hembras con despliegues visuales y vocales centrados en las perchas de canto. Por lo denso de la vegetación, es casi imposible que un macho pueda ver a otro, aun cuando se encuentran muy juntos en el "lek"; el canto es el medio principal de comunicación. En el "lek" cada macho aparentemente conoce la localidad de las perchas de canto que ocupan con más frecuencia todos los demás machos.

La época del "lek" de *P. superciliosus* en La Selva, comienza cuando *Heliconia pogonantha* alcanza su mayor floración, entre el final de noviembre y enero: la mayoría de los machos llegan al "lek" con una diferencia de una o dos semanas entre uno y otro. La actividad es muy intensa durante mayo o junio; entre el final de junio y agosto los machos viejos abandonan el "lek" gradualmente, y a menudo los jóvenes de apenas unos pocos meses de edad ocupan su lugar. Estos juveniles quizás no pueden inseminar a las hembras pero la oportunidad de alcanzar una posición ventajosa en la próxima asamblea "lek" que aumenta por la experiencia que adquieren. Conforme disminuye la floración durante agosto a noviembre, disminuye, en forma drástica la actividad congregatoria al final de agosto y termina definitivamente al final de setiembre. Las hembras ocupan en la anidación casi los mismos 8 ó 9 meses que dura el "lek" en los más o menos desde diciembre o enero hasta finales de agosto, con un marcado aumento en la estación seca. Muy pocos nidos terminan exitosamente entre setiembre y noviembre cuando escasean las flores. La sobrevivencia de los machos en el "lek" es aproximadamente 90% o más pero, disminuye a cerca del 50 al 60% durante el período de escasez de flores; la tasa más alta de mortalidad (80%) ocurre en el mes de noviembre. Durante este mes, los pájaros pesan menos y las reservas de grasa disminuyen drásticamente.

Al igual que en todos los demás colibríes, la hembra de *P. superciliosus* construye el nido, pone los huevos y los incuba, además alimenta a los pichones sin ayuda del macho: en efecto se cree que esta emancipación del macho de los deberes familiares es una evolución de los "leks". El nido es una copa compacta de fibras vegetales adherido con telas de araña debajo del extremo de una hoja de palma, de banano o de *Heliconia*. Una "cola" colgante de pedazos de hojas, etc. le da al nido la apariencia de una guirnalda de detritos. Aunque el sitio del nido está perfectamente protegido de la lluvia y, aparentemente está seguro contra los depredadores, el 75 u 80% de todos los nidos no pros-

pera, debido, generalmente a la depredación. La incubación de los dos huevos, blancos y elípticos, requiere de 17 a 18 días y los pichones no abandonan el nido sino hasta 22 ó 27 días de edad; y la hembra los alimenta quizá durante una o dos semanas más, de modo que una anidación exitosa requiere por lo menos dos meses. La hembra probablemente no puede criar sino tres nidadas en un año, y debido a la falla frecuente de los nidos, es más común que sea solo dos. Los datos de otras especies de colibríes sugieren que una hembra cuyo nido se malogra iniciará otro de inmediato; la larga estación de cría permite varios intentos.

Dada la alta mortalidad, es obvio que una estación larga de cría es importante para la sobrevivencia de *P. superciliosus* en La Selva. Por lo menos en algunos individuos, la estación de cría se alarga por el traslape regular de las épocas de muda y de reproducción. Esto se facilita por una muda extremadamente larga (ca. de 5 meses) en la que se distribuye la demanda de energía durante un período largo. Los estudios con aves marcadas indican que cada individuo muda casi exactamente durante el mismo período cada año, aunque las diferentes aves pueden estar hasta 6 u 8 meses desfasadas. Los datos sobre los juveniles seguidos durante 1 ó 2 años indican que el ciclo de muda está coordinando de algún modo para comenzar cerca de, o un poco después del nacimiento de los polluelos; queda por verificar si el ciclo es en verdad un ritmo libre anual repitente o que si hay que programarlos cada año. Sin embargo, su efecto ecológico es el de proporcionar una renovación regular del plumaje —de suma importancia para el colibrí— y flexibilidad en las épocas de anidación que se coordinan con la variabilidad de las estaciones de floración. Los machos pueden mudar y a la vez estar activos en el “leks”; las hembras pueden interrumpir la muda para iniciar una anidación, lo que indica que el desgaste de energía es mayor en ellas. Este sistema de programar el expendio anual de energía (una época fija para la muda y una estación variable para la cría) puede ser común entre las aves tropicales.

- Skutch, A. F. 1964. Life histories of hermit hummingbirds. *Auk* 81:5–25.
- Snow, D. W., and Snow, B. K. 1964. Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land-birds. *Zoologica* 49:1–39.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285–301.
- Stiles, F. G., and Wolf, L. L. 1974. A possible circannual molt rhythm in a tropical hummingbird. *Am. Nat.* 108:341–54.
- . 1979. The ecology and evolution of a lek mating system in the long-tailed hermit hummingbird. *Am. Ornithol. Union Monogr.*, no. 27.

Pharomachrus mocinno (Quetzal)

A. LaBastille

El quetzal, uno de los pájaros más hermosos de América Central es el ave nacional de Guatemala (fig. 10.42). Este agraciado y tímido trogón (Trogonidae) aparece en la moneda de aquel país (un quetzal es equivalente a un dólar) y en su escudo, estampillas y banderas. En Costa Rica es menos popular, aunque igualmente admirado.

Esta especie cubre un ámbito de unas 1.000 millas, en elevaciones de aproximadamente 1.500 a 2.000 m, aunque en Guatemala se le ha encontrado cerca de 3.000. En Costa Rica, se le encuentra desde elevaciones de 1.300 a 3.000 m. El centro de su ámbito es cerca de 1.500 a 2.000 m. La subespecie nortea (*Pharomachrus mocinno mocinno*) se encuentra desde el sur de México hasta Honduras y el noroeste de Nicaragua, a la subespecie sureña (*P. m. costaricensis*) desde el extremo sur de Nicaragua hasta el oeste de Panamá: es una especie en peligro de extinción debido a la destrucción de su hábitat en el bosque nuboso.

El nombre quetzal se deriva de *quetzalli*, una antigua palabra azteca usada para describir las plumas de su cola, que también significa “precioso” o “bello”. El nombre del género es del griego, significa “manto largo”, que describe las largas plumas de su cola. También se le llama trogón resplandeciente a esta pequeña ave, del tamaño de una paloma (35 cm) que, en los machos, adornan su cola de 1 m de largo, su cresta corta y su pecho rojo carmín. La cabeza, la espalda y las cobertoras de las alas en ambos sexos son de un color verde esmeralda vistoso. Las hembras son generalmente menos llamativas, menos rojas y carecen de las largas plumas de la cola. El plumaje verde iridiscente se confunde bien con el follaje húmedo del dosel del bosque.

La pluma del quetzal, a un aumento de 10.000 veces en verdad no es verde sino parda. Es una composición de



Fig. 10.42 *Pharomachrus mocinno*: a) Macho adulto a la entrada del nido en el costado de un árbol grande en el sotobosque. b) Pichón (fotos N. Wheelwright).

diminutas partículas pardas de melanina con una separación de 5.400 Angstrom aproximadamente. La longitud de la onda verde se encuentra en ese ámbito, con el resultado que el fenómeno físico de la interferencia hace, al chocar la luz con la pluma, que el color que refleja sea ese.

Siendo el quetzal un pájaro del dosel, es muy tímido; cuando inspecciona el ambiente, no muestra las partes rojas de su cuerpo, sino que da la espalda al peligro o al intruso sospechoso. Puede permanecer inmóvil por largos ratos, moviendo únicamente la cabeza de lado a lado muy lentamente. Cuando se le amenaza o se asusta emite un fuerte *wiic-wiic* monótono y áspero. Acompaña a este sonido con un movimiento rápido de las plumas de la cola abiertas en forma de abanico. Esta especie es más activa durante el cortejo, cuando los machos pueden lanzarse al vuelo, en espirales ascendentes, para luego retornar al dosel, en picada, con sus largas plumas de la cola, ondeando. También son comunes las persecuciones de cortejo entre los árboles del bosque.

La época de cría es entre marzo y junio. Para construir el nido las parejas escarban en troncos y tocones en estado de descomposición, generalmente ahondando y agrandando los huecos hechos por los pájaros carpinteros, tucanes o por otros animales; sus picos y garras no son lo suficientemente fuertes para perforar la madera sana. La mayoría de sus nidos se encuentran en huecos a 10 m del nivel del suelo y miden aproximadamente 10 X 10 X 30 cm. La nidada consta casi siempre de dos huevos celestes de aproximadamente 29-32 mm. Ambos padres comparten las labores de construcción del nido, incubación y cuidado de los polluelos (*fig. 10.42*). Dividen el día, generalmente, en dos guardias para cada uno.

Supuestamente el territorio promedio del quetzal (el que defiende) tiene un radio de 350 m alrededor del árbol en donde tiene su nido y sus límites verticales son hasta 4 m por encima del dosel. Los machos comienzan una ronda de cantos territoriales al amanecer hasta media mañana, que repiten al anochechar. Este es un silbido agudo, bitonal y melodioso, que repiten a intervalos de 8 a 10 min. El ámbito hogareño (área en donde se alimentan durante la estación de cría) ocupa aproximadamente 6 a 10 ha en el tercio superior del dosel del bosque. Durante la época de anidación, los quetzales se encuentran en altitudes menores en el bosque, ya que dependen de árboles muertos y tocones en estado de descomposición para construir en ellos sus nidos; sin embargo, nunca se les ha visto en el suelo o cerca de él.

Su dieta consiste principalmente de frutas como higos silvestres, aguacates y ranas y lagartijas pequeñas. Se cree que los quetzales obtienen el agua en sus alimentos o de la que queda atrapada en las bromelias.

Los árboles del nido parecen ser el mayor factor limitante *directo* para la sobrevivencia del quetzal en la naturaleza. A menudo, hay escasez de árboles con madera lo suficientemente suave para permitir la excavación del nido. Aquellos árboles apropiados generalmente se encuentran en el último estado de descomposición antes de

caer y están expuestos a daños por terremotos, lluvias fuertes, vientos y otros factores climáticos.

La destrucción del hábitat por el hombre es el principal factor indirecto que afecta a estas aves. En América Central, se están dedicando grandes áreas del bosque nuboso para explotaciones ganaderas, agricultura o para la agricultura de tala y roza. A menudo, sus que mas arden incontroladamente durante semanas.

Además, se está extrayendo de los bosques nubosos maderas finas, leña y carbón. Hay una tendencia creciente de rozar las laderas de los montes y de los volcanes para sembrar café, té, cardomomo, especies, nueces, quina y legumbres. En muchos lugares, el límite superior de cultivos se encuentra en la actualidad en elevaciones de 1,500 a 2,000 m, con la resultante pérdida de la copa superior del suelo, causando gran deterioro a las cuencas hidrográficas y a la tabla de agua a largo plazo. El hombre, los animales domésticos, la vida silvestre y los peces aguas abajo pueden encontrar que disminuye el cauce de quebradas y nacientes y que aumentan las inundaciones por la remoción de la capa protectora superior de esta esponja gigante —el bosque nuboso.

Otra amenaza aunque de menos cuantía para los quetzales es el tráfico ilegal de pieles, plumas y especímenes vivos que llevan a cabo los campesinos, quizás para aumentar sus míseras entradas; los cazan con cerbatanas, escopetas viejas, rifles y trampas.

En años recientes, se ha establecido áreas de protección para los quetzales en América Central. En Costa Rica están protegidos en los parques nacionales (v.g. Volcán Poás, Braulio Carrillo, Chirripó, la Reserva Forestal de Monteverde, etc.). En Guatemala en una reserva privada en el Volcán Atilán, se colocaron dieciséis cajas de anidación artificiales en el bosque nuboso para tratar de fomentar la reproducción de los quetzales residentes. También existe una reserva privada cerca de Cabán, auspiciada y asesorada por la Universidad de San Carlos. Es de primordial importancia establecer un sistema de parques en el bosque nuboso, desde México hasta el sur de Panamá, para la protección de estos extraordinarios ecosistemas y este hermoso pájaro, antes de que ambos desaparezcan.

- Bowes, A. L. 1969. The quetzal, fabulous bird of Mayaland. *Nat. Geograph.*, 135:140-50.
- Bowes, A. L., and Allen, D. G. 1969. Biology and conservation of the quetzal. *Biol. Conserv.* 1:297-306.
- Kern, J. 1968. Quest for the quetzal. *Audubon* 70:20-29.
- LaBastille, A. 1973. Establishment of a quetzal cloud-forest reserve in Guatemala. *Biol. Conserv.* 5:60-62.
- . 1974. Use of artificial nest boxes by quetzals in Guatemala. *Biol. Conserv.*, vol. 6.
- . 1976. A question of quetzals. *Anim. King.* 78:18-24.
- . 1976. The quetzal. *Tier*, 4-7 January, p. 53.
- LaBastille, A.; Allen, D. G.; and Durrell, L. W. 1972. Behavior and feather structure of the quetzal. *Auk* 89:339-48.

- Ridgway, R. 1911. The birds of North and Middle America, part 5. *U.S. Nat. Mus. Bull.*, no. 50.
- Skutch, A. 1944. Life history of the quetzal. *Condor* 46:213-35.

***Premnoplex brunnescens* (Trepador Moteado, Subepalos, Spotted Barbtail)**

G. V. N. Powell

El *Premnoplex brunnescens*, o paserino de la familia Furnariidae, (horneros), es una ave pequeña (15g) con las partes inferiores de color castaño fuerte y las inferiores pardo oliva fuertemente salpicadas de beige. Habita el bosque de elevación media (superior a 500 m), entre Costa Rica y Bolivia. Su forrajeo es igual al de las especies típicas de trepadores, subiendo por los troncos y ramas grandes, sacando artrópodos de las grietas de la corteza y entre las epifitas. *Premnoplex* es una especie tímida, lista a ocultarse al menor amago de disturbio. Su presencia se hace evidente con más frecuencia por las notas agudas de alarma emitidas como respuesta a estímulos de amenaza. Al igual que muchas especies neotropicales de montano, los trepadores moteados aparentemente forman parejas permanentes y cuidan sus territorios durante todo el año, que en el bosque húmedo de Costa Rica (Monteverde, 1.500 m) es de cerca de 2 h; los residentes se salen de sus territorios con frecuencia e invaden los adyacentes. El traslape de territorios es común y la defensa, especialmente contra vecinos coespecíficos, es frecuente. El comportamiento agonístico está limitado primordialmente a amagos y suplantaciones, pero cuando los intrusos tardan en retirarse, puede haber combates físicos. El comportamiento de amenaza es interesante, ya que se adapta casi de manera exclusiva a pájaros que perchan predominantemente en tallos verticales y por lo tanto ofrecen poca flexibilidad para los movimientos del cuerpo y para la orientación. Un individuo en actitud amenazante extiende ambas alas completamente hacia atrás hasta que están paralelas y casi tocándose; al mismo tiempo extiende la cola y la apoya contra el sustrato, elevando las plumas de la corona. Estos despliegues van seguidos de fuertes vocalizaciones entrecortadas, en forma individual o en sucesión rápida.

Los trepadores moteados, como la mayoría de las especies insectívoras de elevaciones medias, anidan entre marzo y junio. Sus nidos son estructuras huecas de musgos en hendiduras de árboles entre tramas de bejucos. Se llega a la copa del nido por un túnel de entrada estrecho. En los nidos exitosos generalmente nacen dos pichones. Los polluelos permanecen con sus padres hasta dos meses y luego forman parte de poblaciones flotantes que ocupan hábitats poco usados por coespecíficos territoriales. Cuando los pájaros territoriales encuentran los juveniles en sus dominios, los persiguen y los sacan del área.

Premnoplex es un miembro activo de las bandadas de especies mixtas del sotobosque. En Costa Rica, *Basileuterus* (Parulidae) y *Chlorospingus* (Thraupidae) for-

man los núcleos principales de las bandadas de especies mixtas en los bosques de elevaciones superiores. En Monteverde, las parejas de *Premnoplex* siguen a las familias de *Basileuterus* durante largos períodos (dg - 95 min). Su facilidad para seguir las bandadas varía durante el año, desde 40% en la estación de cría a 90% cuando no están anidando. El análisis de la configuración de sus territorios sugiere que los de *Premnoplex* están alineados en el sentido de ser congruentes con los territorios de *Basileuterus*. Este le permite a *Premnoplex* permanecer con la misma familia de (Warblers FGS) sin penetrar territorios colindantes. Esta congruencia reduce la frecuencia de encuentros agonísticos con sus coespecíficos adyacentes y elimina casi totalmente la probabilidad que las aves sean excluidas de una bandada mixta porque penetran en un territorio nuevo del *Premnoplex*.

- Buskirk, W. H. 1972. Ecology of bird flocks in a tropical forest. Ph.D. diss., University of California, Davis.
- Skutch, A. 1967. *Life histories of Central American highland birds*, ed. R. A. Porter, Jr. Publication no. 7. Cambridge, Mass.: Nuttall Ornithological Club.

***Quiscalus mexicanus* (Zanate, Zanatile, sanate, Great-tailed Grackle)**

K. A. Arnold

El zanate *Quiscalus mexicanus* (fig. 10.43) pertenece a la familia de aves canoras, panamericanas, Icteridae. La especie, reconocida en 1961, es diferente de la del zanate norteamericano, *Q. major*; se encuentra hacia el norte desde Colombia, hasta el sur de los Estados Unidos desde California hasta el oeste de Louisiana. En los últimos veinticinco años, esta especie se ha difundido al norte hasta Kansas, Illinois e Indiana y por los valles de los ríos de Arizona hasta California. Es un residente permanente en la mayor parte de su ámbito, aunque migra desde el norte de los Estados Unidos a climas más cálidos durante el invierno.

Esta ave, como muchos de los ictéridos es colonial y con marcado dimorfismo sexual. El macho es de color más llamativo, a la vez que es más grande, cerca de 50% por peso. Construye generalmente sus colonias cerca de las habitaciones humanas y es probable que la dispersión reciente hacia el norte es el resultado de esta asociación con el hombre.

En Texas, los machos establecen colonias al final de marzo y a principios de abril; aunque en algunas ocasiones han iniciado la anidación en febrero. El pico de la postura es al final de abril y al principio de mayo, el nacimiento de los polluelos es a mediados de mayo y pueden volar al final de este mes. La anidación puede extenderse hasta mediados de julio.

El macho puede defender el territorio y unirse a otros machos para expulsar a un intruso, la hembra construye el nido, incuba los huevos y alimenta y cuida los pichones.



Fig. 10.43 *Quiscalus mexicanus*, macho adulto (foto K. A. Arnold).

Los nidos son voluminosos, generalmente colocados en horquetas en el metro superior de los árboles del dosel y aunque en su mayoría están contruidos de zacate, no es raro encontrar en ellos cáñamo, tiras de papel y otros materiales hechos por el hombre. En Texas, la hembra pone de dos a seis huevos, con un promedio de tres. También hay una segunda anidación si se malogra el nido o la nidada. La incubación es de cerca de 13 días y los polluelos permanecen en el nido por tiempo igual. Al igual que en muchos paserinos, el éxito reproductivo es de 45% a 60%. La relación sexual de los polluelos es cerca de 50:50, aunque durante el primer año la mortalidad es mayor entre los machos. Las hembras se incorporan a las filas de la incubación en la primera estación después de nacidas. Sin embargo, al igual que en muchos ictéridos, los machos no participan en la cría durante su primer año.

Después de emplumar, los pichones permanecen con la madre durante varias semanas, a veces hasta diez. Estas unidades familiares son quizás la base para el establecimiento de congregaciones informales, tanto para forrajear durante el día como para el descanso nocturno. Estas agregaciones, a menudo, causan problemas en las comunidades humanas, aunque de tipo de molestia.

Los zanates son consumidores oportunistas, generalmente de insectos, incluyendo grandes cantidades de ortópteros grandes, y pueden comer granos cuando escasean los insectos. Consumen vertebrados pequeños y en el sur de Texas pueden ser depredadores serios de los huevos y pichones de la paloma aliblanca. Su consumo de granos causa serios problemas en los cultivos, ya que en bandadas numerosas comen grandes cantidades de semillas recién sembradas o arrancan los tallos tiernos de granos. Generalmente los machos adultos forrajear en áreas diferentes de las hembras y juveniles, solo o en grupos de dos o tres. Las hembras y los pichones, a menudo, forrajear en bandadas de diez hasta varios cientos, lo que probablemente refleja su mayor agilidad para

perseguir y capturar los insectos más huidizos. A menudo, la cola grande del macho obstaculiza sus movimientos.

Los machos demuestran despliegues de cortejo antes las hembras dentro de las colonias y en las áreas abiertas adyacentes. En ausencia de hembras, dos o más machos despliegan el comportamiento de la "cabeza erguida", aun fuera de la época de reproducción. Durante la estación de cría, un macho escoge una percha bien visible y hace sus despliegues acompañado de cantos estridentes y rechinantes; uno de éstos es un ruido quejumbroso, como el de un motor cuando empieza a acelerar. Cuando una hembra se acerca a un macho en despliegue, éste responde con una "persecución de revoloteo" en la que gira alrededor de ella con las plumas erguidas, agitando las alas elevadas y entonando una serie de notas rechinantes. Si la hembra está receptiva, se establece la pareja y continúan los despliegues, o en caso negativo, ella se retira.

No obstante, los conflictos con el hombre, esta conspicua especie muestra un crecimiento dinámico que probablemente continúe durante muchos años.

Arnold, K. A., and Folse, L. J., Jr. 1977. Movements of the great-tailed grackle in Texas. *Wilson Bull.* 89: 602-8.

Davis, W. R., II, Arnold, K. A. 1972. Food habits of the great-tailed grackle in Brazos County, Texas. *Condor* 74:439-46.

Grotie, R. E., and Kroll, J. C. 1973. Growth rate and ontogeny of thermoregulation in nestling great-tailed grackles, *Cassidix mexicanus prosopidicola* (Icteridae). *Condor* 75:190-99.

Kok, O. B. 1971. Vocal behavior of the great-tailed grackle (*Quiscalus mexicanus prosopidicola*). *Condor* 73:348-63.

Pruitt, J. 1975. The return of the great-tailed grackle. *Am. Birds* 29:985-92.

Selander, R. K., and Giller, D. R. 1961. Analysis of sympatry of great-tailed and boat-tailed grackles. *Condor* 63:29-86.

Ramphastos swainsonii (Dios-te-dé, Quioro, Tucán de Swainson, Chestnut-mandibled Toucan)

H. F. Howe

Este es el tucán más grande de América Central y se encuentra en los bosque muy húmedos tanto de bajura como de altura, desde Honduras hasta Ecuador; en Costa Rica es más común en los bosques muy húmedos de la vertiente del Caribe. A diferencia de su congénere más pequeño, *R. sulfuratus* Gould (tucán pico de quilla), el tucán de Swainson no se encuentra en el bosque estacional seco de Guanacaste. En su propio hábitat, este pájaro grande es uno de los miembros más conspicuos de la avifauna.



Fig. 10.44 *Ramphastos sulphuratus*: a) Ejemplares muertos por un cazador rural (el del pico más grande es el macho). b) Pico con lengua muy modificada. Tilarán, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

A pesar de su tamaño y de su abundancia, la historia natural del Quioro o Dios-te-dé, es poco conocida. El peso promedio de las hembras es uno poco menos de 600 g, y los machos pesan aproximadamente 70 g más (Howe 1977). Sus grandes picos bicolors, amarillo y café, atestiguan su dimorfismo sexual; con alguna práctica, un naturalista puede distinguir los machos de las hembras por el tamaño del pico. Fuera de esta diferencia, tanto machos como hembras parecen iguales: de cuerpo negro, garganta y pecho amarillo, periano blanco, y cobertores de cola rojas. Van Tyne (1929) y Skutch (1971) estudiaron unos pocos nidos y encontraron que las nidadas son de dos o tres huevos y que colocan sus nidos en cavidades naturales en los árboles; machos y hembras ayudan en la crianza y cuidado de los polluelos. El llamado penetrante de esta especie es uno de los sonidos más llamativos del bosque muy húmedo neotropical, aunque el contexto en que se emite se desconoce. Algunos pájaros llaman desde los árboles con frutos; quizás sea este un despliegue territorial. Aunque en marzo y abril, y a veces durante otras épocas del año hay congregaciones de hasta veinte individuos —que algunas veces incluyen tucanes pico de quilla— inician una algarabía mixta de gritos y rechineos (de las especies más pequeñas) desde los árboles más grandes del bosque. Este problema necesita el estudio de algún etólogo. Los patrones de colores llamativos de ambos tucanes grandes centroamericanos pueden ser una función de cortejo o de

intimidación, pero no parte de las ocupaciones diarias rutinarias, como es la copulación, que tarda menos de 5 segundos y que aparentemente carece de preliminares.

Su dieta es muy variada, en su mayoría de frutas y a veces vertebrados pequeños; es uno de los frugívoros mayores del bosque, y su preferencia no se limita al tamaño de las frutas como sucede en pájaros más pequeños. En Costa Rica y Panamá, los he visto comer las semillas diminutas de *Cecropia* y *Ficus* (Moraceae), bayas de tamaño mediano, drupas, y ariloides de *Casearia* (Flacourtiaceae), *Sorocea* (Moraceae), *Protium* y *Tetragastris* (Burseraceae), *Faramea* (Rubiaceae) y drupas voluminosas y arilos de *Virola* (Myristicaceae), *Beilschmiedia* (Lauraceae), y *Socratea* (Palmae) entre otras. Pasan las semillas pequeñas por el tracto digestivo intactas; retienen las más grandes en la molleja de 5 a 30 mins y las regurgitan en condición viable, utilizando únicamente la parte carnosa comestible de la fruta. Aunque este pájaro come muchas clases de frutas, quizás es más importante como agente dispersor de árboles como *Virola*, en el que el arilo está compuesto principalmente de grasas (más del 50%) y proteínas (más de 2,5%). En algunos árboles bien cargados, los tucanes simplemente ocupan porciones de la copa y comen y regurgitan semillas en el mismo lugar, de manera que no desempeñan función alguna como dispersores (Howe 1977). En otros árboles, por ejemplo el *Tetragastris*, de frutos azucarados, en Panamá, los tucanes son consumidores conspicuos, aunque en realidad son dispersores insignificantes, ya que los monos y otros mamíferos consumen cantidades mucho mayores de semillas en cada visita (Howe 1980). El que un ave sea un agente de dispersión o solamente un ladrón de semillas depende del tamaño de la cosecha, la palatabilidad de la fruta y la proporción de semillas que acarrean los padres a los pichones en sus nidos. Este tucán es el arquetipo del “frugívoro sin miedo” y no consume las frutas a escondidas entre la vegetación circundante, como hacen muchas aves pequeñas. Además de frutas, el tucán come oportunísticamente insectos grandes y consume ávidamente otras fuentes de alimento animal, tales como huevos de otras aves, polluelos y lagartijas. Generalmente permanece en el dosel, aunque desciende al sotobosque para cazar en arbustos, o hasta el suelo en busca de animales pequeños.

Muy poco se sabe acerca del comportamiento ecológico de estas aves, aunque observaciones detalladas en los árboles con frutos han arrojado datos curiosos (Howe 1977, 1980): los machos brindan frutas a las hembras y ambos se acicalan mutuamente. Al terminar la anidación, los machos defienden porciones de árboles en fruta contra todos los demás frugívoros, excepto sus parejas, lo que sugiere que existe cooperación y una unión estable entre ellos. Los machos de una pareja generalmente llegan de primero a un árbol y se alimentan durante algunos minutos antes que las hembras. El macho se pasa a otro árbol de la misma especie o a uno diferente antes de que se agote la cosecha, y la hembra come lo que sobra; luego ella sigue a su pareja. Ya que los tucanes, de ambos

sexos desplazan a los frugívoros menores, este patrón de frugivoría permite a las parejas dominar algunos recursos de alimento (v.g., *Viola sebifera*, un árbol pequeño), “dominando” dos árboles simultáneamente; aunque los tucanes utilizan el pico en los combates entre ellos, desplazan a los demás pájaros por medio de amenazas. Sólo una vez he visto a una hembra atacar a un macho, tratando de desalojarlo de un árbol en fruto, con el resultado que el macho la alejó rápidamente, lo que sugiere la ventaja de tener el pico y el cuerpo grandes. Cuando las frutas son abundantes, los tucanes de una o de las dos especies de individuos y los actos de agresión intra-e interespecíficos son casi inexistentes, y los de ambos sexos se aprovechan de la movilidad que tienen los tucanes de pico de quilla para encontrar la comida. A menudo, los pájaros más grandes llegan a un árbol “en la cola” de un tucán de pico de quilla, desalojan el ave más pequeña, y comienzan a comer. He visto a tucanes de Swainson descubrir y apropiarse, de igual manera, de huecos en árboles que están usando aves más pequeñas para beber y bañarse; también fui testigo de la persecución en el piso del bosque, de una lagartija *Ameiva* por un tucán pico de quilla que finalmente fue capturada por un tucán más grande. Obviamente queda mucho que descubrir de estas espectaculares aves.



Fig. 10.45 *Sporophila aurita aurita*: Macho adulto. Diciembre de 1975, Costa Rica (foto F. G. Stiles).

Howe, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology* 58:539–50.

———. 1980. Vertebrate destruction and dispersal of a superabundant tropical fruit. *Ecology* 61:944–59.

Skutch, A. F. 1971. Life history of the keel-billed toucan. *Auk* 88:381–424.

Van Tyne, J. 1929. The life history of the toucan *Ramphastos brevicarinatus*. *Misc. Publ. Zool. Univ. Michigan* 19:1–43.

***Sporophila aurita* (Espiguero Variable, setillo de collar, Setillero de Laguna, Variable Seedeater)**

F. G. Stiles

Este pequeño setillero (10 ó 12 g; las hembras son ligeramente mayores) (fig. 10.45) es común en bosques de crecimiento secundario semiabierto desde el sur de México hasta Perú. El nombre común recuerda la variabilidad en el plumaje del macho. En Costa Rica, la raza *S. a. corvina* ocupa la vertiente del Caribe y los machos son totalmente negros, excepto por un pequeño parche blanco en las alas. En la raza del Pacífico, *S. a. aurita* el macho es casi totalmente negro pero, tiene parches blancos en la garganta, cuello, parte inferior del pecho y vientre, periano y alas. En el centro de Panamá, las dos razas se juntan y se hibridizan. Las hembras de ambas razas son esencialmente verde oliva, que en el vientre se aclara hasta café pálido (*corvina*) o blancuzco (*aurita*).

En ambas vertientes de Costa Rica, el setillero de laguna es una de las aves más abundantes en elevaciones

bajas húmedas (hasta cerca de 1.200 a 1.500 m) en donde se ha eliminado el bosque. A menudo se les encuentra con otras especies de setilleros pequeños (v.g., *Tiaris olivacea*; *Volatinia jacarina*; *Oryzoborus funereus* y otras especies de *Sporophila*). Se pueden diferenciar fácilmente algunos miembros del género *Sporophila* de otras especies, por sus picos fuertes, de silueta redondeada (aunque no cónica). En Costa Rica, hay cuatro especies adicionales, por lo menos dos de las cuales están en vías de aumentar sus territorios conforme avanza la deforestación. Los machos del setillero de cuello blanco (*S. torqueola*) son semejantes a los de *S. a. aurita* pero tiene más color blanco. Las hembras son parduscas en las partes inferiores; ambos sexos tienen barras prominentes en el extremo de las alas. Esta especie anteriormente fue limitada especialmente a Guanacaste y la Meseta Central (en donde aún es más abundante que *S. a. aurita*) aunque hoy se le encuentra en todas las tierras de bajura, pero menos abundante que *S. a. aurita* en todas las demás áreas. Los setilleros grisáceos (*S. schistacea*) y de panza amarilla (*S. nigricollis*) se encuentran en el suroeste de Costa Rica; el primero es poco común y local, el segundo más abundante y está aumentando su ámbito hacia el Valle Central. El diminuto setillero de pecho rojo (*S. minuta*) es una especie de sabana de distribución muy dispersa y dos centros en donde es muy abundante: las sabanas de palmeras al sur del Lago Nicaragua y las del valle del Térraba.

Todas las especies de *Sporophila* tienen hábitos similares; generalmente fuera de la estación de cría forman bandadas que pueden consistir de varias especies de setilleros (además de *Sporophila*, puede haber *Tiaris*, *Volatinia*, etc.). El alimento principal de esta especie son semi-

llas de zacates panicoides, aunque algunas especies prefieren las semillas, en diferentes estados de madurez (J. E. Sánchez, com. pers.). Sin embargo, en ciertas épocas hay una superabundancia de semillas y entonces los patrones alimenticios de las diferentes especies son idénticos. También puede haber cierta segregación del hábitat, especialmente al acercarse la época de cría. *Sporophila* anida en arbustos y árboles pequeños mientras *Tiaris* y *Volatinia* generalmente prefieren pastizales tupidos y charrales; *Oryzoborus* anida, a menudo, en zacates altos en potreros húmedos y en pantanos.

Los machos de *S. aurita* cantan esporádicamente casi todo el año, aunque más intensamente hacia el final de la estación seca y en el inicio de las lluvias, lo que coincide con la época principal de anidación. Su canto es una melodía de gorgoros, trinos y notas zumbantes, a menudo, muy melodioso, algo similar al canto de *Spinus*. La época principal de anidación es cerca de mayo o junio hasta el final de setiembre en la mayoría del territorio costarricense, lo que coincide con la época en que maduran la mayoría de las semillas de gramíneas, cuyo crecimiento se estimuló con el inicio de las lluvias. La época de cría es más larga y menos bien definida en los lugares en donde no hay una estación seca larga. El patrón de cría es la monogamia; las parejas defienden el nido y sus vecindades contra otras aves que están anidando; aunque permiten que bandadas que están forrajeando se acerquen más al nido.

El nido de *S. aurita* es una copa compacta y fuerte aunque muy flojamente tejido, de raicillas y fibras de zacate, generalmente a 1 ó 2 m del suelo en arbustos o árboles pequeños. La nidada casi siempre es de dos huevos aunque no es raro encontrar nidos de tres, que es aparentemente más común en la raza caribeña, *S. a. corvina*. Los huevos son celeste-grisáceos, muy manchados de pardo. La hembra prácticamente construye el nido y sólo ella incuba los huevos y cuida de los polluelos, aunque ella y el macho los alimentan. Tanto la incubación como el período que permanecen los pichones dura 12 ó 13 días cada uno. Los polluelos se alimentan de semillas y de insectos y casi siempre hay dos nidadas en el año. La muda anual en los adultos comienza en setiembre u octubre y continúa hasta el final de diciembre o el principio de enero (en La Selva).

Los machos jóvenes empluman durante su primer año y su plumaje es poco espectacular, igual al de las hembras, y empiezan a mudar y adquirir los colores de adultos al inicio de abril o mayo, aunque aún faltan muchos datos al respecto.

El espiguero variable es un ejemplo típico del gran número de aves de bosques en crecimiento secundario, que, sin duda, se han beneficiado enormemente de la influencia del hombre en el hábitat. Sus hábitats originales (antes de la llegada del hombre) fueron, sin duda, pantanos enzacatados, bosques abiertos de segundo crecimiento, y charrales a lo largo de quebradas y ríos grandes en donde las inundaciones periódicas impidieron el establecimiento de árboles, y también claros grandes producidos por caídas extensas de árboles; quizás en estas circunstancias no fue un ave muy abundante. En los bosques, *S. aurita* aún ocupa

estos hábitats y es capaz de cruzar grandes áreas en busca de su alimento —prueba de ello son las capturas ocasionales de uno o dos ejemplares en redes de niebla colocadas muy adentro del bosque virgen. Sin embargo, la deforestación de la mayor parte de la tierra firme centroamericana ha cambiado el mundo de los setilleros: de parches e islas de buenos hábitats en un mar de hábitats pobres (el bosque), a esencialmente un mar de hábitats con parches que se encogen constantemente e islas de mala calidad. El paso acelerado de la deforestación en los últimos siglos probablemente ha permitido que aves como *Sporophila aurita* mantengan un crecimiento de población exponencial durante algún tiempo. Esto a la vez bien pudo haber afectado su comportamiento, estrategias reproductivas, etc. Sería muy interesante comparar la biología de una especie como *S. aurita* en un área típica perturbada con aquella de una población local en un área grande de hábitat primario.

Pulliam, H. R. 1973. Comparative feeding ecology of a tropical grassland finch. *Ecology* 54:284–99.

Skutch, A. F. 1954. *Life histories of Central American birds*. Pacific Coast Avifauna, no. 31. Berkeley: Cooper Ornithological Society.

Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1–430.

***Terenotriccus erythrurus* (Mosquerito Colirrufo, Bobito, Tontillo, Ruddy-tailed Flycatcher)**

T. W. Sherry

El mosquerito colirrufo (*Terenotriccus erythrurus*, Tyrannidae; (fig. 10.46) es muy común en los bosques húmedos y muy húmedos desde el sureste de México al centro de Brasil y de Bolivia. Como mosquero es conspicuo por su actividad, por su patrón “fugaz” de forrajeo en los niveles medios e inferiores del bosque y por su docilidad. Es una ave pequeña (más o menos 7 g), de color rojo vivo que contrasta con el gris oliva del lomo y el ocre del vientre. Aunque pertenece a la clase confusa de mosqueros neotropicales y diminutos, diferente a éstos, no se le puede confundir con las otras especies. No es de extrañar que *Terenotriccus* sea un género monotípico (Meyer de Schaunsee 1966).

En Costa Rica, el mosquerito colirrufo se encuentra en una gran variedad de hábitats del bosque y en áreas de crecimiento secundario desde las bajuras hasta cerca de 1.400 sobre el nivel del mar (Slud 1964). En finca La Selva se le encuentra en casi todos los hábitats sombreados, incluyendo la antigua plantación de cacao, bosques de segundo crecimiento, bosques primarios y sus claros. Está restringido mayormente a la vertiente del Pacífico que a la del Caribe, en América Central, y en Costa Rica no se extiende hacia el norte del Golfo de Nicoya, en Guanacaste (Skutch 1960; Slud 1964).

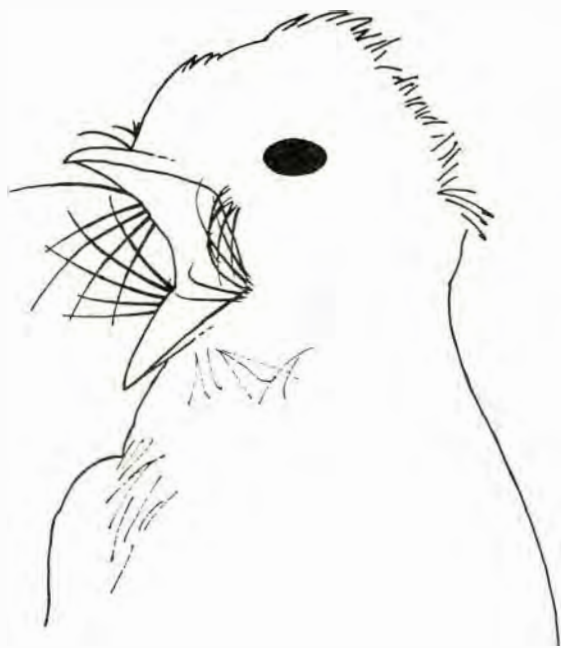


Fig. 10.46 *Terenotriccus erythrurus*, adulto, mostrando configuración y tamaño de cerdas rictales cuando el pico está abierto. Costa Rica (dibujado de una foto por T. W. Sherry).

Aparte de las breves descripciones de su distribución y de su canto de Slud (1964) y de su historia natural de Skutch (1960), es muy poco lo que se sabe de esta interesante especie. Su dieta es muy especial, aun cuando se le compara con la de los demás insectívoros tropicales, ya que se compone en gran parte de homópteros saltadores (71% Fulgoridae y 23% Cercopodeae, según el examen de nueve estómagos Sherry (ms.); ver también Haverschmidt 1968). Esta selección dietética quizá puede explicar el porqué algunas aves, especialmente las residentes, se especializan más que otras.

Un estudio comparativo aclara algunos de los rasgos morfológicos peculiares de este pájaro con respecto a la selección de sus presas y su comportamiento de forrajeo (Sherry 1979b, y en prep.). La carga del ala (masa total por área del ala) es baja, al igual que cualesquiera de los mosqueros tropicales que he estudiado. Con frecuencia, *Terenotriccus* persigue su presa de insectos en forma acrobática en una variedad de hábitats, a menudo pobremente iluminados, dentro del bosque tropical. Sin embargo, sus alas son redondeadas como aquellas de los demás perseguidores del bosque y no puntiagudas como las de los perseguidores de campo abierto. *Terenotriccus* también revolotea, como un colibrí, cuando busca su presa; también picotea en las hojas en busca de presas o para desalojarlas del sustrato. Esta ave tiene cerdas rictales largas y tiesas que forman una cesta alrededor del pico abierto (fig. 10.46). La rigidez y la configuración de las cerdas cuando el pájaro abre el pico indican que su función es física —para capturar y dominar a las presas ágiles en los hábitats mal iluminados. Finalmente, la cola del mosque-

rito colirrufo es de forma relativa larga y ancha, como la de los otros perseguidores (ver historia natural del jacamar, *Galbula ruficauda*). Esta amplia cola podría aumentar su agilidad en la persecución de su presa, debido al área de superficie adicional para frenar, dirigir o elevar al ave en vuelo. *Terenotriccus* también tiene los ojos grandes, típico de los mosqueros del sotobosque de los bosques pluviales.

Otros “mosqueros” confirman la relación de los homópteros fulguroides con respecto a la morfología del depredador (carga del ala baja, cola bien desarrollada, y cerdas rictales) y su comportamiento (persecución acrobática en ambientes mal iluminados). En Costa Rica, el mosquero de cola sulfurada, *Myiobius barbatus* frecuenta los mismos hábitats que el mosquero colirrufo y ambos se encuentran en bandadas mixtas de hormigueros, por lo menos en parte, ya que la actividad de los miembros de la bandada (v.g., *Monasa morphoeus*, monja cariblanca) desalojan los insectos de la vegetación *Setophaga ruticilla* (Parulidae) migra desde los trópicos y con regularidad, mientras anida en las zonas templadas, se alimenta de homópteros (Sherry 1979a), también consume fulgóridos durante la migración (Sherry y Hesperheide, datos inéditos). *Polioptila caerulea*, (Sylviidae) es otro insectívoro común de zonas templadas que también consumen cantidades grandes de homópteros (Root 1967).

El género endémico *Nesotriccus* (mosquero de la Isla de Coco, Tyrannidae) emplea varias técnicas para capturar una gran variedad de insectos en su isla, alejada de bosque pluvial, en el este central del Pacífico (entre Costa Rica y las Islas Galápagos). A pesar de esto, los fulgóridos son relativamente abundantes en la isla (Sherry y Webster, datos inéditos) pues constituyen el 42% de la dieta de *Nesotriccus*, cuyas alas y cola son casi idénticas a las de *Terenotriccus* (Sherry, en prep.).

En el bosque hay gran cantidad de familias de homópteros fulgóridos, pequeños, inconspicuos y listos a saltar del sustrato al acercarse un posible depredador (v.g., redes de captura). La combinación de rasgos de comportamiento y morfológicos sugiere que se ha vencido la táctica de evasión predecible de los fulgóridos al capturar el ave sus presas al vuelo después de su salto inicial desde el sustrato. Es posible que los fulgóridos formen parte de un grupo relativamente abundante y seguro para la especialización, debido a su habilidad para escaparse de la mayoría de las aves (¿y lagartijas?) depredadoras. *Terenotriccus* hace caso omiso de muchos insectos que sin duda encuentra en sus forrajeos. No se sabe si esto se debe a su morfología especializada o a razones “psicológicas”.

Tampoco queda muy claro cómo se relaciona la distribución del mosquero colirrufo con la estacionalidad y abundancia del Fulgoroidea. Estos pájaros no se encuentran en la Isla Barro Colorado en Panamá, en donde los fulgóridos tienen una estacionalidad marcada, ligada a la estación seca de 3 meses. No se sabe si *Terenotriccus* amplía su dieta para incluir otros recursos cuando escasean sus presas, por ejemplo, durante una estación seca severa. En resumen, mi hipótesis es que el aparente éxito *Terenotriccus*, a juzgar por su abundancia y por el ámbito

geográfico, está relacionado con la abundancia y predecibilidad de los fulgóridos y con la habilidad para capturarlos.

Skutch (1960) aporta toda la información existente sobre la anidación del mosquerito colirrufo; su canto es un llamado susurrante de dos sílabas en donde se acentúa la primera o la segunda (ver también a Slud 1964) y al amanecer, por estas dos notas en serie. Los nidos son estructuras piriformes colgantes suspendidas de ramas delgadas, bejucos, o frondas de palmeras a 1,5 a 4 m sobre el suelo. La hembra construye el nido y puede durar veinte o más días en esta tarea; también incuba los huevos y cuida los pichones sin la ayuda del macho. Este grado de liberación masculina es poco común entre los insectívoros. La nidada es de dos huevos ($n=2$) y el período de incubación es sumamente largo—20 días o más— similar al de los demás mosqueros que tienen nidos colgantes (v.g., *Myiobius* y *Onychorhynchus*). Supuestamente los períodos largos de incubación (si tienen alguna ventaja) requieren sitios relativamente seguros para la ubicación del nido (Morton 1973), aunque poco se sabe sobre las ventajas o desventajas que pueda haber en períodos largos de incubación y de permanencia de los pichones en el nido entre insectívoros tropicales.

Generalmente, *Terenotriccus* es solitario durante gran parte del año, aunque se pueden ver grupos de dos o tres aves, supuestamente grupos familiares durante varios meses después del período de anidación (Sherry, datos inéditos). Inmediatamente después de emplumar, los grupos familiares permanecen muy unidos y, a menudo, se puede ver a los jóvenes descansando apiñados a lo largo de una rama como hacen algunos otros mosqueros (v.g., *Myiornis* y *Empidonax*; Sherry, obs. pers.). En estas ocasiones, los juveniles son muy bulliciosos, pero saben volar bien, de modo que los peligros de la depredación no son de tanta importancia como la necesidad de que sean alimentados por un adulto.

- Haverschmidt, F. 1968. *Birds of Surinam*. London: Oliver and Boyd.
- Meyer de Schauensee, R. 1966. *The species of birds of South America and their distribution*. Philadelphia: Livingston.
- Morton, E. S. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in birds. *Am. Nat.* 107: 8–22.
- Root, R. H. 1967. The niche-exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37:317–50.
- Sherry, T. W. 1979a. Competitive interactions and adaptive strategies of American redstarts and least flycatchers in a northern hardwoods forest. *Auk* 96: 265–83.
- . 1979b. Specialization on fulgoroid Homoptera in Neotropical flycatchers. Abstract, Forty-ninth Annual Meeting, Cooper Ornithological Society.
- Skutch, A. 1960. *Life histories of Central American birds: Families Vireonidae, Sylviidae, Turdidae, Troglodytidae, Paridae, Corvidae, Hirundinidae and Ty-*

rannidae. Pacific Coast Avifauna, no. 34. Berkeley: Cooper Ornithological Society.

Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1–430.

Wolda, H. 1977. Fluctuations in abundance of some Homoptera in a Neotropical forest. *Geo-Eco-Trop.* 3:229–57.

Thamnophilus doliatus (Batará de barras, Barred Antshrike)

E.O. Willis

En todo su extenso ámbito, desde México hasta Argentina, muy poco se sabe (ni aún Skutch 1969), sobre este pequeño pájaro listado como una cebrá (tanto machos como hembras son de color rojizo). Aún así, fue uno de los primeros pájaros hormigueros que vi en los bosques de segundo crecimiento en Belice, y uno de los más recientes en las orillas de la catinga arbolada, de segundo crecimiento, en el Río San Francisco, en Brasil Oriental. Aparentemente le gustan los pequeños relictos de vegetación que deja el hombre en los trópicos y que con seguridad estará aquí en el futuro lejano para poderlo estudiar. *Thamnophilus doliatus* es el único hormiguero de la mayoría de los bosques tropicales secos, y su centro de abundancia es en Costa Rica; en matorrales más húmedos quizá sea reemplazado por hormigueros vareteados más oscuros (v.g., *Cymbilaimus lineatus* en las bajuras caribeñas). Es común en el bosque de la isla grande de Coiba en la Costa Sur de Panamá, en donde son escasas las demás aves, a pesar de una antigua conexión con la tierra firme. Aquellas personas aficionadas a la matemática pueden disfrutar comparando el tamaño de la isla de Coiba con el de los parques nacionales de Costa Rica y calcular cuánto se tardaría para que en todos ellos se encontrara sólo batarás.

Aunque el dosel en Coiba es estructuralmente semejante a la de los charrales, es igual también en tierra firme (imagínese estar flotando en el Amazonas en una inundación entre las copas de los árboles, sería como cruzar un potrero de vacas marinas). La sobrevivencia del batará en hábitats tan diferentes como el bosque de Coiba y la catinga brasileña parece estar relacionada con la ausencia local de especies competidoras; Diamond (1975) las llamó una especie “super vagabunda”, que no frecuenta hábitats que albergan muchas especies. ¿Será que excluye de estos lugares a especies competidoras?, o ¿será que es una especie muy exitosa únicamente en donde otras especies no explotan los abundantes artrópodos? Aparentemente, la última hipótesis es la más lógica: la oportunidad en lugar de la competencia. Su pariente, *Thamnophilus punctatus* ha prosperado en la Isla Barro Colorado en el centro de Panamá, éxito debido quizás a su estrategia de forrajear desde el suelo hasta casi el dosel, así como buscar una gran variedad de artrópodos en muchos lugares (Oniki 1975). En el Amazonas, se convierte en ave de bosquetes secos o arenosos, aunque no tan pobres como aquellos

hábitats donde vive el batará de barras, cuyo pico más grueso y curvado, es algo más grande, y que forrajea en hábitats más extensos (generalmente en charrales densos) y es capaz de utilizar el dosel, aunque normalmente forrajea cerca del suelo. Es probable que sus saltos lentos y su intenso hurgar sean energéticamente eficientes en donde se confunden los insectos con las ramas. En la anidación no son especialmente prolíficos, ya que al igual que otros hormigueros ponen dos huevos (a veces tres; Marchant 1960) en nidos en forma de copa en horquetas bajas, anidan varias veces durante una temporada larga (Snow y Snow 1964), y mudan durante o entre los períodos de anidación. Tanto los machos como las hembras participan en la incubación y cuidan los pichones y los juveniles como en la mayoría de los hormigueros; no se sabe cuando los jóvenes se alejan de sus padres, quizá cerca de un mes de edad, como en el caso de batará plumizo. No esconden muy bien el nido, y aunque lo construyen entre el follaje denso, puede quedar a la merced de los elementos y de los depredadores. En la Isla Barro Colorado, los batarás plumizos prosperan a pesar de una pérdida del 90% de sus bien protegidos nidos.

El forrajeo del batará debe ser variado, y deben aprender a utilizar todos los insectos en una amplia variedad de especies del bosque como lo hacen algunas especies norteamericanas. Es más probable que utilicen únicamente los insectos fáciles de localizar. Su canto —una serie de gruñidos que termina en un ronquido nasal que fácilmente se confunde con el de varios hormigueros (incluso el de batará plumizo)— es casi igual desde México hasta Brasil y probablemente es natural y no aprendido. Lo mismo se puede decir de sus llamados quejumbrosos y plañideros.

La adaptación de batará al ambiente humano puede ser temporal y aunque las guerras futuras y los accidentes nucleares crean áreas radioactivas que deberían permanecer en su estado original de parques nacionales, en algunos casos las aves europeas del bosque se han trasladado a áreas humanas. El pájaro negro europeo, *Turdus merulus*, otrora tímido habitante de pantanos de barro negro, es en la actualidad amante de los céspedes. La paloma, *Columba palumbus* prefiere los parques citadinos, a los mejores bosques de Polonia. Algunas aves quizás invaden matorrales hechos por el hombre, aumentando la diversidad de especies a la vez que desalojando al batará y otros especialistas de reducido espectro.

- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In *Ecology and evolution of communities*, ed. M. L. Cody and J. M. Diamond, pp. 342–444. Cambridge: Belknap Press, Harvard University.
- Marchant, S. 1960. The breeding of some S.W. Ecuadorian birds. *Ibis* 102:349–82.
- Oniki, Y. 1975. The behavior and ecology of slaty antshrikes (*Thamnophilus punctatus*) on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. *An. Acad. Brasil. Ciênc.* 47:477–515.
- Skutch, A. F. 1969. Barred antshrike. In *Life histories of Central American birds*, pp. 191–96. Pacific Coast

Avifauna, no. 35. Berkeley: Cooper Ornithological Society.

- Snow, D. W., and Snow, B. K. 1964. Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land-birds. *Zoologica* 47:65–104.

***Todirostrum cinereum* (Espatulilla común, Mosquero cenizo, Pechita, Tontillo, Menea-Cola, Common Tody-Flycatcher)**

T. W. Sherry

Sus íris es amarillos pálido, asomándose entre su negro rostro, le dan a la espatulilla común (*Todirostrum cinereum*, Tyrannidae) un aspecto severo (fig. 10.47), lo que contrasta con los episodios periódicos de menear la cola por encima de la espalda y caminar de lado en una rama mientras mira detenidamente una posible víctima. Su cabeza gris negruzca, que se transforma en verde negruzco en la espalda y cola contrasta con el amarillo fuerte de su vientre. Las plumas de sus alas y las plumas exteriores de la cola tienen los bordes amarillos. El pico, espatulado y plano es especialmente largo para el tamaño del pájaro.

Según Skutch (1960), es fácil conocerlo; se le encuentra comúnmente en terrenos abiertos desde el sur de México hasta Bolivia y el este de Brasil; forrajea activamente y canta con mucha frecuencia. En Costa Rica, *T. cinereum* ocupa varios hábitats, generalmente en terrenos abiertos como las orillas de bosques, áreas nuevas de segundo crecimiento, márgenes sombreados de quebradas en campos abiertos, potreros con arbustos, y patios suburbanos aunque no se le encuentra en hábitats similares en regiones muy boscosas (Slud 1964; obs. pers.). También se le encuentra en áreas secas estacionales de la provincia de Guanacaste, aunque prefiere regiones más húmedas, desde las bajuras hasta elevaciones de 1.500 m. Es la más difundida de todas las catorce especies del género pero es curioso que casi no se le encuentre en Amazonia, quizá porque es excluida competitivamente por *T. maculatum* (Fitzpatrick 1976).

Algunos géneros de tiránidos son llamativos y monotípicos aunque *Todirostrum* y sus congéneres son el resultado de especiaciones repetidas durante el Pleistoceno, supuestamente debido a que las fluctuaciones en el tamaño de los hábitats de los bosques y hábitats abiertos durante períodos húmedos y secos aislaron repetidamente las poblaciones en los refugios (Fitzpatrick 1976). Fitzpatrick construyó escenarios hipotéticos de especiación para gran parte del género basados en la distribución y la ecología actuales de manera que *T. cinereum* se aisló de *T. maculatum* quizá durante los dos últimos períodos “secos”. En la actualidad, las dos especies son muy diferentes pero parecen excluirse mutuamente en una amplia zona ecológica similar de contacto (ver arriba).

El color llamativo de su plumaje y su pequeño tamaño ameritan la comparación de la espatulilla común con las reinitas cazadoras (Parulidae). La mayoría de éstas



Fig. 10.47 *Todirostrum cinereum*: Costa Rica (foto F. G. Stiles).

últimas, sin embargo, cosechan artrópodos a pie, y buscan con gran afán presas relativamente inmóviles. La espatulilla común, al contrario, forrajea en rápidas salidas para atrapar los artrópodos en la vegetación (Haverschmidt 1955; Skutch 1960; Slud 1964; Fitzpatrick 1976, 1980). Esto le permite sorprender y capturar presas relativamente huidizas en el sustrato que son difíciles de atrapar por otros insectívoros. Los dípteros, entre los más escurridizos y ágiles insectos voladores, constituyen una parte importante en la dieta de *Todirostrum* aunque estos pájaros consumen una gran variedad de artrópodos (notas breves de Haverschmidt 1955, 1968).

El síndrome de “ataque sorpresivo” de las especies de *Todirostrum*, especialmente de *T. nigriceps* de las bajuras caribeñas de Costa Rica, quizá explica como funciona una gran cantidad de características morfológicas. El tener un cuerpo pequeño (6.2 g tanto para *T. cinereum* como para *T. nigriceps*) permite una aceleración rápida desde una velocidad cero. Sus alas redondeadas (la carga del ala en *Todirostrum*, o sea, el total de la masa corporal por área del ala es grande con respecto a otros mosqueros) le permiten batirlas con una frecuencia muy alta, consecuentemente con una aceleración muy rápida (Greenewalt 1975). Las alas y la cola pequeñas de las especies de *Todirostrum* aparentemente les impedirían maniobrar en forma adecuada (ver discusión de la morfología de alas y cola de *Terenotriccus* en este capítulo) aunque reducirían la fricción y así facilitarían la aceleración desde la posición de descanso. El tarso largo y la musculatura bien desarrollada de las piernas de *Todirostrum* hacen más fácil que pueda saltar hacia arriba, dándole una tasa mayor de aceleración desde su posición de descanso. Una de las características más notables de *Todirostrum*, su pico desproporcionalmente largo y espatulado, le sirve para atrapar, en la superficie de las hojas, presas de abdomen suave, como dípteros, a altas velocidades. La convergencia de *Todirostrum* con las “verdaderas” especies de espatulillas (una familia de insectívoros de colores vistosos endémica de las Antillas Mayores—ver Kepler 1977) es la mejor prueba de mi interpretación del síndrome de ataque sorpresivo. Las

dos especies han desarrollado este síndrome desde características morfológicas independientemente y ambos grupos capturan grandes cantidades de dípteros valiéndose de un comportamiento idéntico de forrajeo.

Se supone que las especies simpátricas de *Todirostrum* se segregan según el hábitat (Slud 1960; J. Fitzpatrick, com. pers.). En las bajuras caribeñas de Sarapiquí (Costa Rica), *T. cinereum* se encuentra en hábitats abiertos; *T. sylvia* está restringida a los bosques densos de segundo crecimiento, potreros encharalados (y al dosel del bosque —F.G. Stiles, com. pers.); y *T. nigriceps* se encuentra en los árboles altos en la transición de potrero/bosque (Slud 1960; Sherry, datos inéditos). El tirano pigmeo cabecinegro (*Myiornis atricapillus*) es otro depredador de acecho emparentado con *Todirostrum*. Sus alas, cola, su comportamiento de forrajeo y características de altura son muy similares a las de *T. nigriceps*, y es mucho más abundante que esta última especie en los hábitats de las orillas del bosque primario (Sherry, datos inéditos).

La espatulilla común construye nidos colgantes grandes (para su tamaño) “tapizados” y no tejidos (Skutch 1976). La entrada y la “alcoba” se encuentran adherida a un costado de la masa acolchada de hojas y fibras secas de zacates, generalmente por debajo de una hoja protectora (Skutch 1930, 1960, 1976; Haverschmidt 1955); la construcción puede durar más de un mes, aunque en caso de malograrse este tiempo se reduce de manera considerada (Skutch 1960). Los nidos, que cuelgan de ramitas, se liberan de los ataques de serpientes y de la mayoría de los mamíferos depredadores; sin embargo, la depredación es a menudo alta (Skutch 1960). La oropéndola crestada (*Psarocolius decumanus*) es probablemente un depredador de los nidos de *T. maculatum* (Haverschmidt 1955). Una característica interesante en las espatulillas comunes es la proximidad a que construyen sus nidos en relación con los nidos de himenópteros ponzoñosos: nunca se ha reportado nidos de *T. sylvia* cerca de estos himenópteros; *T. cinereum*, rara vez, si acaso, en las bajuras caribeñas de Costa Rica, aunque ocasionalmente construye sus nidos cerca de los de estos himenópteros en la Provincia de Guanacaste; a veces, se ven los nidos de *T. maculatum* en su vecindades y muy a menudo los de *T. nigriceps* (Skutch 1930, 1960, 1972; Haverschmidt 1955; Sherry, datos inéditos; F. Stiles, com. pers.).

Tanto el macho como la hembra participan casi por igual en los deberes de anidación en todas las especies de *Todirostrum*; los machos ayudan en la construcción del nido y en la alimentación de los polluelos, dejando la incubación enteramente a las hembras. La incubación dura entre 17 y 19 días, un período bastante largo en comparación con el de los mosqueros de clima templado pero, similar al de las especies tropicales que tienen nidos colgantes (Skutch 1976). El período estimado hasta ahora de la permanencia de los pichones en el nido es de 17 a 18 días para *T. maculatum* y *T. cinereum* (Haverschmidt 1955, 1978) y de 18-21 días para *T. sylvia* (Skutch 1972). El tamaño de las nidadas varía desde 1,8 ($N=11$) para *T. maculatum* en Surinam hasta 2,0 ($N=1$) para *T. sylvia* (Skutch 1976) y 2,6 ($N=16$) para *T. cinereum* de Centro

América (Skutch 1976). Un dato interesante es que las nidadas de *T. cinereum* en Surinam son de dos huevos ($N=21$). No hay dato para *T. nigriceps* y queda por determinar cómo se relacionan las diferencias entre los tamaños de estas nidadas con los factores ecológicos, aunque se puede predecir que la seguridad del nido, incluyendo la cubierta vegetal y la proximidad a los nidos de himenópteros deben estar estrechamente ligados con el tamaño de las nidadas.

- Fitzpatrick, J. W. 1976. Systematics and biogeography of the tyrannid genus *Todirostrum* and related genera (Aves). *Bull. Mus. Comp. Zool.* 147:435-63.
- . 1980. Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers. *Condor* 82:43-57.
- Greenewalt, C. H. 1975. The flight of birds. *Trans. Am. Phil. Soc.* 65:1-67.
- Haverschmidt, F. 1955. Notes on the life-history of *Todirostrum maculatum* in Surinam. *Auk* 72:325-31.
- . 1968. *Birds of Surinam*. London: Oliver and Boyd.
- . 1978. The duration of parental care in the common tody-flycatcher. *Auk* 95:199.
- Kepler, A. K. 1977. Comparative study of todies (Todiidae): with emphasis on the Puerto Rican tody, *Todus mexicanus*. *Pub. Nuttall Ornithol. Club* 16:1-190.
- Skutch, A. 1930. The habits and nesting activities of the northern tody-flycatcher in Panama. *Auk* 47:313-22.
- . 1960. *Life histories of Central American birds: Families Vireonidae, Sylviidae, Turdidae, Troglodytidae, Paridae, Corvidae, Hirundinidae and Tyrannidae*. Pacific Coast Avifauna, no. 34. Berkeley: Cooper Ornithological Society.
- . 1972. Studies of tropical American birds. *Publ. Nuttall Ornithol. Club* 10:1-228.
- . 1976. *Parent birds and their young*. Austin: University of Texas Press.
- Slud, P. 1960. The birds of Finca "La Selva" Costa Rica: A tropical wet forest locality. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 121:49-148.
- . 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1-430.

Turdus grayi (Yigüirro, Tordo*, Clay-colored Robin)

E. S. Morton

El ámbito del yigüirro (fig. 10.48) se extiende desde el Centro de México al norte de Colombia, donde es el único *Turdus* de bajura y está excluyendo activamente a los demás miembros de la especie hasta 2.000 m de elevación en los claros extensos en el bosque. Se le encuentra en jardines, parques, céspedes y a lo largo de las orillas de



Fig. 10.48 *Turdus grayi*, adulto. Costa Rica (foto F. G. Stiles).

sabanas y bordes de los ríos en áreas boscosas. En Costa Rica, se le encuentra en la bajura y elevaciones medias en hábitats adecuados, aunque es más abundante en la Meseta Central y en Guanacaste.

El color del plumaje en ambos sexos es idéntico (café grisáceo en la parte superior, y más pálido por debajo), aunque, los jóvenes tienen manchas negras en el pecho y plumas manchadas de beige en el pecho y en las cobertoras de las alas. En estas últimas, las manchas persisten aún después de la muda post-juvenil en junio y julio y maduran hasta la primera muda postnupcial en julio-agosto al año siguiente. En los adultos, el color del ojo es rojo ladrillo y café en los juveniles. El peso de los adultos varía de 65 a 86 g; el de las hembras es de 73 a 86 g (media, 80g) y el de los machos es de 65-75 g (media, 68 g). Se desconoce la razón por la que la hembra pesa más que el macho.

El yigüirro es muy parecido a la especie norteamericana (*T. migratorius*) en cuanto al tamaño, comportamiento de forrajeo y de anidación. Todas las especies de *Turdus* son omnívoras, consumen invertebrados que encuentran en el suelo o a una profundidad de 3 cm, así como frutas. Al contrario de la especie norteamericana que es frugívora fuera de la época de cría, el yigüirro depende de una dieta de frutas cuando está anidando. El forrajeo en el suelo es parecido al de la especie norteamericana, o sea una combinación de saltos y carreras seguido de pausas mientras examina el suelo a su derredor. Picotea los túneles de las lombrices y luego escarba extensamente con el pico. También escudriña la tierra desde perchas bajas (1-3 m) durante épocas secas cuando escasean las lombrices. Muy pocas veces cazan moscas, quizá solo cuando hay en jambres de hormigas y termitas durante la época de cría.

El inicio de la anidación es sumamente variable aunque conspicuo. Los machos comienzan a cantar en coro al amanecer cerca de dos semanas antes del inicio de la puesta de los huevos. Estos coros y los arrebatos diurnos de canto duran toda la época de cría, que es de 2 a 4 meses. En poblaciones separadas por sólo unos pocos kilómetros, la época de cría puede iniciarse con diferencias de unos pocos días y hasta un mes entre una y otra. En la región del Canal de Panamá la anidación comienza cerca de dos semanas después del inicio de la estación seca y aproximadamente el 70% de los intentos de cría están restringidos

* N. del E. Tordo también se aplica a *Molothrus aereus*, Icteridae.

a esta época. En otros lugares, especialmente en donde las estaciones secas son más severas y prolongadas, la cría comienza cerca del final de la estación seca y llega hasta el inicio de la estación húmeda. En la Meseta Central de Costa Rica, los individuos comienzan a cantar en marzo y ponen los huevos en abril o mayo cuando supuestamente han comenzado las lluvias y las lombrices e insectos son abundantes para cuando empluman los pichones. El yigüirro ocupa un lugar prominente en el folclor local: el campesino dice que durante el período de canto intenso, al final de la época seca, están “pidiendo el agua”.

El alimento para la crianza de los jóvenes quizá no sea el principal factor que determina las estaciones de anidación de esta especie (Morton 1971). Los adultos se alimentan casi exclusivamente de frutas mientras que alimenta a los jóvenes con invertebrados (Morton 1973); la disponibilidad de frutas puede determinar la época de anidación en algunas áreas.

El nido, una copa de musgo y gramíneas forrado de barro, a menudo, incluye epífitas como *Peperomia* en la superficie exterior. El interior está tapizado de raicillas. Colocan sus nidos en horquetas de grandes ramas en hojas de palmeras, y en marcos de las ventanas y otras partes de las habitaciones y construcciones humanas. La nidada consta de dos o tres huevos y hasta 6 a 8; son moteados de pardo claro y marrón sobre un fondo azul verdoso. La incubación comienza con la puesta del segundo huevo, dando como resultado una eclosión asincrónica y la muerte rápida de los polluelos por hambre en tiempos de escasez de alimentos. Los pichones nacen 13 días desde el inicio de la incubación y empluman 13 días después; se les alimenta con invertebrados durante los primeros 4 días y luego con una combinación de frutas e insectos hasta que pueden volar y el cuidado de los padres disminuye en forma rápida en comparación con el de los demás paserinos tropicales, independizándose los jóvenes en aproximadamente dos semanas. Al comenzar los pichones a volar, su tamaño varía grandemente y se ha registrado individuos con pesos de 38 a 55 g. Cuando los padres comienzan otro ciclo de cría son muy agresivos hacia sus propios pichones y ha habido parejas que tienen hasta tres nidadas exitosas durante una estación.

En juveniles cautivos, criados a la mano, ha habido una muda completa postjuvenil excepto por las cobertoras de las alas, cerca de 4.5 meses después de empezar a volar. La reposición de las plumas de las alas y de la cola en esta muda es poco común y puede representar una adaptación para vencer las condiciones de hambruna durante la permanencia en el nido. Quizás las plumas de las alas sean adecuadas para un pájaro de 38 g aunque, inadecuadas para el tamaño de que alcanzan los adultos antes de la muda post juvenil.

Morton, E. S. 1971. Nest predation affecting the breeding season of the clay-colored robin, a tropical song bird. *Science* 171:920–21.

———. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *Am. Nat.* 107:8–22.

***Tyrannus melancholicus* (Tirano, Tropical, Pecho Amarillo, Tropical Kingbird)**

J. W. Fitzpatrick

Este conspicuo mosquero (Tyrannidae), es una de las aves más grandes de la especie (fig. 10.49), y es muy común desde el norte de México y en todos los trópicos americanos hasta Argentina. En Costa Rica se le encuentra en una gran diversidad de hábitats abiertos que incluyen orillas de bosques, claros encharrados y de segundo crecimiento, pantanos, orillas de ríos, charrales de espinas, en los suburbios y hasta en las ciudades: no se encuentra en bosques tupidos ni en alturas superiores de montano. El pecho amarillo hasta 2.000 m de altura en hábitats abiertos y también alrededor de San José en los cables eléctricos (v.g., Slud 1964).

Su gran cabeza y su garganta de color gris, su vientre amarillo claro, así como su cola bifurcada separan al tirano tropical de los demás mosqueros tropicales de pecho amarillo que comparten su hábitat, casi todos ellos de colores blanco y negro contrastantes en la cabeza (v.g., *Pitangus sulfuratus*, *Megarhynchus pitangua*, *Myiozetetes similis*, *M. granadensis* y *Conopias parva*). En Costa Rica, el otro tiránido con el vientre amarillo es el Pecho Amarillo occidental (*Tyrannus verticalis*)*, un extraño visitante de invierno, principalmente en áreas de sabana en el norte de Guanacaste y en el valle inferior de El General.

Las vocalizaciones corrientes pecho amarillo son sílabas altas vibrantes, emitidas en sucesión rápida: Tii-tititititii o pip-pip-piriririri. Estos sonidos se emiten cuando los componentes de una pareja se encuentran en una percha y se saludan con el revoloteo de alas y con la cola extendida como un abanico (ver Smith 1966). Su canto al amanecer, característico de muchos mosqueros tiránidos, es similar aunque tiene varios “tics” introductorios. A menudo, es el canto de las aves que se escucha al amanecer.

El pecho amarillo casi invariablemente busca sus presas desde perchas expuestas, como ramas secas, copas de los árboles, postes de cercas y cables del tendido eléctrico. Su dieta consiste principalmente de insectos voladores que capturan en salidas ágiles y prolongadas. Las presas son grandes y fáciles de identificar por lo menos hasta el nivel de orden y generalmente consisten de Odonata, Orthoptera, Hymenoptera, Coleoptera y dípteros grandes (v.g., Hespeneide 1964; Ohlendoff 1974). A menudo, acechan en arbustos en flor para capturar mariposas. En todo su ámbito, el pecho amarillo suplementa su dieta de insectos con frutas, especialmente durante la abundancia de muérdagos y de frutas de árboles grandes (v.g., *Ficus*, *Crematosperma*, *Didymopanax*).

Sus alas largas y punteadas, la cola ancha y hondamente bifurcada, y los tarsos cortos del pecho amarillo

* N. del E. Muchos tiránidos costarricenses tienen pecho y vientre amarillos y se conocen como Pecho Amarillo. El autor se refiere al grupo que los angloparlantes llaman kingbirds.



Fig. 10.49 *Tyrannus melancholicus*: Adulto esperando insectos. Costa Rica (F. G. Stiles, foto).

parecen adaptaciones a sus métodos estereotipados de forrajeo "rapaz aéreo" (Fitzpatrick 1978). Con frecuencia sus acometidas impetuosas se ven acompañadas por maniobras aéreas impresionantes al tratar de escapar sus presas y la agilidad que se requiere la suplen en parte las plumas exteriores alargadas la cola. Esta adaptación alcanza su máxima expresión en los pecho amarillo de "cola de tijera" que, a menudo, se les ha colocado en el género *Muscivora* (*Tyrannus forficatus* y *T. savana*).

Al igual que con los demás tiránidos halcónidos (v.g., *Mitrephanes phaeocercus*, *Contopus* spp., *Colonia colonus*), los pecho amarillo tropicales vuelven repetidamente a sus perchas preferidas (Fitzpatrick 1978). La tendencia de regresar a una percha es inversamente proporcional al tiempo utilizado en el acecho inmediatamente antes del ataque a su presa. Esto indica que pueden calcular hasta cierto grado la densidad de las presas alrededor de una percha, de manera que con frecuencia abandonan las perchas en donde las presas son escasas.

Las parejas permanentes de pecho amarillo tropicales son territoriales durante todo el año (Smith 1966). Tomando en cuenta su hábito rapaz aéreo, su territorio es pequeño para un pájaro de su tamaño (36-48g) y, a menudo, consiste de unas pocas ramas favoritas o claros que ofrecen puntos estratégicos desde donde vigilar el paso de sus presas. Sin embargo, a menudo, las aves de varios territorios se reúnen para comer en enjambres de insectos grandes (v.g., termitas o libélulas).

En Costa Rica, el pecho amarillo anida desde mediados de marzo hasta fines de junio (Skutch 1954, 1960), invariablemente en una sola nidada, aunque puede hacer varios intentos antes de criar exitosamente sus pichones. El nido es una estructura floja en forma de taza mal protegida sobre una rama al descubierto en un arbusto o árbol pequeño. Con frecuencia colocan los nidos cerca del agua o sobre ésta y, a menudo, anidan en compañía de grandes colonias de caciques y oropéndolas, comportamiento que comparten con muchos otros mosqueros de pecho amarillo. Por lo general, se puede ver a un miembro de la pareja en una percha cercana o directamente por encima del nido, y la mayor parte de su forrajeo se lleva a cabo en la vecindad del nido durante la época de cría. La incubación tarda cerca de 15 días y los pichones abandonan el nido más o menos a los 18 días después de nacidos (Skutch 1960). Aunque, en los juveniles los bordes de las plumas de las alas y de la cola son rojizos, en todos los demás aspectos se asemejan a los adultos.

El comportamiento agresivo de los pecho amarillo hacia varios pájaros de mayor tamaño ha sido descrito por muchos autores (v.g., Slud 1964). Sus blancos principales son los halcones de campo abierto que persiguen y atacan durante incontados minutos hasta que los obligan a abandonar el área. Otros depredadores de sus nidos, especialmente tucanes y tucancillos (*Ramphastos* y *Pteroglossus* spp.), son también víctimas de este comportamiento "mafioso".

No obstante la agresividad de los pecho amarillo hacia los depredadores, rara vez atacan a otros mosqueros, a pesar de la frecuente presencia de hasta seis especies de tiránidos grandes, posibles competidores, dentro de sus hábitats abiertos. Ecológicamente, muchos de estos parientes son más generalizados y omnívoros que los pecho amarillo, mostrando menos dependencia de presas grandes aéreas. En las bajuras de Perú, se ha visto a los pecho amarillo compartiendo sus perchas nocturnas con cuatro especies de estos grandes tiránidos. Se desconoce si participan en estos descansos comunales en todo su ámbito. En Costa Rica el pecho amarillo puede formar grandes colonias de descanso con los mosqueros de tijerilla.

Se ha descubierto recientemente que una población de pecho amarillo que ocupaban la costa noreste de México y que quizá pertenecía a una subespecie de *T. melancholicus*, resultó ser una especie diferente, *Tyrannus couchii*. Las dos especies hermanas coexisten al sur de Veracruz y en la Península de Yucatán (Smith 1966; Taylor 1979).

Debido a que se le encuentra en un amplio ámbito de hábitats, el pecho amarillo muestra una preferencia por sitios abiertos y alterados, y como resultado ha aumentado sus números y su distribución geográfica como respuesta a la destrucción del bosque por el hombre. La especie es común en todas las comunidades tropicales, viviendo y anidando exitosamente aún en el centro de las más grandes ciudades suramericanas.

Fitzpatrick, J. W. 1978. Foraging behavior and adaptive radiation in the avian family Tyrannidae. Ph.D. diss., Princeton University.

- . 1980a. Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers. *Condor* 82:43–57.
- . 1980b. Search strategies of tyrant flycatchers. *Anim. Behav.*, in press.
- Hespenheide, H. A. 1964. Competition and the genus *Tyrannus*. *Wilson Bull.* 76:265–81.
- Ohlendorf, H. M. 1974. Competitive relationships among kingbirds (*Tyrannus*) in trans-Pecos Texas. *Wilson Bull.* 86:357–73.
- Skutch, A. F. 1954. Life history of the tropical kingbird. *Proc. Linn. Soc. N.Y.* 63–65:21–38.
- . 1960. *Life histories of Central American birds*. Pacific Coast Avifauna, no. 34. Berkeley: Cooper Ornithological Society.
- Smith, W. J. 1966. Communications and relationships in the genus *Tyrannus*. *Publ. Nuttall Ornithol. Club*, no. 6.
- Traylor, M. A. 1979. Two sibling species of *Tyrannus* (Tyrannidae). *Auk* 96:221–33.

Vermivora peregrina (Cazadora, C. de Tennessee, reinita verdosa, Tennesi Warbler)

F. G. Stiles

Esta pequeña e insignificante reinita (fig. 10.50) es un numeroso habitante de invierno en la mayor parte de Costa Rica, especialmente en la vertiente del Pacífico, donde enloquece a los ornitólogos aficionados debido a su semejanza con varios mosqueros, igualmente insignificantes, y otras especies parecidas. Sin embargo, es un pajarito muy vivaz, ya que su interesante comportamiento muestra excelentemente como una reinita de los abetos norteros puede transformarse en un residente del trópico por medio de una migración de unos pocos miles de kilómetros.

La reinita verdosa es quizá la menos vistosa de la familia Parulidae, que en Costa Rica cuenta con el mayor contingente de aves terrestres migratorias e invernales. Su plumaje básico, o de invierno, que más a menudo se ve en Costa Rica es verde oliva en las partes superiores, con el vientre blancuzco y a veces la garganta y parte del pecho tienen un tinte amarillento; en los machos el amarillo es más opaco y la cabeza más o menos con un tinte gris. Las únicas marcas remotamente conspicuas son sus cejas pálidas y una línea negra que atraviesa el ojo. En su plumaje de cría, que adquiere en una muda parcial justamente antes o durante la migración de primavera, las partes inferiores son más blancas y la cabeza es de un gris intenso, especialmente en los machos. El pico es fino y muy puntiagudo. Esta reinita pesa cerca de 8 a 9 g en su condición de residente invernal (machos ligeramente más pesados), aunque con los depósitos de grasa para la migración pueden pesar hasta 12-13 g.

V. peregrina anida en áreas pantanosas de bosques en regeneración desde el Yukon y Montana al sur de

Ontario y Maine. Caza insectos en el follaje de las copas de los árboles, a principios del verano y, coloca su nido en la tierra o cerca de ella; la nidada es de cinco o seis huevos blancos con manchas cafés. Después de la anidación, se moviliza ampliamente, a menudo dentro de charrales y bosques de segundo crecimiento, donde se alimenta de bayas, así como de insectos. La reinita verdosa pasa el invierno desde el sur de México hasta el norte de Sur América, aunque en Costa Rica está quizá su centro de mayor abundancia. Algunos individuos llegan aquí desde finales de setiembre, aunque la especie es más abundante a fines de octubre y es uno de los últimos residentes de otoño en llegar. Desde esta fecha hasta mediados de marzo o principios de abril, aparentemente ocupan territorios limitados; los estudios de migración (identificación con anillos) indican que estas aves regresan año tras año a la misma área invernal. Después de un período premigratorio de deambular (y de engordar), la mayoría de *V. peregrina* parte hacia el norte desde mediados hasta el final del mes de abril; en ocasiones, se puede ver a algunos migrantes retardados a principios de mayo. Generalmente viajan durante las noches, pero en épocas de malos climas muchas aves migran a lo largo de la costa del Caribe durante el día, en especial durante el otoño; en el invierno se puede ver grandes bandadas de reinatas viajando por las copas de los árboles a lo largo de la costa, temprano en la mañana.

Los hábitats favoritos de la cazadora de Tennessee incluyen matorrales marginales, bosques de crecimiento secundario, áreas semiabiertas, cafetales, etc., así como el dosel y orillas del bosque seco tropical (que en su mayoría carece de hojas durante esta época); es poco común en el dosel del bosque muy húmedo y no se le encuentra dentro del bosque cerrado (excepto a veces durante la migración). Esta especie aparentemente ha crecido mucho durante este siglo, reflejando quizá el estado de deforestación en ambos extremos de su ruta de migración.

En su ámbito de invierno, la reinita verdosa casi siempre se encuentra en grupos o en bandadas pequeñas, a veces en compañía de otras reinatas. Con su canto alto de *chip* y *tsiip*, que es virtualmente el total de su vocabulario de invierno, vuelan entre los árboles y arbustos con frutos y flores. Visitan con avidez las flores de árboles como *Erythrina* spp., *Inga*, *Calliandra*, y banano, así como aquellas de las especies introducidas, *Eucalyptus* y *Callistemon*. También gustan mucho del néctar del bejuco



Fig. 10.50 *Vermivora peregrina*: Adulto. Costa Rica (foto F. G. Stiles).

leñoso *Combretum*, y en Guanacaste, con frecuencia se ve a reinitas verdillas con el rostro teñido de anaranjado con el polen de esta enredadera. Ocasionalmente, algunos individuos intentan defender partes o la totalidad de los pequeños árboles florescentes de *Combretum*, aunque más a menudo se alimentan de bandadas, excluyendo los nectarívoros más agresivos, como son los sargentos y colibríes. En la Meseta Central, se puede localizar un árbol grande de poró (*Erythrina poeppigiana*) con sólo el sonido característico de una bandada de reinitas verdillas (al igual que por las tangaras, tordos, sargentos, y carpinteros) que llegan a visitar sus flores.

Las reinitas verdosas también consumen varias frutas suaves, y pequeñas, en especial aquellas de *Trema* y *Urera* y algunos aroides y muérdagos. También cazan ávidamente insectos dentro del follaje, a menudo valiéndose de sus picos para abrir las hojas secas enrolladas —una estrategia común de varios Icteridae y, entre las reinitas su pariente *Vermivora chrysoptera*.

Dentro de su comportamiento gregario generalizado, estas reinitas parecen semejar algunas tangaras tropicales y mieleros mucho más que a la mayoría de los parúlidos. Aún más sorprendente es la semejanza que tienen con la familia Zosteropidae del Viejo Mundo tropical. Como la mayoría de las reinitas que anidan en el norte, *V. peregrina* pasa la mayor parte del tiempo (dos veces más) de cada año en sus terrenos de invierno que en su territorio de cría; es un miembro integral y funcional de la comunidad de aves tropicales.

Alvarez del Toro, M. 1963. La enredadera cepillo, fuente de atracción para las aves. *Inst. Cienc. Art. Chiapas, Mex.* 1963:3–5.

Morton, E. S., and Keast, A., eds. 1979. *Migrant birds in the New World tropics*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press. (A symposium with various papers pertinent to *V. peregrina* and other migrant warblers.)

Pough, F. H. 1949. *Audubon bird guide: Small land birds*. Garden City, N.Y.: Doubleday.

Slud, P. 1964. Birds of Costa Rica: Distribution and ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1–430.

Smiles, F. G. 1982. Ecological and evolutionary aspects of bird-flower coadaptations, *Proc. Seventeenth Int. Ornithol. Congr.*, in press.

***Zarhynchus wagleri* (Oropéndola de cabeza castaña, Oropéndola, Chestnut-headed Oropendola)**

N. G. Smith

Este icterido gregario (Icteridae: mirlos, caciques, zanates, etc.) anida en colonias desde el sur de México hasta el oeste de Ecuador (fig. 10.51). Es omnívoro aunque su dieta consiste en gran parte de frutas, especialmente cuando no está anidando. El color en ambos sexos es similar, o sea, mayormente negro, de cabeza castaño

opaco, plumas de la cola amarillas y pico aguzado de color marfil. En tamaño son desiguales (machos 95 cm, hembras 27 cm) y los machos en general pesan dos veces más que las hembras (212 g y 110 g, respectivamente). Los machos abandonan el nido pesando el doble que las hembras (de 175 a 85 g) y se ha demostrado que se requiere dos veces más energía para criar un macho que una hembra, y lógicamente cuando escasea el alimento mueren más machos en el nido, lo que produce una relación sexual secundaria de cerca de 3:1 a favor de las hembras.

Cuelgan sus nidos largos (56 cm) en forma de bolsa de los extremos de las ramas, generalmente en un árbol en forma de sombrilla en un claro o a la orilla de un bosque húmedo. Aunque en un árbol el promedio de nidos es de treinta a cuarenta, puede haber hasta cien y tan pocos como cuatro. El número de nidos representa el número de hembras, puesto que sólo ellas lo construyen (en 10 ó 14 días), incuban los huevos (17 días) y alimentan los pichones hasta que empluman (30 ó 36 días). En las colonias la relación sexual es de 5:1 dominando las hembras, de manera que el apareamiento es promiscuo y algo peculiar. Nunca he visto la copulación dentro de la colonia, muy diferente de lo que ocurre en otras oropéndolas promiscuas. Los machos hacen despliegues con reverencias y vocalizaciones similares a gorjeos dirigidos hacia las hembras pero nunca entre ellos, y nunca pelean. No hay una jerarquía dominante.

Cuando no está anidando (junio-diciembre) la oropéndola de cabeza castaña deambula en bandadas monoespecíficas buscando, principalmente, árboles con frutas. La anidación comienza con el inicio de la época seca (diciembre) y puede continuar hasta el principio de la estación lluviosa (mayo-junio). Hay tres posibles ciclos de cría durante esta época. Las colonias son cohesivas a través del tiempo y los mismos individuos ocupan las mismas colonias año tras año. Los estudios de identificación (con anillos) muestran que el intercambio de individuos entre las colonias es pequeño. El intercambio de polluelos entre colonias de diferentes dialectos son aprendidos. La unión dentro de la colonia no es completa, ya que, a menudo, un grupo se separa de la colonia madre y de este modo se diseminan los diferentes dialectos, o sea que no son específicos de una colonia en particular.

Como en las demás oropéndolas y caciques, la nidada normal es de dos huevos y el éxito de cría es muy bajo. Durante un período de diez años, el promedio de polluelos que llegó a adultos fue 0.40, pero los adultos son muy longevos. En una colonia, cinco hembras, marcadas en 1977 como pichones, estaban construyendo sus nidos activamente a la edad de 26 años. Aunque los tucanes, las culebras, las zarigüeyas y los murciélagos causan grandes daños en los huevos y polluelos, la principal causa de mortalidad en casi todos los tiempos son las larvas de moscas *Philornis*. Los adultos de estas moscas depositan los huevos o larvas vivas directamente en los pichones. Generalmente, los polluelos con más de diez de estas larvas mueren, especialmente si están débiles por falta de alimento. No todas las colonias de oropéndola están sujetas a la misma presión por parte de estas moscas. Las



Fig. 10.51 *Zarhynchus wagleri*: a) Adulto. b) Colonia de nidos en lo alto de un árbol grande. Panamá (fotos N. G. Smith).

oropéndolas que anidan en asocio de avispa (*Protopolybia pumila*, *Stelopolybia araeata*, *Polistes* spp., *Polybia* spp, etc) y las abejas sin aguijón (*Trigona* spp.) sufren significativamente tasas menores de ataques de *Philornis* que aquellas que anidan lejos de estos insectos. Aún no está claro cuál es la naturaleza de esta protección. Varios experimentos han demostrado que los himenópteros descubren las moscas por el olfato y por el ruido de sus alas. La reacción de las abejas y avispas fue típica del comportamiento que demuestran hacia el sinnúmero de parasitoides que intentan franquear la entrada a sus nidos, como si las moscas *Philornis* fueran parasitoides de avispas y abejas, aunque no lo son.

No todas las oropéndolas anidan con avispas y abejas, y mientras que la tasa de infestación con *Philornis* sp. es bastante mayor que en las colonias de avispas y abejas, también varía en un grado significativo. Esta variabilidad es el resultado de un parasitismo diferente—parasitismo de la nidada por el vaquero gigante *Scaphidura oryzivora*, un ictérico totalmente negro, algo más pequeño que la hembra de *Zarhynchus wagleri*. Más pichones de oropéndola sobreviven en nidos que tienen uno o dos polluelos de *Scaphidura* porque éstos acicalan a sus compañeros en el nido y eliminan los huevos y las larvas de las moscas. Los pichones de los hospederos no muestran un comportamiento recíproco.

Las oropéndolas de las dos colonias se comportan de manera diferente hacia las especies invasoras de *Scaphidura* y sus huevos y, en las colonias asociadas a avispas y abejas, los pájaros ahuyentan a las hembras invasoras y sacan de sus nidos un alto porcentaje de sus huevos. Las oropéndolas, en cuyas colonias no hay avispas ni abejas, generalmente no se inmutan por la presencia

de *Scaphidura* y aceptan sus huevos. Los experimentos de paternidad cruzada han demostrado, durante nueve años, que esta “discriminación”, aunque aún no está claro como lo aprenden. Sin embargo, el significado evolutivo de la correlación entre el comportamiento de las oropéndolas hacia *Scaphidura* está claro en ambos casos. Durante un período de diez años, las tasas de éxito reproductivo de las oropéndolas varió en ambas situaciones, con una ligera ventaja para aquellas que anidan en asocio de avispas o de abejas. Igual ocurre en el caso de *Scaphidura*.

- Chapman, F. 1930. The nesting habits of Wagler's oropendola on Barro Colorado Island. *Smithsonian Ann. Rept.* 1930:347–86.
- Drury, W. H., Jr. 1962. Breeding activities, especially nest building, of the yellowtail (*Ostinops decumanus*) in Trinidad, West Indies, *Zoologica* 47:39–58.
- Schafer, E. 1954. Les conotos. *Bonner Zoolog. Beitr.* 1957:1–151.
- Skutch, A. F. 1954. *Life histories of Central American birds*. Pacific Coast Avifauna, no. 31. Berkeley: Cooper Ornithological Society.
- Smith, N. G. 1968. The advantage of being parasitized. *Nature* 219:690–94.
- . 1978. Alternate responses by hosts to parasites which may be helpful or harmful. In *Encounter: The interface between populations*, ed. B. Nikol. New York: Academic Press.
- . 1982. Some evolutionary, ecological, and behavioral correlates of communal nesting by birds with wasps or bees. *Proc. Thirteenth Int. Ornithol. Congr. Berlin*, in press.

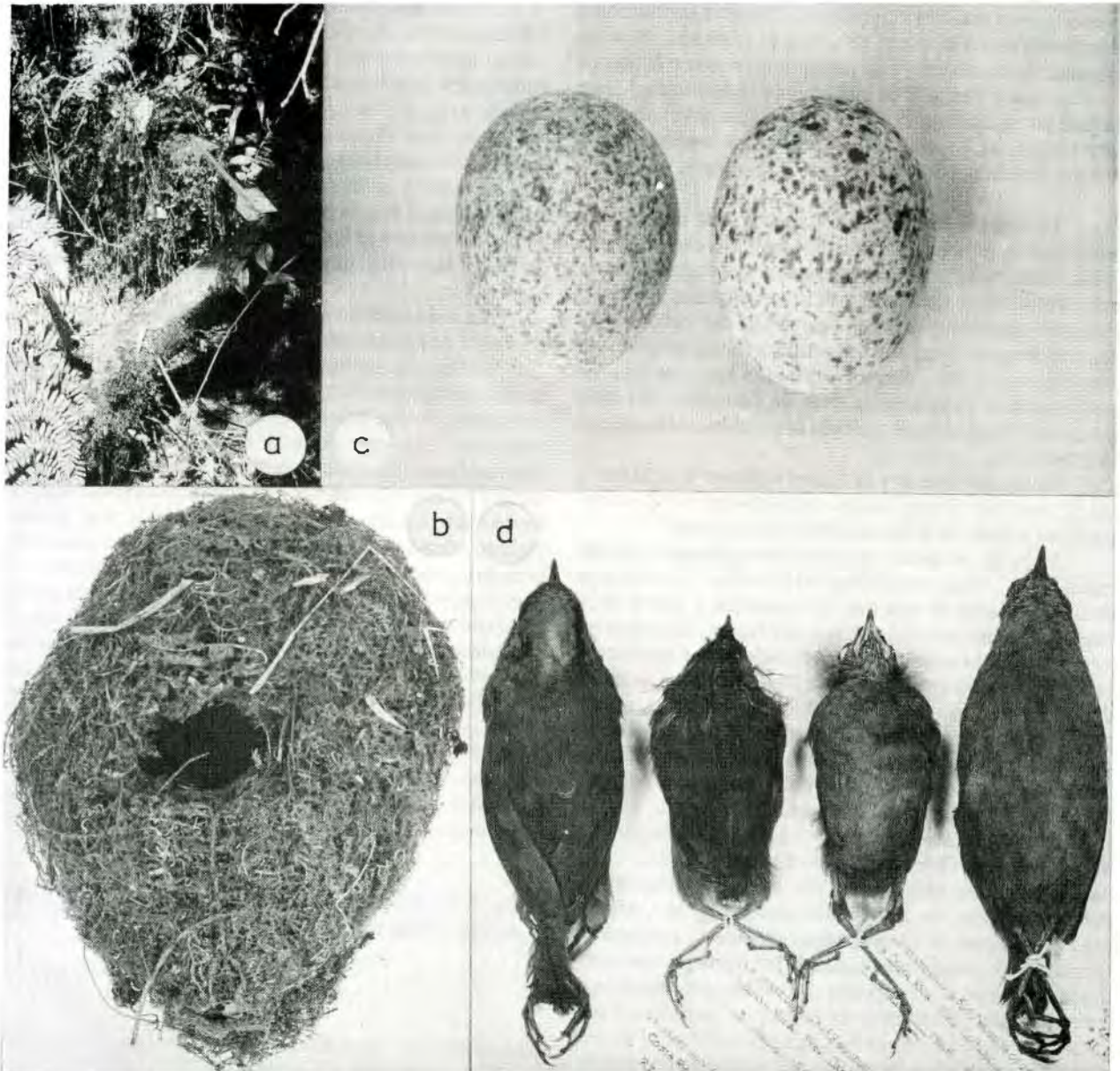


Fig. 10.52 *Zeledonia coronata*: a) Nido "in situ" en la cresta del talud de un arroyo. La flecha indica la abertura, y la vegetación circundante ha sido eliminada. b) Nido después de haber sido removido del sitio. c) Huevos extraídos del nido. d) Pichones entre dos machos adultos (las hembras son similares). Los pichones son de aproximadamente 17 y 15 días de edad, respectivamente. Villa Mills, Cerro de La Muerte, Costa Rica (fotos J. H. Hunt).

***Zeledonia coronata* (Zeledonia, Wrenthrush)**
J. H. Hunt

La zeledonia (fig. 10.52), se encuentra únicamente en bosques a grandes elevaciones y en regiones montañosas, especialmente en hábitats casi siempre húmedos y con neblinas frecuentes. La distribución de la especie está restringida a Costa Rica y a las áreas elevadas de Chiriquí en el oeste de Panamá. *Zeledonia* reside en rodales densos de los bambúes *Chusquea* a 3.000 de

elevación en el Cerro de la Muerte y es abundante en la cima del bosque nuboso sobre Monteverde.

Esta ave es monomórfica y muy semejante a *Catharus gracilirostris* ya que ambas tienen el lomo verde oliva y el vientre gris pizarra. Sin embargo, la zeledonia es algo más robusta, su cola es definitivamente más corta y su corona anaranjada rodeada de dos rayas negras es llamativa pero no tan conspicua como se podría esperar.

Generalmente, *Zeledonia* se encuentra en el suelo o muy cerca de él; agita las alas cuando salta y muy rara vez

vuela (y muy mal cuando lo hace). No eleva la cola como los demás soterrés, como en forma equivocada, se ve en algunas ilustraciones. Casi siempre permanece oculta en la vegetación densa y es sumamente difícil verla. Este pájaro puede acostumbrarse a la presencia de un observador cuidadoso y persistente, después de varios días, y entonces se le puede observar más fácilmente.

La manera más fácil de localizar este pájaro y de identificarlo es por sus vocalizaciones. Su canto, de una única sílaba, se escucha con frecuencia y es muy llamativo, muy similar al de *Catharus gracilirostris*, aunque una octava más alto y muy débil en cuanto a la calidad del tono. Sube en frecuencia conforme lo emite y fonéticamente, por ejemplo, es un *siii*, con una inflexión hacia arriba. El patrón común es una larga serie de llamadas, una cada pocos segundos, aunque también se escuchan llamadas independientes.

La conformación y la fraseología son semejantes a las de muchos vireos: frases polisilábicas variables espaciadas a intervalos de unos pocos segundos.

El canto, emitido por ambos sexos, tienen la misma calidad débil, alto y rechinante del llamado. Los cantos se escuchan mucho menos que los llamados y quizá estén estacionalmente asociados con la anidación. Se puede oír a ambos miembros de una pareja establecida en sus vocalizaciones de contra canto y contra llamada. O sea, cada individuo hace un llamado alternando el sonido, o cuando canta, alterna una "frase", de modo que los dos pájaros producen una secuencia de "frases" o llamados regularmente espaciados. No es raro oír una serie de cantos o llamados que dura una media hora.

Desde marzo a julio, las aves se dispersan en parejas, lo que no se ha observado en otros meses del año. Una pareja mantiene un territorio de todo propósito relativamente grande, de aproximadamente 0,50 ha. Ambos sexos participan en el despliegue territorial, cantando y llamando con regularidad cerca de las fronteras con territorios adyacentes. Se puede escuchar contracantos y contrallamados entre aves de territorios adyacentes que quizás son mecanismos de demarcación territorial. En una ocasión, se escuchó a los cuatro individuos de dos territorios adyacentes en contracantos simultáneos.

Zeledonia forrajea individual o conjuntamente a un paso lento sobre una ruta en rodeos que abarcan casi todo su territorio. Estas aves aparentemente se alimentan en su casi totalidad de larvas de lepidópteros pequeños. Las cargas de provisiones que los adultos llevaban a sus pichones eran una sopa de materia vegetal, quizás es el resultado de haberse alimentado de orugas.

Ambos miembros de una pareja participan en la construcción del nido, aunque toca a la hembra la mayor parte, tardando una semana o más. Los nidos tienen forma de cúpula, con una abertura en un costado. El material consiste de varias especies de musgos fuertemente compactados. Siempre esconden sus nidos en un corte vertical en un sitio cubierto de musgos, como sería una cárcava o el costado casi vertical de una colina, haciendo difícil encontrarlos.

Ponen dos huevos de color blanco o crema, con fuertes manchas de color café. Los huevos son de cáscara fuerte, casi redondos y relativamente grandes para el tamaño del pájaro adulto. Se desconoce el ámbito del período de incubación y se cree que los pichones permanecen en el nido durante 18 días. En ambos casos, los períodos son muy largos para una ave canora pequeña. Se cree que ambos padres aprovisionan a los polluelos, que están cubiertos de una pelusa gris rala. El plumaje de los pichones mayores es igual al de los adultos, excepto por el parche de la corona, que quizá adquieren cuando comienzan a volar.

La *Zeledonia* no es un ave gregaria ya sea con sus coespecíficos o con otras especies.

El nicho taxonómico de *Zeledonia*, ya sea o no como familia monoespecífica, depende, quizá de los prejuicios personales de los sistemáticos que arremeten contra el problema. Lo que no está en discusión es que las afinidades de *Zeledonia* claramente se ajustan a las de los oscines de nueve primarias. *Zeledonia* también comparte numerosas características de su historia vital y ecológicas, además de algunos rasgos, con los géneros centroamericanos de parúlidos *Myioborus*, *Basileuorus* y *Ergaticus* y estos cuatro géneros pueden formar una asamblea filética íntima. Sin embargo, su corta cola, alas cortas redondeadas, carina reducida y cuerpo robusto diferencian a *Zeledonia* de las demás reinitas. Aunque todas estas características pueden ser adaptaciones específicas para el hábitat preferido y de su comportamiento de forrajeo, hacen, sin embargo, que el pájaro sea diferente. *Zeledonia coronata* probablemente continuará recibiendo una colocación especial en la mayoría de los tratados taxonómicos.

Hunt, J. H. 1971. A field study of the Wrenthrush, *Zeledonia coronata*. *Auk* 88:1-20.

Zonotrichia capensis (Comemaíz, Gorrión, Rufous-collared Sparrow)

S. M. Smith

Esta especie, conocida en varios lugares por diferentes nombres y en Costa Rica por "comemaíz" es de los pájaros más conocidos y que más se ven en este país (fig. 10.53). Es muy abundante en toda la Meseta Central, y en la actualidad ocupa un nicho similar al del gorrión común (*Passer domesticus*) en las zonas templadas norteañas.

En todos los estados de su plumaje tiene una cresta pequeña pero muy visible. Los adultos tienen una corona negra y una raya ancha gris por encima de una línea ocular más angosta y negra. Todo este conjunto forma el patrón típico de la cabeza de *Zonotrichia*. Entre la cabeza rayada y el lomo listado de café, se encuentra el collar rojizo ancho, característico de la especie. El vientre es un gris claro con dos manchones negros a cada lado del pecho que,



Fig. 10.53 *Zonotrichia capensis*: Adulto. Patio del Museo Nacional, San José, Costa Rica (foto D. H. Janzen)

a veces, se unen en forma de corbata de lazo. Hay una barra blanca en cada una de las alas. Los juveniles son listados, tanto en el lomo como en el vientre y carecen del "corbatín" y el collar es considerablemente menos rojizo, las rayas de la cabeza son más opacas y las barras de las alas son menos marcadas. En los dos sexos, el plumaje es similar.

Aunque esta especie no se encuentra en hábitats a nivel del mar, su ámbito es desde unos pocos cientos de metros hasta los montes más altos, especialmente en las cordilleras centrales. Es, por ejemplo, un residente abundante y conspicuo del Cerro de la Muerte.

Los cantos de esta especie se escuchan en todo su ámbito durante todo el año y aunque en el Valle Central su silbido característico es muy común, un *tri-i-í-i-oi*, chasqueado*, hay varios cantos diferentes en las distintas poblaciones. Handford y Nottebohm (1979) aseguran que el tipo de canto varía de acuerdo con factores tales como la altitud.

Handford, P., and Nottebohm, F. 1976. Allozymic and morphological variation in population samples of rufous-collared sparrows, *Zonotrichia capensis*, in relation to vocal dialects. *Evolution* 30:802-17.

Smith, S. M. 1978. The "underworld" in a territorial sparrow: Adaptive strategy for floaters. *Am. Nat.* 112:571-82.

Las poblaciones costarricenses son monógamas y fuertemente territoriales, y por lo menos en la Meseta Central, anidan durante todo el año. Construyen sus nidos en varios lugares: en árboles altos y en arbustos bajos; en el suelo entre vegetación densa y en grietas en acantilados y en paredes rocosas. La nidada más común es de tres huevos. Solamente la hembra incuba, pero ambos padres alimentan a los pichones, que aún después de emplumar, dependen de los padres por su alimentación durante varias semanas. Aunque Wolf (1979) dice que encontró varios picos de cría, yo no encontré picos similares en un estudio de cuatro años de duración con pájaros marcados en la Universidad de Costa Rica. Debido a su fuerte y permanente sistema territorial, la mayoría de los juveniles deben permanecer "célibes" durante algún tiempo antes de convertirse en amos de un territorio. Estos "solterones" tienen un sistema social bien organizado, la "mafia" (Smith 1978), en donde hay una jerarquía de dominancia de solterones, machos y hembras. Cuando muere un dueño, se le repone rápidamente con un miembro dominante del mismo sexo. Los pájaros "mafiosos" son típicamente furtivos, de manera que es difícil ver a juveniles independientes. Sin embargo, a menudo se ven grandes bandadas de comemaíces. Estos grupos están compuestos en su mayoría por juveniles algo rayados y se forman únicamente durante estaciones de alta productividad y duran más de un mes. Sospecho que estas bandadas están compuestas por aves que aún no han encontrado un sitio en el sistema de la "mafia".

En tiempos recientes Costa Rica ha sido invadida por gorriones domésticos y queda por ver cómo afectará esta invasión a las poblaciones de comemaíz.

Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica: Distribution and ecology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128:1-430.

Wolf, L. L. 1969. Breeding and molting periods in a Costa Rican population of the Andean sparrow. *Condor* 71:212-19.

* N. del E. El cos arricense dice "comemaíz". Creo que es más un nombre onoma opéyico que una descripción de hábitos alimentarios.

CAPITULO 11

INSECTOS

INTRODUCCION

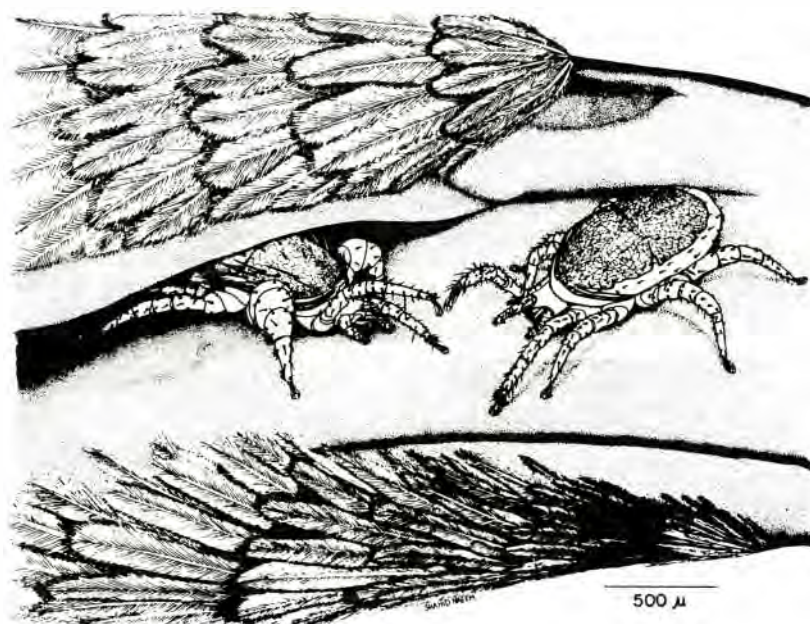
D. H. Janzen

Costa Rica es, en su totalidad, un país tropical con entomofauna tropical. Sin embargo, ningún hábitat costarricense en particular posee una entomofauna siquiera aproximadamente representativa de sus aspectos faunísticos y ecológicos. En el Parque Nacional Corcovado (36.000 ha), se reproducen por lo menos 220 especies de mariposas (excluyendo las hespéridas, licénidas y rioidnidas). En el Parque Nacional Chirripó, situado unos 70 km al norte de Corcovado, el número correspondiente es de unas 30 especies, con menos del 5% en común entre ambos parques (P. DeVries, com. pers.). Es cierto que el Parque Nacional Chirripó está entre 2000 y 3500 m de altitud, y que Corcovado está al nivel del mar; pero la Isla del Caño con su cubierta de bosque pluvial, a unos 17 km de la costa de Corcovado, parece tener poblaciones establecidas de

solo unas 5 especies de mariposas, todas presentes también en la tierra firme adyacente.

He encontrado casi tanta variabilidad en la riqueza y densidad de especies de insectos (obtenidos por muestras de 800 golpes de red) de campos de cultivos abandonados y pastizales de diversas historias, y del bosque caducifolio adyacente (Refugio Palo Verde, en el delta del Río Tempisque, Provincia de Guanacaste, Janzen 1976a); como he encontrado en muestras del mismo tamaño tomadas en Costa Rica, desde el nivel del mar hasta los 3.000 m de altitud, de día y de noche, sotobosque primario y secundario, estación seca y lluviosa, y bosques de caducifolio y perennifolio (Janzen 1973a).

Tomando en cuenta esta variabilidad, el lector debe considerar todas las generalizaciones que siguen como limitadas, a menudo específicas para ciertos lugares, y no definitivas sobre los trópicos o el país. Costa Rica (51,054 km²), con un área parecida a la de Virginia Occidental,



Rhinoseius colwelli: Acaros adultos machos y hembras sobre el pico de un colibrí *Eugenes fulgens*. El macho está saliendo desde la abertura nasal del ave, cuyo pico es cerca de 100 veces más largo que el ácaro (dibujo S. Naeem).

contiene casi tantos tipos de hábitat como Norteamérica, y cualquier generalización sobre Costa Rica tiene casi tan poca aplicación como las generalizaciones sobre la ecología de los insectos de todos los Estados Unidos o Canadá (ver Munroe 1956).

En lugar de tratar de ilustrar todos los aspectos de la ecología de insectos con ejemplos costarricenses, y con ello declarar que casi no sabemos nada sobre su ecología, he preferido escribir ensayos cortos sobre algunos aspectos que han sido estudiados o que atraen la atención del ecólogo que viaja por Costa Rica. Desconozco otra colección de ensayos sobre ecología de insectos de otros países tropicales para realizar una comparación. Sin embargo, los siguientes libros y artículos contienen gran cantidad de información sobre muchos aspectos de la ecología de los insectos tropicales, incluyendo los de Costa Rica: Schneirla 1971; Weber 1972; Wille y Michener 1973; Owen 1971, Halfiter y Mathews 1966; Y. Gillon 1971; D. Gillon 1971; Wilson 1971; Beeson 1941; Browne 1968; Mound y Waloff 1978; Wolda 1978a,b; Gary 1972.

En dos áreas de la biología de insectos de Costa Rica, se está acumulando información con tal rapidez que no trataré de caracterizarlas en detalle aquí: biología de parasitoides e interacciones de insectos-planta hospedera. En un futuro cercano, aparecerán artículos de revisión sobre estos temas.

¿Por qué llegan las palomillas a las luces?

Cuando se llega por vez primera a una estación de campo en Costa Rica, a menudo, lo primero que se ve son las palomillas, que tienen el misterioso comportamiento de acercarse a las luces y agruparse cerca de ellas en relativa inactividad (ver revisión del fenómeno en Hinton 1974 y Weiss, Soraci y McCoy 1941). A más luz ultravioleta, mayor número de palomillas. Es muy poco probable que sean atraídas porque la luz de alguna manera imita un atrayente natural. Más bien, es probable que cause una especie de corto circuito en varios sistemas fisiológicos y etológicos, casualmente provoca que las palomillas lleguen a las luces, donde una parte de ellas se queda.

R. R. Baker, biólogo inglés que se especializa en el comportamiento individual de mariposas y palomillas adultas en relación con la migración y otros desplazamientos colectivos, está tratando de encontrar una explicación del fenómeno que parece consistente con los patrones de atracción de palomillas a las luces en Costa Rica. El afirma que la palomilla utiliza una luz distante como punto de referencia durante su vuelo nocturno de un lugar a otro. Normalmente tales puntos son distantes (estrellas, la luna), y al mantener un ángulo aproximadamente constante en relación con la fuente de luz, la palomilla logra llegar a su destino. Pero si selecciona una luz artificial cercana, al mantener el ángulo constante, la palomilla vuela en una espiral que se cierra, hasta llegar a la luz. Allí, se posa porque la luz cercana equivale a la del día. Existen ideas y datos que, sin embargo, no concuerdan con esta teoría (Robinson y Robinson 1950). Si Baker tiene razón, existe

una serie de implicaciones ecológicas importantes. Las palomillas solamente son atraídas desde una distancia corta, o sea (decenas y no miles de metros) en cuanto más pequeña y más intensa sea la luz se acercarán más palomillas (pero la luz debería ser enorme para ganarle a la luna); y, lo más importante, las palomillas deben tener un aliciente para emprender vuelos geográficamente orientados. Esto último implica que están en migración o que de algún modo conocen la localización espacial de las plantas hospederas de la larva, de las fuentes de néctar, o de buenos escondrijos para el día. Debe pues existir conocimiento y aprendizaje, en lugar de guiarse por pistas visuales o químicas, o sea, aprenden y recuerdan. No esperamos que las orugas (ni siquiera las nocturnas) sean atraídas a la luz. La luz del receptor imita una guía lejana y por ello, se debe ser muy cuidadoso si se pretende utilizar el número y tipo de palomillas que llega la luz como indicador de parámetros ecológicos. Hacerlo sería como caracterizar un pueblo tan solo por la gente que pasa por la plaza.

¿Cuáles palomillas no llegan a la luz?

Entre ellas, las más conspicuas son especies diurnas, como las de la familia Castniidae (grandes y coloridas, de vuelo poderoso que se encuentran junto a caminos y riachuelos en áreas de crecimiento secundario). También las palomillas de la familia Pericopidae llegan raramente a la luz, especialmente las especies más diurnas. Cuando llegan las especies diurnas, los pericópidos como *Pericopis separata* (que es aparentemente un imitador muleriano de las mariposas atraídas a la luz en Monteverde y el Parque Nacional Santa Rosa) pueden irse poco después, o pueden volar "temerosamente" a varios metros del bombillo y alejarse si se les molesta. En el caso de la familia Uranidae (por ejemplo la colipato verde del bosque pluvial, *Urania fulgens*) hay especies marcadamente diurnas que no llegan a la luz, pero las especies crepusculares y nocturnas están casi igualmente ausentes (v.g., *Sematura lunus* y *Coronidia oritheia*). Entre los miembros marcadamente diurnos de las familias Ctenuchidae y Sphingidae (v.g., *Aellopos* spp.), son mucho menos abundantes en la luz de lo que uno esperaría juzgando por su abundancia en las flores. En general, ocurre lo mismo con los pequeños esfingidos crepusculares, aunque *Cautethia spuria* y *C. yucatanana*, que son los esfingidos más comunes de Costa Rica, son muy comunes en la luz a la vez que generalmente visitan las convolvuláceas en la madrugada (v.g., *Ipomoea trifida* en el Parque Nacional Santa Rosa).

Sin embargo, el ser diurnas no es requisito para no llegar a la luz. Muchas especies medianas y grandes de palomillas de la familia Noctuidae (por ejemplo la "bruja negra", *Ascalapha odorata*, y muchos de sus parientes más pequeños como *Blosiris xylia*) llegan prontamente a la fruta podrida, por lo que se les captura con facilidad en las trampas para mariposas durante la noche. Pero, estas especies llegan a la luz sólo rara vez. Por ejemplo, cuando estuve recolectando palomillas toda la noche en el Parque Nacional Santa Rosa de mayo a julio y de noviembre a

diciembre, con una lámpara fluorescente y una luz negra colocadas a unos 80 m de una trampa con fruta podrida, llegaron menos de 10 individuos (de 10 especies) a las luces, pero cientos fueron vistos o recolectados en la trampa. He visto una *Ascalapha odorata* volar de noche hacia una fruta podrida en una habitación iluminada, alimentarse, y alejarse aparentemente sin hacer caso alguno de la luz. Si una llega a la luz, a menudo se aleja si se le molesta. Entre las palomillas más pequeñas (especialmente las que tienen larvas minadoras de hojas, frutas y semillas), muchas no llegan a la luz. Muchas de estas especies se suelen alejar poco de sus plantas hospederas, y por lo tanto debe colocarse en muchos microhábitats diferentes para capturar a la mayoría. Por otra parte, pueden no ser atraídas a la luz y carecer de una causa para realizar vuelos guiados por una luz de orientación. Sin duda, existen algunas especies grandes de palomillas completamente nocturnas que no llegan a la luz. Quienes tienen el tiempo para criar orugas de palomilla, a menudo obtienen adultos de especies que nunca han visto llegar a una luz. Sin embargo, esta aparente apatía puede deberse parcialmente a la estacionalidad que se discutirá adelante.

Muchas especies de palomillas en apariencia solo llegan a la luz en cierto período de su vida adulta. En el Parque Nacional Santa Rosa es fácil capturar varias especies de esfíngidos adultos mientras visitan flores en julio (v.g., *Xylophanes*, *Enyo*, *Erinnyis* y *Pachylioides* en la planta *Stachytarpheta frantzii*), aunque estas especies fueron vistas en las luces por última vez a fines de mayo e inicios de junio. Los machos adultos de dos especies de *Eulepidotis* (Noctuidae), conspicuos por su color blanco, aparecieron en abundancia durante la noche en el follaje, a la luz de una interna (junio, Parque Nacional Santa Rosa); sin embargo, raramente llegaron a las luces fluorescentes y negra que permanecieron encendidas toda la noche a unos 20 ó 30 m de distancia. A fines de diciembre, a menudo vi individuos con las alas desgastadas en las mismas luces (probablemente pertenecían a la misma clase de edad). La posibilidad de que los individuos de algunas especies disminuyan sus visitas a la luz con la edad, está apoyada por la mayor proporción de individuos con alas en buen estado que se observan en la luz. Ello contrasta fuertemente con los individuos recolectados en flores, trampas con sebo, y trampas tipo Malaise, en las cuales muchos individuos muestran un desgaste fuerte en las escamas de alas y tórax, y rotos los bordes de las alas. Es notable una excepción: en Monteverde, llegan a la luz muchos individuos muy desgastados, pertenecientes a dos familias de palomillas grandes: Saturniidae y Sphingidae. Pero, sospecho que se trata de individuos jóvenes que han luchado contra el fuerte viento característico del lugar.

Las palomillas no llegan a la luz con igual frecuencia a toda hora de la noche (v.g. Seifert 1974). Aparentemente, los esfíngidos tienen dos máximos: muy poco después de oscurecer, y entre las 2300 y las 0300 h. En Santa Rosa, quizá ningún esfíngido llega a la luz antes de la media noche, y luego de medianoche, inclusive en luna nueva, llegan de 10 a 30 individuos. Con seguridad, esto

no se debe sencillamente a que éstas se encuentren inactivas durante la primera mitad de la noche. En Llorona, en el Parque Nacional Corcovado, recolecté cinco especies de esfíngidos entre las 2100 y las 2200 h. Se encontraban tomando néctar de las fragantes flores blancas de *Hedychium* (Zingiberaceae), a unos 100 m de distancia de una luz negra que no atrajo ninguna. Todas estas especies llegan comúnmente a la luz negra en Santa Rosa. En apariencia, los satúrnidos también llegan con preferencia durante la segunda mitad de la noche, y la especie *Hylesia lineata* (entre otras) muestra períodos muy marcados de llegada. Una luz puede atraer unos tres machos de *H. lineata* en casi toda la noche, pero, en la media hora que precede a la madrugada, pueden llegar entre 10 y 40. Por su parte, las palomillas pirálidas de la subfamilia Pyraustinae, suelen llegar en grandes grupos mixtos de especies poco antes del oscurecer, y llegan muy pocos luego de medianoche. Sin embargo, estas palomillas se alimentan en las flores entre las 0300 y las 0500 h, junto con los esfíngidos.

En Costa Rica, como en otras partes, los sexos de las palomillas que llegan a la luz se desvían mucho de la proporción 1:1. Generalmente los machos son más abundantes. Existen dos razones para creer que esta desviación es resultado del modo de atracción utilizado. En primer lugar, tanto mis datos como los de W. A. Haber, muestran que no hay señal de proporción sexual modificada en mariposas nacidas de orugas criadas en laboratorio, en Monteverde, Santa Rosa, y el área de Cañas y Bagaces. En segundo lugar, en Santa Rosa en el año 1979, se obtuvo una proporción 1:1 para más de 300 adultos obtenidos en laboratorio a partir de orugas y de capullos de la especie *Hylesia lineata*. Pero, durante dos semanas, la relación de adultos obtenidos en la luz fue de 10 a 15 machos por cada hembra. La causa podría simplemente ser una diferencia sexual de susceptibilidad a la luz. Podría también deberse a que los machos vuelen más, en busca de hembras, lo que a su vez causaría que utilizarán la luz como punto de referencia más a menudo.

¿Cuáles factores interfieren con la llegada a la luz?

En el país, independientemente de considerar otros factores, desde el bosque pluvial hasta el caducifolio, en noches claras y hasta lluviosas, hay una marcada disminución en el número de palomillas que llegan a la luz cuando la luna está en creciente. Si la luna está llena al inicio de la noche pero, luego se oscurece, llegan muchas más palomillas después de que ha oscurecido. No está claro que su ausencia en la luz en las noches de luna llena se deba a que hay menos palomillas adultas o sencillamente a que sean pocas las que están volando. Por ejemplo, durante la mencionada salida de adultos de *H. lineata*, no hubo un incremento durante la luna llena (las palomillas salen de la pupa a media tarde) pero, la llegada de adultos a la luz no disminuyó durante la luna llena. Los coleccionistas de mariposas suelen tener dos posibles explicaciones: la luna interfiere con la percepción y seguimiento que

hacen las palomillas de la luz (consistente con la hipótesis de Baker), o éstas no vuelan en noches de luna porque están más expuestas a la depredación por murciélagos. Yo agregaría que los murciélagos, probablemente, capturan a la mayoría de las palomillas usando sonar, y no la vista. Además, los especialistas en el grupo saben que la luna llena se asocia con capturas pobres. Se podría sostener que eso se debe precisamente a la poca cantidad de presas disponibles en esos períodos; pero, lo mismo ocurre con las especies frugívoras y nectarívoras. También podría ser que las redes resulten más visibles en noches de luna, y por ello sean menos eficientes. Los pájaros caprimúlgidos son insectívoros nocturnos que capturan insectos en vuelo, y podrían causar una disminución de la actividad de palomillas en noches de luna llena, aunque dudo que sean lo suficientemente comunes como para producir un efecto apreciable. Además, no son tan grandes, y posiblemente tan rápidos, como para capturar esfíngidos grandes cuyos números se disminuyen en la luz tanto durante luna llena como lo de las más pequeñas.

Por otra parte, las noches lluviosas, de neblina, y con poco viento, se asocian con la llegada a la luz de mayores cantidades de palomillas. Las palomillas costarricenses vuelan bien en la lluvia, e incluso pueden enfrentarse a un buen aguacero. Uno se siente tentado a creer que en una garúa o lluvia ligera pueden volar librándose de la depredación de los murciélagos que se guían por sonar. Pero, también esta hipótesis es débil porque un cielo cargado sin lluvia o garúa también suele asociarse a grandes cantidades de palomillas en la luz. En estos casos, uno puede estar de acuerdo con la hipótesis de Baker de que la luz artificial es la única guía disponible para ellas.

Es notable que el número de palomillas así atrapadas es muy grande cuando una buena cantidad de luces artificiales aparece por vez primera en un lugar. Luego, al pasar los años, su número disminuye casi hasta cero. En 1963 y 1965, cuando recolectaba por primera vez con este método en Guanacaste, las luces de las estaciones de gasolina de Cañas y Liberia eran buenos lugares para capturar esfíngidos, satúrnidos, y muchas especies pequeñas. Ahora, a inicios de la década de 1980, prácticamente no llega nada a esas luces, ni siquiera en la mejor temporada de palomillas. Hay por lo menos tres posibles causas. En estos años pudo haber una selección natural intensa contra los individuos que responden a las luces citadinas. Ello resulta improbable considerando que la fracción de la población expuesta a tales luces es muy pequeña. Otra posibilidad es que la ciudad actúe como una trampa de luz gigantesca que elimina las palomillas de sus alrededores; pero también este efecto se borraría por inmigración local. En tercer lugar, consideremos que el área guanacasteca con bosque virgen, potreros con muchos matorrales, y bosque de crecimiento secundario ha sido reducido por lo menos a la mitad desde 1963-1965. En los alrededores de pueblos y otras fuentes de luz, el área boscosa ha sido reducida por lo menos en un 90%. Sospecho que no es que ya las palomillas no sean engañadas por la luz, sino más bien que ya casi no quedan de estos insectos. Aunque no he

observado el asunto muy detalladamente, me parece que lo mismo ha ocurrido en las cercanías de Puerto Viejo de Sarapiquí y Palmar Sur.

¿Cuáles otros insectos llegan a la luz?

Todo un conjunto muy heterogéneo de insectos llega a la luz, si la luz se coloca cerca de la vegetación donde abundan los insectos. Este conjunto es, de varias maneras, similar al que llegaría en regiones extratropicales. Incluye muchos individuos, aunque pocas especies, de escarabajos de las familias Cerambycidae, Scarabaeidae, Carabidae, Meloidae, Dytiscidae, Hydrophilidae, Elateridae, y una gran variedad de familias representadas por individuos diminutos (Scolytidae, Curculionidae, Staphylinidae, etc.). Son también abundantes algunas especies de Tettigonidae y Gryllidae, mientras que llegan muy poco otros grillos y saltamontes, que son abundantes durante la noche en la vegetación cercana. Lo mismo es cierto de otros órdenes vegetarianos (v.g., la mayoría de Hemiptera y Homoptera). También llegan algunos neurópteros (Chrysopidae, Myrmeleontidae) y Ascalaphidae, aunque suelen representar una pequeña fracción de las especies presentes en la vegetación cercana durante la noche. Al igual que los insectos acuáticos que uno encontraría bajo los postes de luz de cualquier ciudad de Medio Oeste de Estados Unidos, aquí son comunes los insectos acuáticos a inicios y fines de la estación lluviosa, cuando viajan desde o hacia el medio acuático v.g., Dytiscidae, Hydrophilidae, Megaloptera, Trichoptera, Piralidae (Ninfulinae) y Belostomatidae. Los efemerópteros son característicamente escasos y no son parte prominente de la fauna acuática de Costa Rica (ver Stout y Vandermeer 1975). Los himenópteros están pobremente representados, excepto ciertos Ichneumonidae (v.g., *Thyreodon atriventris*, un parásito de las mariposas esfíngidas), *Megalopta* (un abejón halíctido que forrajea de noche; Janzen 1968a), un abejón algo más grande (*Ptiloglossa*: un coléctido que forrajea en horas matinales y crepusculares; Janzen 1968c), y *Apoica* (un análogo nocturno de *Polistes*; véase Burbutis y Stewart 1979). Si la luz está cerca de árboles de *Hymenaea courbaril* (guapinol leguminosae), pueden aparecer también machacas (*Fulgora laternaria*). Ocasionalmente se acerca alguna mariposa o una mosca, pero su escasez, por supuesto, no es reflejo de su abundancia natural. Es notoria la ausencia de subimago en la luz. En resumen, la consistencia y abundancia de insectos (excepto palomillas) que llegan a la luz en Costa Rica no apoya la suposición de que su abundancia o ausencia es reflejo fiel de su ecología, en general. Sin embargo, los patrones de heterogeneidad descritos para las palomillas también se aplican, con algunas excepciones, a otros insectos. Por ejemplo, algunas moscas hembras (Megaloptera: *Corydalids*) del Parque Nacional Santa Rosa superan a los machos en proporción 30:1, y las hembras de la subfamilia Dynastinae (Scarabaeidae) son, en general, más abundantes que los machos. Por supuesto, ninguna de estas generalizaciones dispares se aplica a una especie particular

cuando, mediante otros medios, se descubre que su abundancia en la luz es proporcional a alguna característica de la población natural.

¿Cómo atrapar palomillas en la luz?

Tanto yo como otras personas que recolectan palomillas en la luz, hemos encontrado que en Costa Rica lo mejor es colgar bombillos fluorescentes y de luz negra (bombillo blanco con luz azul) al frente de unas sábanas, que se pueden colgar de edificios o de una cuerda extendida entre los árboles. Si no hay corriente eléctrica una batería de automóvil de 12 voltios basta para mantener dos bombillos de 15 vatios durante toda la noche. La batería del auto puede cargarse durante el día con corriente de 110 voltios. Tanto el lugar como la exposición de la luz tienen un efecto importante sobre las especies y cantidades de palomillas que lleguen. La colocación y la intensidad de la luz son importantes en cuanto a la cantidad y la especie de palomillas que se atrapen. El investigador debe experimentar hasta atrapar el grupo de su interés. En general, el lugar ideal es el lado de una colina, protegidos del viento, y frente a un valle estrecho frente a 50-200 m y rodeado por bosque secundario de crecimiento irregular. Las cimas de colinas son particularmente recomendables para esfíngidos y algunos satúrnidos, mientras que la parte alta de un risco, a la misma altura del dosel del bosque adyacente, es muy bueno para palomillas pequeñas. Una luz de un costado de una casa en un bosque puede atraer muchas palomillas, mientras que al costado opuesto no llegará casi ninguna; en la noche siguiente los papeles pueden invertirse. A inicios de diciembre en el Parque Nacional Santa Rosa, llegaron 81 especies de pirálidas (Pyraustinae) a un par de luces (negra y fluorescente), mientras que a 4 km de distancia solo 3 fueron descubiertas en un par similar de luces. Ambos pares daban frente al bosque y tenían detrás el pastizal; todas las especies atrapadas en el primer par de luces fueron capturadas en el segundo par en otra época del año.

No tenemos idea de la distancia desde la cual la luz atrae a las palomillas. W. Haber (com. pers.) cree que es desde varios km de distancia, yo creo que la distancia máxima es de 500 m y la hipótesis de Baker sugiere que esa distancia es aún menor. Las palomillas llegan a la luz y se van de la luz. Para recobrar palomillas pequeñas en cantidades adecuadas es necesario hacerlo constantemente. Las Sphingidae y Saturniidae suelen permanecer varias horas, pero no se puede esperar que una que llegó a medianoche permanezca allí a las 0500 hs. El viento las arranca de la sábana, o se levantan y se van solas, o pueden asustarse al llegar otros insectos. Muchas llegan volando hacia la luz y parten sin siquiera posarse. Algunas se detienen en la vegetación a unos 15 m de la luz y aparentemente no se acercan. Si se deja constantemente una luz en el mismo lugar, los pájaros aprenderán a llegar de mañana a desayunar. De noche, los sapos, mofetas y felinos silvestres pueden limpiar de palomillas las partes inferiores de la sabana. A menudo, también los

murciélagos y caprimúlgidos capturan palomillas en el aire frente a la luz.

Resumen

Capturar palomillas en las luces es un método rápido y eficiente de obtener una imagen parcial de la composición (por especies) de un hábitat o región. Para lograr algo más, es necesario combinar esta táctica con el uso de criaderos y otras muestras de densidades. Las palomillas llegan más comúnmente a la luz cuando están recién salidas de la pupa (alas sin desgaste), y generalmente llegan más los machos. El hecho de que no lleguen tiene muy poco que ver con su abundancia real en el hábitat, aunque ello puede servir para corroborar otra información de su historia natural. Probablemente el mayor error ecológico que se podría cometer sobre las palomillas que llegan a la luz en el país sería creer que su ausencia indica que no están disponibles tampoco para los depredadores como polinizadores, y como herbívoros en su estado larval. Una abundancia súbita de esfíngidos en las luces puede significar, por ejemplo, que un gran número de emigrantes está a punto de abandonar el área, que habrá muchos polinizadores disponibles, o que alguna señal intensa ha causado que emerja una cantidad de pupas inactivas que se habían acumulado gradualmente durante varios meses en la estación lluviosa. Parece justificado concluir que lo que sabemos de las palomillas de Costa Rica concuerda con la hipótesis de Baker sobre los puntos de referencia. Cualesquiera de estos puntos serán utilizados en distinto grado por organismos diferentes en tiempos diversos. Una señal visual nocturna, pero cambiante puede ser muy importante para un macho de la familia Saturniidae que cruza el área en busca de feromonas femeninas, al igual que para un esfíngido recién salido que busca nuevas fuentes de néctar o lugares donde ovipositar, y para un adulto viejo que emigra al acercarse la estación seca. Pero, tal punto de referencia puede no ser de valor para una hembra que sigue el olor de cierta planta en un estadio apropiado de sucesión vegetal; para una palomilla pirálida que utiliza la luna como guía. Una palomilla puede usar un punto de referencia para volar hacia su área de alimentación, y caer así en una trampa, pero, usará su olfato cuando llegue allí e ignorará la luz.

¿EXISTE ESTACIONALIDAD EN LA ENTOMOFAUNA COSTARRICENSE?

Cualquier aspecto imaginable de la ecología de insectos muestra algún grado de estacionalidad. La influencia estacional más marcada es el llamado "verano", o sea la estación seca que ocurre con regularidad anual desde fines de diciembre hasta abril o inicios de mayo en Guanacaste, o por tan solo unas semanas en las tierras bajas del Caribe, o por uno o dos meses (enero-marzo) en la Península de Osa. Además existe una estación seca corta o "veranillo" (hasta de seis semanas entre junio y agosto,

en Guanacaste). Los primeros dos meses de la estación lluviosa o “invierno” son más moderados aunque muy intensos en los últimos tres meses (setiembre-noviembre). Con estas estaciones seca y lluviosa se asocian cambios en la humedad del suelo, inundaciones, fuerza y dirección del viento, duración e intensidad de la lluvia, nubosidad, variaciones en la temperatura, abundancia y calidad de presas para los carnívoros y partes y especies de plantas, densidad de la vegetación, humedad y otras características ambientales. Los insectos costarricenses responden de modo conspicuo a todos estos tipos de cambios, al igual que otros organismos tropicales (ver Wolda 1978a y b; Gray 1972; Y. Gillon 1971; D. Gillon 1971; Janzen 1967a y b, 1970, 1971a, 1973a, 1976a, b y c; 1978a; Schoener y Janzen 1968; Janzen y Schoener 1968; Janzen y Wilson 1974; Janzen y Pond 1975; Dobzhansky y Pavan 1950).

Tal vez, el aspecto más conspicuo y frustrante al tratar de comprender la estacionalidad de los insectos costarricenses es que su respuesta es, o por lo menos tiene la potencialidad de ser múltiple, reflejando un conjunto de cambios en lugar de fluctuaciones individuales tan claras como el frío invernal o la lluvia en un desierto. La disponibilidad de humedad es por ejemplo mucho más heterogénea en un bosque pluvial o caducifolio durante la estación seca, de lo que es la temperatura cálida en los bosques de Wisconsin en febrero. Realmente, no se puede identificar a un solo factor como responsable de que el abejón curculiónido *Phelypera distigma* produzca una generación que consume las hojas de *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae) durante unos 20 días de junio en Guanacaste para permanecer el resto del año como adulto inactivo que se oculta en hojas enrolladas y grietas (Janzen 1979a).

Conocemos un poco de la estacionalidad de los insectos en únicamente dos de los muchos hábitats del país: el bosque pluvial de las zonas bajas (por ejemplo la Península de Osa y la región de Sarapiquí) y el bosque caducifolio (ejemplo: provincia de Guanacaste a menos de 400 m de altitud). Discutiré estos hábitats en detalle y luego agregaré algunos comentarios sobre otros. Aquí, he intentado no usar la palabra “comunidad” porque implica interacciones y barreras que no conocemos.

Un hábitat marcadamente estacional

En la parte baja de la provincia de Guanacaste, hay 5 meses de fuertes vientos y sol, sin lluvia, que son seguidos por un período nublado y lluvioso con 1,5 a 2,5 m de lluvia y vientos erráticos, cuando los hay. Al iniciarse la estación seca, la superficie del suelo y la hojarasca se secan, y la sombra y vegetación verde se reducen a los márgenes ribereños y a algunas plantas aisladas. Los insectos disponibles como presa disminuyen en densidad y su composición se hace más heterogénea. Es la época “dura” del año para muchos insectos, pero, así como la época lluviosa es buena para la mayoría de los herbívoros y carnívoros, la seca es rica en alimento para los consumidores de semillas y los polinizadores de plantas leñosas

(especialmente las abejas). La estación seca termina de manera más abrupta de cómo se inició: una tormenta de convección finalmente llega desde el Océano Pacífico y humedece el suelo, para entonces uniformemente seco. Sin embargo, este inicio incluye a menudo “falsos inicios”, y pueden pasar 3 semanas desde la primera lluvia hasta que el suelo se empape y se reactiven totalmente la producción de hojas y el crecimiento de tallos. Como somos una especie agricultora, no interesa saber “cómo se las arreglan los insectos durante la estación seca”, pero también discutiré como encaran la disminución de recursos durante la estación lluviosa.

Por lo menos, existen 5 maneras comunes de pasar la estación seca, y la misma especie de insectos puede usar una o todas: adulto en diapausa reproductiva buscando un microhábitat favorable; estadio inmaduro en estivación; adultos en migración de varios km; reproducción continua y a baja densidad en un recurso escaso; y reproducción y aumento poblacional normales en una fuente de alimento disponible solo durante la estación seca.

Desplazamientos locales restringidos de adultos en diapausa reproductiva

Durante la estación seca, el número de especies y la densidad de los insectos aumentan grandemente en los lugares algo húmedos, como bordes de pantanos y ríos, pendientes que dan al norte, terrenos con árboles perennifolios (v.g., *Hymenaea courbaril*, *Manilkara zapota*), lechos secos y empinados de riachuelos, y entradas de cuevas. Paralelamente, ambos parámetros disminuyen en áreas contiguas de vegetación caducifolia expuesta a insolación fuerte. Al avanzar la sequía, baja la densidad de insectos en las partes húmedas, que ya para fines de abril se asemeja a la de cualquier colina seca. Generalmente, los insectos de los microhábitats húmedos se encuentran en diapausa reproductiva. Tal vez el ejemplo más conspicuo es *Eurema diara* (Pieridae), una mariposita de alas muy delgadas, coloreadas de amarillo, negro y blanco produce varias generaciones de orugas, que se alimentan de leguminosas herbáceas, en la estación lluviosa. Los últimos adultos emergen en diciembre y se congregan en grupos más o menos coherentes de hasta varios centenares, en microhábitats con vegetación ribereña o húmeda. En diciembre (Santa Rosa), hay migraciones locales desde tierras altas (más de 300 m) hacia las bajas (nivel del mar). En toda la estación seca, normalmente, no vuelan a menos que se les moleste y no visitan flores. Al iniciarse las lluvias, se aparean y los ovarios se vuelven funcionales (O. Taylor, com. pers.).

Un gorgojo folívoro, *Phelypera distigma*, es otro de estos insectos. No sé si se aparean antes o después de la estación lluviosa, pero se ven individuos copulando en junio durante el desove, lo que sugiere que las hembras usan la estación seca como un “filtro” para eliminar a los machos ineptos. Adultos del grupo de los falángidos y Erotylidae (escarabajos de los hongos) forman grupos de varios miles en cuevas y árboles huecos, donde esperan

pasivamente el fin de la época seca. La densidad de las poblaciones de mariposas adultas (familia Ithomiidae y subfamilia Heliconinae) puede reducirse a sólo un 1 % del valor de fines de la estación lluviosa, quedando sólo unos pocos ejemplares en lugares particularmente húmedos junto a los ríos. Salen de estos microhábitats durante la primeras lluvias y ocupan la vegetación de tierras altas (L. Gilbert, W. Benson, com. pers.). El término "adormecimiento" puede ser más adecuado que "diapausa" reproductiva en el caso de las mariposas, porque ya la mera disponibilidad de plantas hospederas puede causar el inmediato desarrollo de los ovarios. En el caso de los insectos que se alimentan de especies herbáceas, sería interesante ver el efecto que tendría ofrecerles plantas verdes de maceta durante la estación seca. En el caso del gorgojo mencionado, si en verdad entra en diapausa, aunque hay hojas tiernas de *Guazuma ulmifolia* todo el año en algunos lugares, no las usa para la oviposición.

Es fácil documentar los movimientos locales de los insectos colocando trampas tipo "Malaise" en un lecho sombreado y húmedo y en la pendiente caducifolia y seca adyacente. En un estudio así en Santa Rosa, he descubierto que los adultos de muchas especies aparecen en la trampa del lado seco durante la estación lluviosa y en la del lado húmedo durante la seca. Esta observación incluye tanto especies como taxa superiores. Parte de estos desplazamientos estacionales pueden deberse a depredadores en busca de presas (v.g., moscas asílidas que buscan la mayor densidad de presas voladoras, u hormigas *Eciton burchelli* que van hacia las concentraciones de fauna de la hojarasca), aunque probablemente esto no abarca a los insectos herbívoros cuyas plantas hospederas no crecen en los lechos de arroyos.

Una parte significativa de estos viajes probablemente se debe simplemente a permanecer en lugares sombreados y húmedos. Además, algunos insectos beben directamente de los ojos de agua. La densidad de avispas y abejas sociales (*Polistes*, *Trigona*) sube mucho durante la estación seca, en la trampa del área ribereña, y muchos de estos y otros himenópteros beben de los diminutos pozos del suelo. En la estación lluviosa, las mismas especies son poco comunes allí. El rápido cambio de gradiente de humedad al pasar del bosque seco al lecho húmedo de arroyo es a veces impresionante. Un caso extremo: a las 10:00 (mayo) la humedad relativa varió en un 30% en solo 50 m, del borde del riachuelo al bosque caducifolio, variando correspondientemente la temperatura del aire en 6.2 °C (al lado del cañón abajo de la catarata de "COMELCO", cerca de Bagaces); estas diferencias desaparecieron casi por completo en la estación lluviosa (Janzen 1976c).

También es posible obtener humedad consumiendo follaje o presas inadecuadas para el desarrollo larval u ovárico. Los escarabajos curculiónidos y crisomélidos, y varios hemípteros son posiblemente los mejores ejemplos. Cuando la desecación de lechos de río y filtraciones húmedas hacen que casi se detenga la producción de nuevas hojas de *Heliconia latispata*, los escarabajos *Cephaloeia* adultos (Crysmelidae) devoran las hojas

viejas de esta planta. Durante este tiempo no se aparean ni desovan, no hay duda que ese alimento les da algo de humedad y tal vez algo de calorías para disminuir las pérdidas de reservas y la desecación. En la estación seca, durante períodos de pocas semillas y brotes, los hemípteros de las familias Coreidae, Lygaeidae y Pyrrhocoridae chupan los fluidos corporales de insectos muertos (aparentemente en función de carroñeros, no de depredadores).

Al caer las primeras lluvias, hay un éxodo dramático de los lugares húmedos y sombreados hacia el bosque cercano, que entonces está reverdeciendo. Probablemente son dos las causas básicas. Primero, la productividad primaria cosechable debe ser mínima en el sotobosque muy sombreado, en comparación con otros hábitats. Los insectos fitófagos hallarán sus plantas hospederas larvales reverdeciendo en los bosques de las colinas. Las hormigas *Eciton burchelli* aparentemente se van porque también lo hacen sus presas y porque ya no existe el fuerte peligro de desecación en las áreas expuestas. Irónicamente, los árboles perennifolios de las zonas ribereñas, tan valiosos como "sombra" en la época seca, son generalmente inútiles como alimento para herbívoros del follaje. *Hymenaea courbaril*, *Manilkara zapota*, *Sloanea terniflora*, *Ardisia revoluta*, *Ficus* spp., *Anacardium excelsum*, etc., sufren poca herbivoría en comparación con las especies caducifolias cercanas (ver Stanton 1975). Los brúquidos adultos salen en todas direcciones de sus refugios húmedos y sombreados de la estación seca, en busca de flores y se alimentan de polen y néctar, sobreviviendo así durante la estación lluviosa, cuando hay escasez de semillas.

Los insectos como las hormigas zompopas (*Attini*), que dependen en gran parte de la vegetación de la época lluviosa pero que son demasiado sedentarios como para desplazarse con facilidad, no pueden participar en los desplazamientos aquí descritos (no solo que las colonias de zompopas se desplazan a los lechos de riachuelos durante la estación seca, las colonias de avispas *Polistes* pueden incluso trasladar el nido cerca del agua). Sin embargo, las obreras pueden obtener humedad de hojas que cortan especialmente para ese fin (G. Stevens, com. pers.), y cambian su área de forrajeo de las colinas más secas a las áreas ribereñas, si las hay cerca, y buscan alimento de noche. Al igual que ocurre cuando los vertebrados folívoros mayores seleccionan su vegetación por el contenido de agua, este comportamiento hace muy difícil interpretar la especialización respecto del hospedero. Lo mismo ocurre con los movimientos de los insectos carnívoros que buscan su presa total o parcialmente con base en su contenido de agua, olvidando el contenido calórico o proteínico. Por ejemplo, ¿son tan comunes las lagartijas y las arañas en "verano" en la zona ribereña porque allí están sus presas únicamente? o, ¿porque en cuanto mayor sea la humedad disminuye el número de presas que necesitan capturar?

Adormecimiento

El adormecimiento completo en varios estadios, como el adormecimiento de subimagos de las latitudes norteñas, no es un fenómeno conspicuo en ninguna

estación en el bosque caducifolio tropical. Hay, sin embargo, notorias excepciones, por ejemplo en las abejas solitarias, escarabajos cincidélidos (Wille & Michener 1962), abejones estercoleros y pupas de mariposas nocturnas. He postulado que las causas de esto son similares a las del hecho de que ningún mamífero pasa la estación seca (u otra crisis) en estado de "hibernación", hasta donde sabemos (Janzen 1973a, y capítulo 9 de este libro). En resumen, las cinco causas que siguen, hacen que el adormecimiento total para pasar la estación seca sea una manera muy poco eficiente para esperar el retorno abundante de alimento larval: (a) el invierno de regiones templadas "desactiva" o aleja a muchos depredadores y parasitoides, en una estación seca tropical, muchos de ellos no dejarán de buscar alimento hasta que se les acabe. Además, una potencial presa activa tiene mayor oportunidad de escapar que el huevo, larva, pupa o adulto en estado de adormecimiento. (b) Como las temperaturas de la estación seca son iguales o mayores (en suelo, madera y otros sustratos sólidos) que los de la época lluviosa, el insecto adormecido debería tener mayor reserva de nutrimentos, o ser más eficiente en disminuir su tasa metabólica, que uno de zona templada (ver Janzen y Wilson 1974). (c) La reserva de agua constituye un problema similar al descrito para el alimento. (d) Durante una severa estación tropical seca, el individuo activo, además de huir de los depredadores, puede buscar afanosamente el agua y tal vez también los alimentos. Esto será particularmente importante para aquellas especies capaces de utilizar pocas cantidades de fuentes impredecibles aunque seguras (v.g., una fruta caída, excremento, un cadáver fresco, un agujero con agua en un árbol). (e) El inicio de la estación lluviosa es casi imposible de predecir con exactitud: un insecto adulto móvil puede localizar hojas tiernas u otras fuentes de alimento y desovar, mientras una pupa adormecida debe captar señales de eclosión, nacer, madurar, aparearse, y luego buscar plantas hospederas. Esta sincronización será muy importante para las especies que se alimentan de plantas escasas, o cuyas hojas se vuelven inutilizables por cambios químicos, o en plantas que sufren gran competencia en cuanto a hojas y semillas que sirvan como alimento para las larvas.

Hay, sin embargo, algunas especies conspicuas que pasan la estación seca guanacasteca como subimagos adormecidos. Aparentemente, todas las mariposas satúrnidas en el Parque Nacional Santa Rosa pasan la época seca como pupas adormecidas en el mantillo o en la tierra (excepto los capullos sedosos colgantes de *Rothschildia*) y las primeras lluvias sirven de clave para eclosionar, luego de lo cual se aparean, no se alimentan, ovipositan en unos pocos días y mueren. La segunda generación salen un par de meses después (julio o agosto) y se repite el ciclo. Sin embargo, la mayoría de las pupas formadas en octubre y noviembre permanecen adormecidas hasta la siguiente estación lluviosa. Algunas, empero, como *Eacles imperialis decoris* en apariencia tienen solo la primera generación y luego permanecen en condición de pupas adormiladas desde agosto hasta mayo o junio. Unos pocos individuos de las especies que tienen dos generaciones

anuales (v.g. *Automeris*, *Rothschildia*, *Dysdaemonia*, *Dirphia*) aparentemente reciben las señales incorrectas y piensan en noviembre que apenas es julio. Emergen pero, probablemente, no producen una tercera generación con éxito. En Santa Rosa, *Hylesia lineata*, una pequeña satúrnida parecida a *Automeris*, representa una interesante excepción a las generalizaciones anteriores. Todas salen de la pupa al final de la estación lluviosa (mediados de noviembre a inicios de diciembre) y se aparean. La hembra hace una bola con sus huevos y la cubre con una gruesa y afelpada funda de "pelos" abdominales y la cuelgan de una rama de la planta hospedera.

Los huevos permanecen en su llamativo saco y eclosionan 6 meses después, con las primeras lluvias. Las larvas necesitan unos dos meses para desarrollarse, empujan y los adultos salen cerca de 3 semanas más tarde (en julio). De nuevo, las hembras elaboran sus bolas arbóreas de huevos (aunque a menudo en los pecíolos de las hojas y también en las ramas delgadas), que eclosionan en 2 ó 3 semanas y producen una nueva generación que sale al final de la estación lluviosa. He logrado algunas veces que las masas ovíferas de la estación seca eclosionen, rociándolas con agua (Janzen, datos inéditos).

Cuando se inician las lluvias, las lámparas se ven "inundadas" por mariposas nocturnas adultas, escarabajos, muchos quizás adultos recién salidos de la pupa al humedecerse el mantillo y la tierra, lo que por mucho tiempo ha sido la explicación clásica del fenómeno. Sin embargo, en muchas de las especies acuáticas, no se trata de salida pupal, sino de grandes concentraciones de adultos que abandonan las pequeñas "pozas" y se dispersan por el campo, alcanzando charcos, pantanos y riachuelos estacionales, donde producen una o varias generaciones. Algunos insectos acuáticos tienen una aparición menor, pero análoga, en la luz. Esto ocurre al final de la época lluviosa y posiblemente se debe a que van de regreso a lugares con agua permanente, al tiempo que se secan las aguas temporales. Finalmente, es posible que muchos de los insectos que llegan a la luz en el inicio de la estación seca (Guanacaste), vengán a migración desde las zonas altas, donde hay bosques más húmedos y verdes (5-30 km al este).

La migración de adultos

En los bosques caducifolios de América Central, aparentemente no hay nada parecido a las grandes migraciones de la mariposa monarca que se ven en América del Norte. En Guanacaste, la población de *Danaus plexippus* es de baja densidad y permanece todo el año en la provincia, aunque durante la parte más extrema de la estación, puede estar representada únicamente por adultos e inmaduros en los bosques más marcadamente perennifolios (600 a 1.400 m de altitud, Parque Nacional Rincón de la Vieja). Sin embargo, existe la posibilidad de una migración estacional de mariposas, desde los bosques caducifolios bajos hacia las zonas altas (de 5 a 30 km de distancia). El regreso puede tener lugar al inicio de la estación seca.

Por ejemplo, en las zonas bajas de Santa Rosa, *Psychotria microdon*, que forma matorrales perennifolios en el sotobosque caducifolio, sufre fuertes infestaciones larvales al iniciarse las lluvias. Esto resulta del desove de muchas *Xylophanes turbata* (Sphingidae) en las hojas tiernas. En 1978 y 1979, estas mariposas que parecen surgir de la nada, defoliaron varias hectáreas de *P. microdon* en diversos lugares. Las orugas empuparon en el suelo y en el mantillo y los adultos nacieron un par de semanas después. Durante unos pocos días llegaron muchas a la luz y luego desaparecieron de ese hábitat. No hubo una segunda generación en la planta mencionada. De vez en cuando, en Monteverde, se captura con luz algún adulto de esta palomilla, a 1.400 m de altitud. Allí, W. Haber ha criado algunas. Existe la posibilidad de que los adultos pasen los 10 meses que hay entre cada generación en Santa Rosa, ya sea como pupas adormecidas o como unos pocos adultos longevos que visitan las flores del bosque caducifolio. Me parece, sin embargo, más probable que pasen ese tiempo activos en los bosques perennifolios de altura: allí deben ser menores el gasto metabólico y la depredación y tal vez incluso se pueden reproducir. La misma historia se puede aplicar a *Aellopos titan*, una pequeña esfíngida diurna cuyas larvas se alimentan de varias especies de *Randia* en la bajura guanacasteca. Haber (com. pers.) sospecha más bien que algunas de las mariposas diurnas y las esfíngidas que cruzan por Monteverde van desde el Pacífico a las tierras bajas del Atlántico en una auténtica migración estacional. Hay una mariposita, *Eunica monima*, que en estado de oruga consume hojas de *Bursera simaruba* en Santa Rosa y tiene una sola generación en junio y julio muy arriba, en las montañas a 1000 m de altitud al este en el Volcán Rincón de la Vieja, donde no hay *Bursera Simaruba* (P. J. DeVries, com. pers.). ¿Regresan estas mariposas a ovipositar en la bajura en la siguiente estación lluviosa? ¿Se trata de dispersión en masa de una gran población que desborda la zona baja, como ocurre con la colipato verde *Urania fulgens* (Smith 1972)? Lomismo se puede preguntar de las mariposas del género *Eurytides*, folívora de Annonaceae en Santa Rosa.

Aunque no hay estudios al respecto, parece razonable creer que las migraciones nacionales de larga distancia ocurren también en otros grupos de insectos, además de los lepidópteros grandes, como he postulado aquí. Otros voladores fuertes, como las abejas, son candidatos probables.

Por otra parte, a fines de la estación lluviosa, aparecen en Santa Rosa muchas mariposas consideradas como habitantes normales del bosque perennifolio del este de la región. Por ejemplo, durante todo el año se ve, ocasionalmente, mariposas "morfo" (*Morpho peleides*) que vuelan sobre el lecho de un río o que llegan a las trampas, pero estas mariposas son muy comunes en noviembre (lechos de ríos y otros hábitats húmedos). No existe una generación de orugas de la especie de diciembre a mayo, así que si estos adultos se reproducen lo hacen en otro lado. Tanto esta observación, como la captura de vez en cuando de un esfíngido de bosque alto en las trampas de

Santa Rosa, hace pensar en un aspecto omnipresente de la población de insectos de un lugar altamente estacional como Guanacaste (o, como dice L. Gilbert, la región norte de México, sur de Texas). Una población de insectos puede ser residente verdadero, o sea, permanente (v.g., varias hormigas *Pseudomyrmex* de las acacias); puede reproducirse en algunos años y extinguirse en otros, habiendo recolonización desde el bosque perennifolio de zona alta (v.g., gorgojos *Rhinochenus* en frutos de *Hymenaea courbaril* luego de un año sin cosecha); puede reinvidir cada año desde el bosque vecino para extinguirse en la estación seca, independientemente de que se haya reproducido (tal vez, por ejemplo, la mariposa itómida transparente *Itabalia* que se ve en ocasiones en Santa Rosa), o puede estar ausente y representada solamente por un inmigrante accidental que caiga en la muestra antes de morir de muerte de manera natural.

Reproducción continua a baja densidad

Debido a cierta plasticidad en su dieta, hay poblaciones reproductivas en algunas especies de insectos durante la estación seca. Varias especies de *Dysdercus* (chinchas de la familia Pyrrhocoridae) aparentemente cambian su alimento de flores y frutos jóvenes de hierbas y matorrales de malváceas que se reproducen en la estación seca (v.g. *Malvaviscus arboreus*, *Sida* spp., *Wissadula* spp.) a alimentarse de semillas de varios árboles bombacáceos y esterculiáceos (*Bombacopsis*, *Sterculia*, *Ceiba*, *Pseudobombax*) en la estación seca (v.g., Janzen 1972). Aunque varias especies de chinchas participan, y éstas notoriamente se alimentan de especies en las que no se reproducen, parece justificado afirmar que se logran reproducir casi todo el año mediante el consumo de gran variedad de especies vegetales. En el Parque Nacional Santa Rosa, las larvas grandes y brillantemente coloreadas de rojo, amarillo y negro de la mariposa esfíngida *Pseudosphinx tetrio* se alimentan de hojas de *Plumeria rubra* en la estación lluviosa. Algunas aparecen consumiendo incluso las hojas más viejas que quedan en los árboles a fines de diciembre. Luego, mientras que algunos individuos pasan la estación lluviosa como pupas adormecidas, o salen del área, hay algunas larvas que se alimentan y se desarrollan en las grandes flores amarillentas que diariamente produce *P. rubra* durante gran parte de la estación seca. Una colonia de zompopas es supuestamente una masa enorme folívora que se alimentan todo el año en el bosque caducifolio de Guanacaste, consume especies muy diferentes de follaje en la estación seca (G. Stevens y S. Hubbell, com. pers.). Tal vez, la colonia no pueda mantener su peso ni reproducirse con lo que consume en ese tiempo, pero ciertamente no está adormecida. Las colonias grandes de hormigas como *Eciton* y *Labidus* consumen diferentes tipos de presas durante ambas estaciones, tanto por las diferencias en lo que está disponible y los lugares donde cazan. Debo hacer notar, sin embargo, que tanto las zompopas como las arrieras solo se reproducen una vez al año, de modo que su búsqueda de alimento en época seca

es diferente de la que realizan las especies que se reproducen todo el año.

Hasta donde sé, la especie que se reproduce en forma más continua en Guanacaste, son las hormigas de los cornizuelos, que aquí aparentemente se comportan como ya describí para las poblaciones de *Pseudomyrmex ferruginea* de *Acacia cornigera* en zonas bajas de Veracruz, México (Janzen 1966, 1967c), que es un hábitat muy similar a Guanacaste. Hay pupas de machos y hembras aladas todos los meses, en colonias grandes de las 3 especies de *Pseudomyrmex* que defienden ferozmente los cornizuelos. Poco después de eclosionar abandonan el nido, y se forma un grupo de apareamiento en la cima de un árbol o colina, cualquier día poco antes del amanecer. Las reinas recién apareadas buscan entonces una *Acacia* joven que esté desocupada. No es raro observar esto porque en ese ambiente altamente estacional no falta una plántula o un renuevo desocupados. La mayoría de las semillas germina en el inicio de la época lluviosa (las semillas de *Acacia collinsii* y *A. cornigera* ya han sido dispersadas en el momento de las primeras lluvias), pero algunas plántulas permanecen desocupadas todo el año. Como las plantitas desocupadas producen ocasionalmente sustancias alimenticias, y como incluso los nectarios más afectados por el viento y el sol producen néctar, una hembra fundadora puede establecer su colonia en cualquier época del año. Las plantas pequeñas y adultas de *Acacia* no botan el follaje ni en la estación seca más severa. Las mayores pueden disminuir la producción de follaje nuevo durante la estación seca, pero los nectarios de las hojas viejas siguen funcionando, y algunos árboles grandes producen muchas hojas que pueden considerarse como apoyos peciolares y de raquis para los cuerpos de Belt. Es claro que su función es alimentar a las colonias de hormigas en la estación seca. De manera similar, la hormiga de cornizuelo *Pseudomyrmex nigropilosa*, que parasita el sistema, (Janzen 1975), se reproduce todo el año porque en cualquier período quedan árboles desocupados. Esto ocurre especialmente durante la estación lluviosa, cuando grandes colonias de hormigas hospederas obligatorias ocupan los cornizuelos. En Guanacaste, las hormigas *Ateca* de los árboles de *Cecropia* no producen formas aladas en la estación seca, ni siquiera en áreas ribereñas. Incluso los árboles de *Cecropia* adultos mantienen cierta cantidad de hojas pequeñas con sus *trichiliae* (fuente de los cuerpos alimenticios de Muller; ver Rickson 1971, 1973, 1976a,b; Marshall y Rickson 1973; Rickson y Denison 1975) hasta cuando el árbol parece defoliado.

Sospecho que los actuales patrones de modificación de la vegetación en Guanacaste han hecho poco claro los ciclos (que de otro modo serían conspicuos) en la reproducción estacional de varios insectos. Gran parte de la vegetación de Guanacaste es hoy día borde de bosque y de crecimiento secundario. Una característica del bosque caducifolio leñoso es que plántulas, retoños y mamones mantienen sus hojas y siguen produciéndolas hasta más avanzada la estación seca en mayor grado que los adultos. Por ejemplo, en *Genipa americana*, que permanece sin hojas desde enero hasta inicios de mayo, hay retoños en un

tronco cortado cercano tienen hojas en toda la estación seca. En el caso de especies como *Phelypera distigma*, que crecen sobre *Guazuma ulmifolia*, que es normal que tengan una única generación (en el follaje nuevo del hospedero), las hojas nuevas producidas más avanzada la estación por retoños de tocones y mamones de las orillas de los caminos, pueden mantener generaciones posteriores y anormales si el insecto responde a su presencia, como parece no ser el caso de *P. distigma* (Janzen 1979a).

Insectos que se reproducen en la estación seca

Para algunos insectos, la estación seca guanacasteca es la época de abundancia; por ejemplo para muchas abejas solitarias y sociales, orugas pirálidas barrenadoras de semillas y frutas, larvas de gorgojos y brúquidos, algunos escarabajos cicindélidos, mirmeleones. Para estos animales, parte de la estación seca y toda la lluviosa son el período malo, en el sentido de que no hay sustratos larvales y de oviposición, y que el adormecimiento puede ser muy difícil, como ya vimos.

Las colonias de abejas domésticas (*Apis mellifera*) de La Colmena (Hacienda Palo Verde, actual refugio Rafael L. Rodríguez C.), ilustraban muy bien el ciclo de abundancia y escasez de las abejas sociales guanacastecas. Había que darles azúcar (unos 2 kg mensuales por colmena) desde mayo hasta octubre, para que sobrevivieran, pero de diciembre a abril producían tanta miel que se hacía dos extracciones copiosas. Esta podría ser la causa de que las abejas domésticas no se volvieran nunca silvestres en Guanacaste, a pesar de que hay allí varios colmenares. También podrían tener que ver las hormigas y las abejas melipónidas, que son competidoras en la obtención de cavidades donde formar la colmena. Muchas especies e individuos del grupo de las leñosas florecen durante la estación seca (Fournier y Salas 1966, Janzen 1967b, Frankie, Baker, y Opler 1974; Heithaus 1979a; Opler, Frankie, y Baker 1976), lo cual implica abundancia de polen y néctar para las abejas solitarias y sociales. Por ejemplo, las abejas *Xylocopa* spp. salen de mayo a julio pero permanecen en los túneles en condición de adultos semi inactivos toda la estación lluviosa (machos y hembras juntos). Aunque, de vez en cuando, buscan alimento, pasan la mayor parte del tiempo en el nido. En el inicio de la estación lluviosa las hierbas son las primeras en florecer (v.g., *Crotalaria*, *Solanum*, *Centrosema*, *Ipomoea*, *Cassia*, *Canavalia*), y son entonces visitadas por estas abejas para construir sus nidos nuevos y muchos machos comienzan a volar, aparentemente en busca de compañera. Ya para la segunda mitad de la estación seca, la mayoría de los adultos han muerto. Sin embargo, la población continúa en la forma de larvas y pupas que nacerán con las lluvias del año siguiente.

En Guanacaste, hay cientos de especies de abejas solitarias que se vuelven comunes en el inicio de la estación seca (v.g., Heithaus 1974, 1979a,b) al salir de las celdas subterráneas donde han permanecido como prepupas desde el final de la estación seca anterior, recogen polen y

néctar, construyen y aprovisionan las celdas y mueren. Probablemente sólo haya una generación en cada estación seca y sospecho que pasan esta estación como prepupas en lugar de como pupas, ya que las primeras tienen mucho menos áreas superficiales y por ende deberían ser más resistentes a la desecación. Estas abejas solitarias llegan a las flores en compañía de 5 a 9 especies de abejas sociales (*Trigona* y *Melipona*) (Heithaus 1974, 1979a,b; Johnson y Hubbell 1975; Hubbell y Johnson 1977). Supuestamente estas colonias de abejas también sufren grandes fluctuaciones en su alimentación (como las abejas domésticas), pero pueden sobrevivir porque son más pequeñas y hay más individuos en relación con el peso de la colonia, porque la variedad de sus alimentos es mayor (carroña, fruta podrida, polen de zacates, y herbáceas pequeñas, flores de cualquier tamaño, nectarios extraflorales etc.), y porque tienen menos biomasa por colonia. Es notable que, del bosque caducifolio al lluvioso, el número de especies de abejas sociales sube ligeramente, pero el número de especies de abejas solitarias baja dramáticamente (Wille y Michener 1973).

Debo insistir, sin embargo, en que hay muchas plantas que florecen durante la estación lluviosa, particularmente las hierbas, y que son visitadas por abejas que están activas y que anidan durante la estación seca (especialmente abejas y avispas sociales, *Megachilidae* y *Halictidae*); por ejemplo *Ptiloglossa*, una abeja colétida grande activa en la madrugada o incluso antes (v.g., Janzen 1968b), construye y aprovisiona sus celdas todo el año. En el desarrollo, de huevo a adulto, hay 6 u 8 semanas, si puedo generalizar a partir de los especímenes que crié en Veracruz, con clima similar. Esta especie tiene en Guanacaste celdas de todos los estadios y edades todo el año. Sin embargo, es notable que muchas de las especies que concentran toda su producción de flores en un período corto y atraen muchas abejas por planta (v.g., *Pterocarpus*, *Andira*, *Lonchocarpus*, *Tabebuia*) florecen a fines de la estación seca o en la primera mitad de la lluviosa.

La mayoría de las hierbas y plantas leñosas tienen semillas maduras en algún momento de la estación lluviosa o primera mitad de la seca. Al igual que ocurre con las loras y roedores que se alimentan de semillas, esta es la época de la nueva generación de gorgojos y brúquidos que tienen la misma dieta. En general, estos insectos ovipositan en la fruta madura que aún no tiene las semillas totalmente desarrolladas y son por lo tanto suaves y muy nutritivas. Los abejones adultos tienden a salir de las semillas y las frutas en la época en que la cosecha está a punto de caer. Como la mayoría son muy específicas (Janzen 1970a) y la mayoría de las plantas tienen cosechas relativamente sincronizadas entre y dentro de individuos, estos abejones generalmente tienen una sola generación por año. Los adultos salen poco después de que las larvas han terminado su desarrollo y buscan lugares húmedos para pasar el resto de la estación seca. Al venir las lluvias se dispersan y se alimentan de polen y néctar.

Una excepción tiene valor pedagógico. Los abejones *Cteogonos* cuyas larvas se desarrollan en las

frutas y semillas de *Andira inermis* salen de las frutas tempraneras de la estación lluviosa en mayo y junio y se entierran a 20 a 40 cm de profundidad para formar la celda pupal (cf. Janzen *et al.* 1976). Allí permanecen como prepupas la siguiente estación lluviosa y seca, luego empupan y salen poco después de que el suelo es humedecido en la siguiente estación lluviosa (esta fase del ciclo puede darse hasta en un balde de tierra). Este ciclo haría que los adultos salieran al tiempo de la cosecha siguiente pero los árboles de esta especie florecen año de por medio. Estos abejones tienen entonces que viajar en busca de otro árbol que esté en cosecha o permanecer un año inactivos. Mis datos indican que ambas situaciones ocurren.

Las numerosas especies de orugas pirálidas (*Phycitinae*), minadoras de frutas y semillas del bosque, tienen una fenología similar a la de los brúquidos y abejones semilleros. Sin embargo, parece que algunas de estas larvas atacan a más especies de plantas que el abejón típico y por lo tanto tienen más generaciones. Por ejemplo, en Santa Rosa, las mismas orugas minan las frutas y semillas de *Ateleia herbert-smithii* en el mes de diciembre en algunos años, y en el mismo hábitat atacan las frutas de *Bauhinia unguolata* de enero a marzo y a veces hasta abril. Un gran misterio es cómo sobreviven estas delicadas palomillas hasta el siguiente diciembre. Algunos cicindélidos, depredadores de los hábitats arenosos abiertos que quedan descubiertos al disminuir el caudal de los ríos, permanecen adormecidos ya adultos en cuevas durante toda la estación lluviosa y salen a alimentarse y reproducirse en la seca (Wille y Michener 1962). No tienen este tipo de estacionalidad sus parientes que buscan el alimento en el follaje y en los senderos sombreados y que son comunes en los bosques pluviales de Costa Rica, y en las playas guanacastecas. Los mirmeleóntidos también parecen estar activos en la estación seca pero por causa de las condiciones físicas, y no por la abundancia de alimento (Simberloff *et al.* 1978). Hay mucho más tráfico de insectos por un cuadro de 10 cm² de suelo desnudo en la estación lluviosa que en la seca, pero en la estación lluviosa los mirmeleóntidos solo pueden hacer sus trampas en el suelo seco bajo troncos o salientes. En época seca, las colocan por todas partes. Parece haber un incremento de mirmeleóntidos adultos hacia el fin de las lluvias. No conocemos su biología reproductiva, ya sea por que estén adormecidos durante la estación seca previa, o que provienen de una reproducción ocurrida en las partes secas. De nuevo, al igual que con los cicindélidos, sabemos que otros neurópteros emparentados con éstos pero que no construyen trampas de foso (v.g., *Asclaphidae*) se reproducen en la época lluviosa.

La manera como todos estos insectos pasan las lluvias ilustra los peligros de esa época. Los que anidan bajo tierra lo hacen como adultos activos. Una abeja que perfora madera tiene oportunidad de escapar de hormigas, termitas y pájaros carpinteros solo si no está adormecida. Si un brúquido o abejón intentara pasar ambas estaciones en la semilla o fruta en que se desarrolló, tendría gran

probabilidad de escapar de vertebrados frugívoros y seminívoros, y de hongos y otros descomponedores. Quienes anidan en el suelo están mejor protegidos al ocultarse y tener cierta protección mecánica. Es muy interesante que las paredes de las celdas de las abejas estén impregnadas de ciertos compuestos fungistáticos (S. Batra, com. pers.) y que la abeja *Ptiloglossa*, que anida en época lluviosa, recubre las celdas con una gruesa película de cera. Tanto euglosinas como *Bombus* colocan sus aprovisionamientos y larvas en celdas resinosas o cerosas que posiblemente sean resistentes a la entrada de hongos o raíces durante la estación lluviosa. Igualmente resistente debe ser la cutícula de las pupas de mariposas nocturnas. Sospecho que los escarabajos y cicindélidos en particular, que pasan las lluvias bajo tierra, están protegidos por una barrera similar.

Un hábitat estacional menos conspicuo

La actividad de los insectos de los bosques pluviales costarricenses parece depender mucho del sol: cuántas horas de sol por día, en la mañana o en la tarde, cuántos días seguidos, etc. Mi impresión general es que la actividad diurna de los insectos, midiendo la cantidad de adultos presentes en la vegetación, alcanza su valor mínimo anual de setiembre a noviembre, cuando las lluvias son máximas. En esa época, puede haber hasta dos semanas seguidas nubladas y de lluvias diarias durante varias horas. El máximo corresponde a febrero a marzo, cuando hay muchas horas e incluso días de tiempo soleado; el sol penetra bastante en el bosque, tanto en la forma de luz difusa como en haces definidos, la hojarasca se seca un poco, y parecen darse los valores máximos de altura e incremento general de la vegetación propia del crecimiento secundario. En las muestras con red de barrido en el sotobosque y orillas del bosque cercado de Rincón, (parte alta de la Península de Osa) durante la estación seca, la mayor riqueza de especies y abundancia correspondió a los insectos del follaje (Janzen 1973a).

Philip De Vries ofrece la siguiente descripción de las mariposas diurnas de finca La Selva de julio a diciembre. Cuando hay varios días seguidos de sol, la densidad de las mariposas aumenta, incluso hasta aproximarse a la de la primera mitad de la estación lluviosa en un lugar como Santa Rosa. Luego hay un par de días lluviosos y la densidad baja casi hasta cero, excepto para unas pocas satíridas del suelo del bosque. Luego, cuando llegan los siguientes días soleados, la densidad comienza a aumentar lentamente como si de alguna manera el conjunto anterior de adultos hubiera sido eliminado por el clima lluvioso. Aunque es posible que la misma lluvia mate a los adultos, también es posible que algunos mueran de hambre o sean capturados por depredadores que hubieran sido incapaces de capturarlas si hubieran estado más calientes y por lo tanto más alertas y activos.

Con respecto a las palomillas nocturnas, hay un máximo de llegada a la luz en el inicio de las lluvias (abril o mayo, como en Guanacaste), pero es menos dramático, y las que llegan a la luz no desaparecen por completo

durante la estación seca como lo hacen en Guanacaste. En Santa Rosa no se consiguen satúrnidos en la luz, desde enero hasta abril, mientras que en La Selva llegan hasta 10 especies a la luz en la misma estación (aun así hay 30 especies de satúrnidos en Santa Rosa y 33 en La Selva). Si es cierto que la mayor parte del daño que sufre el follaje del bosque pluvial de Corcovado, se debe a las orugas de mariposas nocturnas (como parece ser el caso en otros bosques costarricenses), entonces hay un marcado máximo en la densidad de orugas de estas especies a fines de marzo y en abril, durante el primer mes de lluvias. El nuevo follaje sufre de manera dramática la mayoría del daño durante este breve período.

Sin embargo, en ciertas especies de plantas e insectos, la defoliación no necesariamente coincide con la obvia periodicidad estacional guanacasteca. En Corcovado, los rodales de *Mora megistosperma* cambian sus hojas a inicios de noviembre (mediados de la época lluviosa), y es entonces que tiene lugar toda la defoliación que ocurre en el año, debida a orugas de las familias Pyralidae y Noctuidae. La mayoría del daño a las plántulas de *Mora* en el bosque pluvioso de Llorona, Corcovado, ocurre de octubre a enero.

Los ciclos de defoliación de *Pterocarpus* del sotobosque pantanoso (Janzen 1978b) y del lirio *Crinum erubescens* orugas de la palomilla noctuida (*Xanthopastis timais*) tiene varios máximos al año y no muestran sincronización con la estación; incluso diferentes partes del pantano de Llorona pueden encontrarse en diferentes etapas del ciclo aunque estén separadas entre sí por sólo 10 m.

No hay duda de que la estacionalidad en la actividad de los insectos en los bosques pluviosos bajos de Costa Rica es poco definida en comparación con la de los bosques caducifolios de Guanacaste, pero sería un gran error suponer que los ciclos poblacionales del bosque pluvial sean independientes del clima y estén constituidas por muchas generaciones traslapadas. En Corcovado, hay una época en que *Urania fulgens* aparece en sus migraciones diurnas (julio-agosto).

Hay un tiempo en que las purrujas (*Culicoides*; Ceratopogonidae) constituyen un tormento en las playas (época lluviosa). Las avispas bembicidas y esfécidas se ocupan de cavar agujeros para guardar sus presas durante el tiempo soleado de marzo y solo se les ve en las orillas de playa en la estación lluviosa. De manera similar, marzo es la época en que por las noches el bosque parece estar lleno de saltamontes fetigónidos que recién han mudado. Se espera una fuerte periodicidad en los ciclos de los insectos en el bosque pluvial aunque no sea más que porque hay una fuerte periodicidad en los ciclos de las plantas. Cada planta tiene su época característica para florecer, fructificar, desarrollar follaje, y envejecer (v.g., Frankie, Baker y Opler 1974). Ciertamente hay individuos desfasados, aunque no tanto como en los bosques caducifolios. Si usted quiere recolectar la oruga de la pirálida color verde claro *Noorda esmeralda* (Pyraustinae) que mina las semillas de *Aspidosperma megalocarpum* o el gorgojo que mina sus vainas, deberá llegar a la península de Osa al inicio de

agosto cuando hay vainas y semillas en este árbol. Pero, como ya quedó implícito, a solo unos pocos cientos de metros de distancia se pueden hallar las larvas de *Xanthopastis tinais* en los lirios que les sirven de alimento en cualquier época del año.

El ambiente físico, en sí, también genera periodicidad en los insectos del bosque pluvial costarricense. El clima se vuelve tan caliente y seco hacia el fin de la estación seca (marzo) en La Selva y Corcovado que los incendios se inician con gran facilidad y así se mantienen en la vegetación del crecimiento secundario, y se puede hacer una buena quema de la vegetación caída en la agricultura de roza y quema. Como lo mostró Stout (1978, 1979) en los arroyos de finca La Selva, los insectos son desplazados aguas arriba por los afluentes de los ríos grandes y hacia abajo por la fuerte escorrentía del suelo forestal durante la estación lluviosa. En el Parque Nacional Corcovado, los vientos de la estación lluviosa, que a veces alcanzan la fuerza de un tornado, causan numerosas y enormes caídas de árboles entre mayo y agosto; sospecho que esta es una época de máxima oviposición para los insectos taladradores de madera (Scolytidae, Cerambycidae, Buprestidae). Al iniciarse las lluvias, al final de la estación seca, hay un aumento en la caída de árboles y ramas grandes debido al aumento de peso del agua después de haberse estado debilitando gradualmente en los últimos 1 ó 3 meses; de nuevo, hay un incremento en el alimento disponible para estos insectos. En la estación lluviosa, hay pequeños charcos en todo el suelo del bosque, en frutas y hojas caídas, en flores y brácteas foliares (v.g., Fish 1977; Seifert y Seifert 1979) y en oquedades de los árboles, que contienen muchos insectos acuáticos. Muchos de estos pozos estacionales se secan en la estación seca. Incluso hay una ninfa de libélula en la Península de Osa de la que se dice que camina de un charco a otro cuando el suyo se seca. También si hay flores con néctar y polen en la estación lluviosa, la lluvia puede lavar el néctar y matar el polen (Jones 1967), que no consumen los insectos voladores. Esta disminución estacional de los polinizadores puede no solo afectar su propia densidad futura, sino también disminuir la disponibilidad de semillas para los consumidores de éstas e incrementar la cantidad de materia vegetal para las orugas más adelante en el ciclo anual.

Otros hábitats de Costa Rica

Aunque sabemos muy poco sobre la estacionalidad de los insectos en otros hábitats del país, con seguridad son por lo menos tan estacionales como los del bosque pluvial bajo, W. A. Haber informa que llegan muchas palomillas a la luz en Monteverde, a principios de la estación seca en abril y mayo, aunque su llegada se reduce grandemente por ser las noches muy ventosas en esta época. Al coleccionar orugas de Esgingidae de hospederos conocidos, Haber también encontró aquí descenso muy marcado en noviembre y diciembre (fines de la estación lluviosa) y un pico alto entre mayo y agosto, al igual que en

Guanacaste (excepto que en Guanacaste la disminución de noviembre se mantiene casi en 0 hasta el reinicio de las lluvias en mayo).

Hacia las partes altas, incluso a 3,000 m el Cerro de La Muerte, hay una estación seca bien definida de por lo menos 3 meses, tan extrema que puede haber incendios en las zonas viejas de crecimiento secundario (Janzen 1973c). Aquí, en la estación seca, en los muestreos con red de barrido se obtuvo una gran variedad de escarabajos, moscas, y otros insectos que siempre están ausentes en la estación lluviosa (Janzen 1973a). En el Cerro, durante la época lluviosa, la vegetación suele estar húmeda aunque haya cielo claro, porque la insolación directa, raramente dura más de unas pocas horas. Por otra parte, la estacionalidad en el Cerro no es suficiente para producir verano e invierno propiamente dichos. Aunque allí hace más calor de día y más frío de noche en la época seca (Janzen 1977a), el lento calentamiento de los sustratos empapados y la temperatura promedio, generalmente baja, hacen que vivir ahí sea como habitar en un refrigerador, si el animal está restringido a sustratos sólidos. Esto se refleja en la inexistencia de insectos que dependen del sustrato tibio, como hormigas, termitas, escarabajos taladradores, y estercoleros. El resultado es que la descomposición de madera, hojarasca, y estiércol es muy lenta (Janzen 1973c).

La región de San Vito, ejemplarizada por la Finca Las Cruces (1500 m), tiene ciclos bien definidos de sequía y humedad. Como en la Península de Osa, las muestras en área de crecimiento secundario indican que hay densidades mucho mayores de insectos en la estación seca en que hay una fuerte insolación (el resto del tiempo es muy nublado, Janzen 1973a). Similarmente, en Las Cruces, la época de lluvias corresponde a la mayor actividad de mariposas, y Palmer (1977) encontró que las larvas de ciertos escarabajos crecen entonces con más rapidez (lo que implica que hay más presas en la superficie del suelo).

Costa Rica es un mosaico de efectos estacionales. Uno de los casos más claros es el área cercana a Palmar Sur y Palmar Norte. En la planicie costera adyacente al Río Térraba, donde éste fluye de Palmar hacia el mar, el bosque era pluvial perennifolio antes de ser convertida esta región en una fábrica de bananos para los consumidores estadounidenses. En cambio, a mayor elevación, en las pendientes orientadas hacia el norte, la margen sur a lo largo del Río Térraba era de bosque semi caducifolio (relictos) en donde la mayoría de las especies caducifolias se encontraban en las elevaciones superiores y la mayoría de las perennifolias en las partes bajas de los valles con afluentes del Térraba. En la margen norte del río, las elevaciones (orientadas al sur) tenían bosques realmente caducifolios con muchos árboles típicos de Guanacaste. Los tres hábitats se ven desde la misma parte del valle.

Yuxtapuesto a la estacionalidad causada por cantidad y patrón de lluvias e insolación, hay una tercera alternativa que debe tener una enorme influencia, directa e indirecta sobre los insectos, aunque casi no se le ha estudia-

do. Los vientos alisios, continuos y fuertes (5 a 15 millas por hora y ráfagas de hasta 50 a 60 mph) soplan sobre Guanacaste, la parte norte de la Provincia de Puntarenas y el Valle Central desde noviembre hasta finales de abril. Las tierras con exposición hacia el este pueden ser totalmente caducifolias mientras que las correspondientes con exposición hacia el oeste permanecen con alguna vegetación. Cuando aún estaban cubiertas de bosques las colinas en el centro de la Finca Taboga (Estación Experimental MAG, Enrique Jiménez Nuñez) al sur de Cañas son un buen ejemplo. Es muy patente el efecto secador del viento cuando uno se da cuenta que gran parte de los bosques pluviales costaneros de Nigeria están libres de vientos, y tienen un dosel perennifolio de 35 a 50 m de altura y el mismo patrón de lluvias y la misma precipitación que los bosques caducifolios de Guanacaste con su dosel de 10 a 30 m. Estos vientos deben incidir directamente sobre los insectos. Como señala W. A. Haber las mariposas que vuelan hacia el este desde Guanacaste hacia los hábitats de montano deben volar muy bajo en los valles y protegerse de los vientos del noroeste en su viaje hacia las colinas superiores.

¿QUE CLASE DE POLINIZADORES SON LOS INSECTOS DE COSTA RICA?

Deben ser buenos si se toma en cuenta las distancias y las velocidades en las que operan. El estudio del aporte y recepción de polen según observaciones sobre los insectos en las flores para averiguar cuál sería el polinizador de esta o aquella flor, ha atraído a muchos visitantes hacia los trópicos, y Costa Rica no es una excepción (testigo de lo cual son los múltiples estudios sobre polinización en los archivos de la OET). Aun, a pesar de todos estos estudios, el folclor y los hechos acumulados hasta hace unos pocos años son sorprendentemente estériles sobre la conceptualización y los hechos de la situación real en la biología de la polinización en los trópicos (y de otros lugares). ¿A qué distancia y con cuáles padres cambia información genética (polen) una planta? ¿Cuáles combinaciones de polen y producción de semillas generan la mayor adaptabilidad de una planta? ¿Qué combinación de semillas engendradas y cuáles cosechas de semillas rinden la mayor adaptabilidad (y lo contrario para las semillas de un árbol)? ¿Por qué es que potencialmente una planta desecha la mitad del programa genético de su descendencia? Es muy fácil observar las flores lindas; hay muy pocos estudios buenos como los de Franklin, Opler y Bawa (1976); Stiles (1975, 1977, 1979); Bawa (1974); Linhart (1973); Schlising (1970); Janzen (1971c, 1977a); Opler, Baker, and Frankie (1975).

La gran mayoría de especies de plantas superiores de Costa Rica, excluyendo los zacates y setos (ver Soderstrom y Calderón 1971; Karr 1976; Pohl, Tiffany, y Karr 1979 para ejemplos sobre pastos) es polinizada por insectos. Las aves y los murciélagos son polinizadores conspicuos y espectaculares de una cantidad relativamente pequeña de especies (v.g., Baker 1970; Howell 1979;

Stiles 1975, 1977, 1979; Heithaus, Opler y Baker 1974; Colwell 1973; Colwell *et al.* 1974; Feinsinger 1976; Feinsinger y Colwell 1978). Se supone que en la vegetación (excluyendo los zacates) existe la polinización por el viento, por ejemplo en: *Chlorophora tinctoria*, *Cecropia* spp., *Brosimum* spp., y *Trophis racemosa* en la familia Moraceae; en *Quercus* spp. en la familia Fagaceae, y *Alnus* en la familia Betulaceae. Las plantas moráceas son un enigma, ya que aparentemente todas están en esta categoría en todo el mundo, excepto *Ficus* (cf. Janzen 1979b). Los robles y las betuláceas se encuentran en rodales puros o en rodales con una riqueza de especies suficientemente pobre que los árboles adyacentes son a menudo coespecíficos. Sospecho que la polinización por el viento probablemente es la manera más económica cuando los coespecíficos se encuentran muy juntos (*Brosimum* y *Cecropia*, a menudo crecen en esta forma) pero rápidamente esto se vuelve muy ineficiente aun cuando hay muy poca distancia entre las especies coespecíficas.

Me gustaría hacer comentarios sobre la polinización por insectos en Costa Rica para contestar cada una de las anteriores preguntas, pero no existen estudios sobre esto, y los datos misceláneos disponibles no son suficientes. Por lo tanto, haré una breve descripción sobre cada uno de los problemas de polinización por insectos sobre la que se ha dedicado mucho tiempo.

Autocompatibilidad y estudio del entrecruzamiento

Hace años se creía que dadas las poblaciones de plantas tropicales por tener sus individuos a menudo separados por decenas o centenares de metros, eran autopolinizadas (v.g., Ashton 1969). Sin embargo, estudios posteriores de insectos que llegaban a las flores tropicales, incluyendo los del mismo Ashton, han hecho creer que es muy probable que en estas distancias el aporte y recepción de polen, por animales, fuera suficiente para permitir que la selección natural produjera y mantuviera autoincompatibilidad o entrecruzamientos significativos, incluso en las especies autocompatibles Bawa (1974) demostró también que el 76% de 130 especies de árboles y de matorrales grandes de Guanacaste son de hecho autoincompatibles y ha encontrado que lo mismo ocurre en el bosque pluvial de La Selva. Es obvio que las plantas pueden separarse tanto en tiempo y espacio que incluso animales altamente especializados no pueden evitar producir un sistema limitado de polinización. Tales distancias deberían variar interespecíficamente según el modo de vida de la planta, hábitat, polinizadores, estación, nivel de auto-compatibilidad, valor del entrecruzamiento, y otros parámetros de polinización. Aparentemente, las distancias mayores corresponden a las especies que son polinizadas por animales grandes e inteligentes (aves, murciélagos, esfingidos, y abejas grandes de los grupos Xylocopini, Euglossini, Colletidae) o muy pequeños como las avispas de los higos que son atraídas a lo que mejor podría definirse como una feromona interespecífica vegetal (ver abajo).

Teniendo en cuenta la historia natural de nuestros árboles y sus polinizadores, parece haber por lo menos dos

conjuntos importantes y que no se excluyen mutuamente de fuerzas selectivas que deberían producir un entrecruzamiento obligatorio (o por lo menos frecuente).

1. Selección que lleve a la diferenciación de sexos en cada individuo (monoecia y dioecia morfológicas o funcionales). Esta selección debería estar muy íntimamente asociada con la historia natural cuando una planta funciona mejor con el comportamiento anual y más económico de donar mucho polen o con el comportamiento anualmente más costoso pero, intermitente de producir de vez en cuando una cosecha lo suficientemente grande para atraer a los dispersadores de semillas, saciar a los depredadores, usar de manera eficaz las estructuras de apoyo y así por el estilo. Una tendencia hacia la diferenciación de un solo sexo por planta (dioecia) debería favorecer aumentando la confiabilidad de (a) presencia del polinizador, (b) claves para la floración estacional, (c) condiciones adecuadas para el desarrollo de flor y fruto, y (d) las mejores condiciones para el uso de recursos por parte de plantas adultas, e incrementando la dificultad individual al producir una cosecha de frutos con semillas lo suficientemente grandes. Los insectos, especialmente aquellos, mediano o altamente motivados, para ir de planta en planta buscando alimento, deben ser un componente particularmente importante en tal sistema. Por ejemplo, si algunos individuos de *Lecythis costaricensis* del bosque pluvial de La Selva van a actuar como machos mientras que solo los más grandes funcionan como hembras fructíferas, la densidad y proximidad de los individuos masculinos se reduciría notablemente. Solamente las abejas grandes, cuyo comportamiento de forrajeo no es aleatorio (v.g., *Bombus*, *euglosinas*, *Xylocopa*) seguirán funcionando. Lo mismo ocurre con las papayas silvestres con sexos separados en los claros del bosque pluvial que son polinizadas por palomillas esfíngidas. Especialmente si son "polinizadas por error" (Baker 1976), el animal debe ser suficientemente inteligente y de ámbito amplio para poder equivocarse.

2. La selección a favor del entrecruzamiento provendrá de cualquier proceso que eleve el valor de ser receptivo a la información genética, como es el conjunto de presiones tróficas y competitivas que cambian constantemente para cualquier planta tropical ("trófico" incluye depredación y parasitismo). El conjunto de herbívoros, agentes patógenos, consumidores de semillas, parásitos, etc., cambia constantemente, recombinándose, inmigrando y produciendo nuevas combinaciones de habilidades. La planta que se aisle de las soluciones encontradas por las demás de la especie es, sin lugar a dudas, una línea muerta. Los inviernos sufridos por un pino o por un roble norteño probablemente no han cambiado en los últimos 60 millones de años, como no lo ha hecho su respuesta; en cambio la presión a que ha sido sometida la especie *Dipteryx panamensis* ciertamente ha cambiado (aunque no sea más que por la eliminación de sus dispersores los gomfoterios; Janzen y Martin 1982). En resumen, así como los insectos le causan a las plantas tropicales algunos problemas, también dan algunas de las respuestas (en tiempo evolutivo).

Voladores de larga distancia

Las abejas grandes y las palomillas esfíngidas parecen ser los insectos más adecuados para dispersar el polen a centenares o miles de metros. Gracias a los estudios detallados de W. A. Haber en las regiones de Cañas y Monteverde, se han confirmado muchas hipótesis anteriores. Por ejemplo, en una trampa de luz, en Monteverde, se encontró a estos insectos con polen de *Calliandra*, aunque las plantas más cercanas de esta especie están de 10 a 15 km. El tiene un insectario grande en el campo donde los adultos viven a veces hasta más de dos meses, se alimentan del néctar que les coloca en flores artificiales y depositan sus huevos de la manera normal en plantas: parece aceptable considerar lo que ocurre en el insectario como una versión en miniatura de sus patrones de oviposición y de forrajeo en la naturaleza. Un patrón similar de visita a las flores, que sospecho corresponde también a las abejas de que hablaré, daría un servicio de polinización de alta calidad a las plantas que están dispersas en varias hectáreas de vegetación sin flores. Si cada flor deposita el polen en una parte diferente del cuerpo del insecto, como también ocurre, según Haber cada palomilla podría servir simultáneamente a varias especies. Por su parte las plantas no son evolutivamente pasivas (v.g., *Inga*, *Bauhinia*, *Luehea*, *Calliandra*, *Ipomoea*, *Alibertia*, *Plumeria*, *Brassavola*, *Psychotria*, *Carica*, *Posoqueria*, *Pachira*, *Bombacopsis*, *Cestrum* etc.). Por ejemplo, Haber observó que cierto cacto emite un olor desde varias noches antes de abrirse la flor, que luego es muy visitada cuando al fin se abre. Muchas flores necesitan que los insectos tengan una lengua muy larga para alcanzar el néctar, que sean blancas y por lo tanto muy visibles de noche (que es cuando se abren), y aparentemente no son polinizadas por otros animales (ver las secciones de *Posoqueria*, *Luehea* e *Hylocereus* en este libro).

Las abejas y los esfíngidos tienen el extraño comportamiento de nunca visitar todas las flores de un parche vegetal antes de pasar a otro a varios cientos de metros. Por ejemplo, los pequeños parches de *Ipomoea trifida* que se abren a lo largo de los senderos a fines de la época lluviosa en Santa Rosa, son visitadas antes del amanecer por los esfíngidos más pequeños (*Enyo gorgon*, *Cautethia spuria*, *Perigonia lusca*, *Eupyrrhoglossum sagra*). Las flores están recién abiertas y llenas de néctar (de vez en cuando llegan a esta hora abejas *Ptiloglossa* y hespéridas, que son los únicos otros visitantes a esta hora), pero las palomillas típicamente solo llegan a algunas flores a 1 ó 2 m de distancia y se van luego de unas 5 ó 15 flores. Cada parche de *I. trifida* normalmente tiene de 200 a 5000 flores. Como muchas de las plantas visitadas por estas palomillas sólo abren unas pocas flores por noche durante varias semanas o meses (igual que las flores polinizadas por abejas grandes y colibríes), y como estas plantas, a menudo, producen enormes cantidades de flores si crecen en orillas de caminos o bosques, que son ambientes pocos naturales y de poca competencia, podría ser que de jar flores ricas en néctar es aparentemente normal y el sencillo resultado de

un comportamiento mecánico al enfrentarse a un recurso anormalmente abundante.

Uno de los enigmas sobre los esfíngidos se relaciona con su aparente capacidad de volar a distancias muy largas. En Santa Rosa hay épocas, especialmente en junio y noviembre, cuando no florece ninguna especie de las que son visitadas, o se cree que son visitadas por esfíngidos. A pesar de esto, si uno captura estas palomillas las encontrará llenas de miel, lo que implica que venían de hábitats donde ésta es más abundante, y tal vez incluso que sus poblaciones están segregadas por sexo o por el tipo de forrajeo, según veremos en las abejas.

Las abejas grandes son una parte conspicua de la fauna polinizadora costarricense (o por lo menos de las especies que visitan las flores). A unos 3000 m de altitud, en el Cerro de la Muerte, las reinas de *Bombus ephippiatus* (grandes, color amarillo y negro) visitan un conjunto más o menos diferente de plantas en tiempo soleado. En Corcovado, las grandes *Bombus* negros recogen polen y néctar de las copas de flores amarillas de *Vochysia*, a 55 m de altura (abril-mayo), y hasta de las espinosas *Solanum* del suelo, y lo llevan a sus colmenas subterráneas en el bosque pluvial. En estos bosques, las hembras de *Eulaema*, *Euglossa* y *Eufriesia* (antigua *Euplusia*, L. Kimsey, com. pers.) son recolectores de polen y néctar también desde el árbol más alto hasta casi el nivel del suelo, de un conjunto variado de especies que incluye a *Lecythis costaricensis*, *Dipteryx panamensis*, *Sickingia maxonii*, *Blakea* spp., *Stemmadenia* spp., *Mandavilla* spp., *Ipomoea* spp., *Cassia* spp., *Calathea* spp., *Canavalia* spp., *Centrosema* spp., etc. En los bosques caducifolios de Guanacaste, los géneros mencionados y por lo menos seis especies más de abejas grandes (*Xilocopa* y parientes) (a) son visitantes notables de las flores que tienen anteras tubulares, de las que extraen el polen por vibración (v.g., Mitchener, Winston, y Jander 1978); (b) muestran marcadas diferencias de microhábitat como visitar alguna flor, más a menudo, si está a mayor altura (v.g., Frankie y Coville 1979); (c) hacen su ronda en plantas de muchos géneros, y; (d) acompañan a *Ptiloglossa* en sus rondas mañaneras tan temprano que uno solamente ve el movimiento de las flores (v.g., *Ptiloglossa* en *Passiflora foetida*; Janzen 1968b). En Santa Rosa, por ejemplo, la segunda *Xilocopa* más grande desayuna con *Gliricidia sepium* y poco después pasa a recolectar polen de *Cassia biflora* y *Cochlospermum vitifolium* y termina con néctar de *Encyclia cordigera*; ya de noche, luego de haber visitado y probablemente polinizado muchas otras especies en el intermedio. Las abejas tienen muchas características de polinizadoras lineales de larga distancia: vida adulta larga, gran tamaño, comportamiento plástico en cautiverio, estar siempre alerta a los depredadores y demás detalles que le rodean, huevos grandes y colmenas con pocas células pero muy elaboradas, capacidad de vuelo fuerte y a largas distancias, vuelo en estaciones largas por todo el año, y conocimiento de la localización de las flores aunque sean pocas. Sin embargo, de vez en cuando, también aprovechan floraciones grandes que son visitadas simultánea-

mente por abejas halíctidas, antofóridas, megaquílidas, y ápidas (v.g., Heithaus 1979a,b). Estas últimas familias, que en Guanacaste, especialmente en la época seca, cuentan con muchos individuos y especies, y pueden visitar una sola copa de árboles como *Andira inermis*, *Lonchocarpus minimiflorus*, o *Dalbergia retusa* en grandes cantidades (hasta decenas de miles por día) y ciertamente transportan polen entre flores de la misma copa, contaminando masivamente las estigmas con polen autoincompatible. Sin embargo, Frankie, Opler y Bawa (1976) demostraron que unas pocas de estas abejas van de árbol en árbol y pueden producir entrecruzamiento. El desplazamiento puede deberse a la búsqueda no sólo de otras fuentes de polen o más abundantes de polen o néctar, sino también a que las hembras son molestadas por grandes pandillas de machos que buscan su pareja en las copas (G. Frankie, com. pers.). No tenemos ni idea de cuantas de las decenas de miles de semillas, producidas por uno de estos árboles, son polinizadas por abejas trabajando en serie o por las que forrajean en las plantas que producen grandes cantidades de flores. Por otra parte, los árboles que producen grandes cantidades de flores a un tiempo (v.g., *Tabebuia ochracea*) son principalmente visitados por las abejas grandes, "inteligentes", mientras otras como *Pterocarpus rohrii* son visitadas principalmente por otras abejas.

Aunque a menudo no se piensa en ellas en este contexto, las plantas que son polinizadas por mariposas medianas o grandes probablemente pertenecen en gran medida al mismo sistema que las abejas grandes, esfíngidas, colibríes, etc. Quizá, el más notable ejemplo en Costa Rica es el de las ninfálidas, hespéridas, papilionidas, y piéridas que extraen el néctar de una de las dos especies de *Lantana*, tan comunes en el lado Pacífico, en tacotales, orillas de ríos y caminos y otras sistemas donde está empezando la sucesión (ver *Lantana* en este libro). En Corcovado y Santa Rosa hay por lo menos 30 especies de mariposas que se concentran en esta fuente de néctar, muchas de ellas comunes al bosque caducifolio y al pluvial. Su comportamiento parece indicar que saben dónde está cada matorral con flores y cada especie llega a determinadas horas del día. En Corcovado, las mariposas helicónidas llegan regularmente a *Lantana* del pastizal que quedan cerca de la planta donde ovipositan (*Passiflora*). En Santa Rosa hay papilionidas que se alejan hasta 3 km del tipo de bosque donde normalmente encuentran sus plantas de desove para alimentarse en *Lantana camara*. En Corcovado, Schemske (1976) descubrió que cuando ambas especies de *Lantana* están juntas, son visitadas por diferentes especies de mariposas. Aunque se puede decir que *Lantana* es una mala hierba que fue de poca importancia en el bosque precolombino, lo mismo parece ocurrir con especies forestales como *Cordia panamensis*, *C. alba*, y *Cissus* spp (ver Opler, Baker y Frankie, 1975). Finalmente, Gilbert cree que el sistema de interacciones que describió para las mariposas helicónidas que forrajean en serie en *Anguria* y *Gurania* (Cucurbitaceae) en la Isla de Trinidad (Ehrlich y Gilbert, 1973) también funciona en los bosques pluviales bajos y de mediana

altitud de Costa Rica, y que está especialmente bien desarrollado en La Selva y Corcovado.

Los machos de estos géneros de *Euglossinas* posiblemente sean el sistema polinizador más notable de Costa Rica. En resumen, sabemos que visitan en la mañana, las flores de larga vida de un 2 ó 3% de las especies de orquídeas del país, y raspan sustancias químicas de las flores con las uñas y cepillos del tarso. Estas sustancias son simples, como eugenol, salicilato de metilo, cineol, cinamato de metilo, y acetato bencílico, que son transferidos por las patas del mesotórax a bolsones de las tibiae posteriores y de allí son tomadas por la abeja. Norris Williams pronto nos informará qué hacen con estas sustancias, pero resulta evidente que no se verifican ninguna de las hipótesis sobre atracción de otros machos o "porciones de longevidad". También sabemos que las abejas son atraídas según su especie a diferentes sustancias, puras o mezcladas y que esto depende de la especie de orquídea. Algunas no llegan a ninguno de los atrayentes químicos probados hasta ahora. Raramente, la abeja lleva un polinario de la orquídea pegado a alguna parte específica de su cuerpo, por ejemplo, centro del dorso del tórax, frente o pata delantera derecha; cuando entonces visita una orquídea con estigmas de la especie adecuada, suelta el polinario. Pero, como muchas orquídeas se autopolinizan e incluso se hibridizan con facilidad, se cree que el comportamiento específico de las euglosinas es importante para dos objetivos: el entrecruzamiento y evitar hibridización. Williams (1978) ha preparado una bibliografía sobre el tema.

Mediante atracción química (Janzen *et al.* 1982) y marcando machos de *Eulaema tropica* que llegaban a las flores de *Catasetum maculatum* (Janzen 1981a), se ha llegado a una hipótesis sobre la estructura poblacional de estos insectos, o por lo menos sobre los que habitan diferentes hábitats comprendidos en el bosque caducifolio de Santa Rosa y sus bosques montanos perennifolios adyacentes. Es importante agregar, a este resumen de la historia natural de los machos, que con atrayentes químicos se puede obtener machos de varias especies en un área donde nunca se ha conseguido hembras, a pesar de una búsqueda intensa, y que estos machos a veces llevan polinarios de especies de orquídeas que no se encuentran en el hábitat de captura. Además, se puede capturar, con estos atrayentes, machos en hábitats o regiones de muchos kilómetros cuadrados en donde no hay plantas que den néctar a machos o hembras en esa estación. Finalmente, en un sistema de mutualismo en que participan muchas especies, es razonable esperar que algunos sean parásitos. Con esto en mente, sugiero que la estructura corriente de una población de abejas euglosinas se encuentran las hembras ocupando varios hábitats geográficamente cercanos en los cuales anidan, buscan néctar y polen, y encuentran a los machos; estas tres necesidades las pueden satisfacer en uno o varios hábitats muy diferentes, pero siempre cercanos entre sí. No necesariamente están interdigitados estos hábitats o son pequeños, aunque probablemente sea ventajoso para la hembra si lo son. Cuan adecuados sean

diversos hábitats, para estas tres funciones, dependerá de la estación y el hábitat, y la capacidad de carga demográfica de las hembras puede acercarse a cero en algunos lugares (parece haber solamente unos tres en Santa Rosa). Por otra parte, los machos buscan orquídeas (o algunas otras plantas que produzcan sustancias adecuadas como *Anthurium* y algunos tipos de hongos), néctar, y hembras. No existe razón para esperar que el hábitat de los dos primeros recursos coincida con el de las hembras. Para un macho que puede viajar varios kilómetros en pocos minutos y que no tiene necesidad de regresar a algún punto específico en un tipo de hábitat amplio interdigitado con otros (v.g., el hábitat en que encuentra hembras receptivas), el mejor patrón de forrajeo parece ser buscar orquídeas en un área muy amplia (muchos kilómetros cuadrados), visitar algún área más restringida y probablemente diferente para buscar néctar, y luego pasar a una zona ocupada por hembras, en lo que ocupará una parte importante del día o de la semana. Nos parece muy razonable que cada sexo en aves y mamíferos ocupe un hábitat diferente, y que lo mismo ocurra en los microhábitats de los insectos (v.g., los blancos machos de *Perhybris* establecen un complejo "lek" en el dosel pluvial de Sirena (Corcovado) mientras que las hembras, que son mímicas batesianas con alas de bandas amarillas y negras aletean lentamente en el sotobosque en busca de *Capparis* para ovipositar (P. DeVries, com. pers.). No debería sorprendernos si las abejas euglosinas están haciendo lo mismo en mayor escala. Inconscientemente suponemos que el hecho de que las abejas lleguen a las trampas químicas es simplemente una distorsión de su comportamiento normal de llegar a las orquídeas que polinizan. Sin embargo, un sistema mutualista así difícilmente escapará de organismos que "hagan trampa": abejas que llegan a extraer sustancias pero no tienen la proporción, el tamaño, o el comportamiento necesario para extraer los polinarios. No hay presión en la selección natural que cause una modificación evolutiva de la anatomía de la abeja para polinizar, ya que otras especies están transportando el polen, y tampoco hay selección que excluya a la abeja ladrona mientras ésta no se sea tan abundante que afecte a los verdaderos polinizadores. Pensando así, la pregunta de cuál es la capacidad de carga de un lugar que se convierte en este caso en un problema de escala y de biología para las euglosinas, así como de recursos totales y números de especies de orquídeas polinizadas por éstas.

Polinizadores de corta distancia

Además de las nubes de abejas pequeñas que llegan a las leguminosas de floración en masa en el bosque caducifolio de Guanacaste, hay gran cantidad de otros insectos relativamente pequeños que las visitan y en algunos casos también las polinizan (v.g., Rausher y Fowler 1979; Heithaus 1979a,b; Opler, Baker, y Frankie 1975). Moscas, palomillas pequeñas, abejones pequeños, avispa solitarias y sociales y mariposas componen las miles de especies nectarívoras en los parches de flores

pequeñas de color blanco-crema-amarillo, conspicuas todo el año en el bosque y sotobosque costarricense. Las siguientes son tan solo algunas de las familias en las que uno piensa al mencionar este sistema de polinización: Palmae, Leguminosae, Flacourtiaceae, Anacardiaceae, Lauraceae, Compositae, Burseraceae, Melastomataceae, Polygonaceae, Simarubaceae, Boraginaceae, Dilleniaceae, Rubiaceae, Ebenaceae, Euphorbiaceae, Flacourtiaceae, Sapotaceae, Rhamnaceae, Verbenaceae, Araliaceae, Meliaceae, y Sapindaceae. Estas pueden florecer tanto de noche, como de día o simultáneamente en ambos. Las flores son compactas y forman una gran plataforma de aterrizaje, y el insecto generalmente se arrastra o camina por encima al viajar entre las flores. En cierta manera es un misterio cómo estos insectos secundarios logran transportar el polen a varios centenares de metros, como hacen, por ejemplo, al polinizar *Enterolobium cyclocarpum* en Santa Rosa (sus millones de pequeñas inflorescencias blancas aparentemente son polinizados por palomillas y abejones pequeños de actividad nocturna; W. A. Haber, com. pers.). Aquí supongo que los insectos pueden considerarse como un viento animado y con cierta direccionalidad.

Obviamente cualquier interacción entre insectos en estas plantas puede ser de mucha importancia al aumentar o disminuir la salida y entrada del polen (G. W. Frankie com. pers.). El comportamiento marcadamente territorial de los abejones que llegan a las espigas florales de *Cocoloba floribunda* (Rauscher y Fowler 1979) y la exclusión de otras abejas que hace *Trigonas* en las fuentes de alimento, según describieron Hubbell y Johnson (1977) y Johnson y Hubbell (1975), es seguro disminuya la contaminación de los polinizadores con el polen saliente, lo que no necesariamente causa un efecto negativo en la actitud de la planta (Janzen 1977a). Los brúquidos, al avanzar en los campos de anteras de algunas mimosáceas, hacen que las abejas recolectoras del polen abandonen la inflorescencia. Las abejas antofóridas machos, al entrar y salir de las grandes aglomeraciones de flores de Convolvulaceae (v.g., Schlising 1970; Real 1980) molestan a las hespéridas, abejas y avispas y quizá favorezcan la probabilidad de que éstas se alejen lo suficiente para polinizar las flores de otra enredadera. Lo mismo hacen los colibríes (v.g., Primack y Howe 1975). Probablemente, algunos de estos animales son mejores polinizadores que el resto. Las abejas sin aguijón, que se ven comúnmente en estas y otras flores, son recolectoras "profesionales" de polen, y probablemente pocos granos escapan de su acción de limpieza al entrar o salir del nido, a pesar de lo cual parecen ser los únicos polinizadores de algunas palmeras y, en el sotobosque, de *Piper*. Muchos de los brúquidos se cubren con polen pero, en apariencia salen de la flor para ocultarse en el día y luego regresan a las mismas inflorescencias. Me sorprende que muchos de estos árboles no hayan desarrollado el comportamiento de abrir y cerrar las flores en intervalos de varios días para incrementar el flujo de polen en sus copas por animales.

La polinización de los higos

Tal vez el más particular de todos los sistemas de polinización de Costa Rica es el de las 65 especies de higos (*Ficus*) (Burger 1977) en hábitats que van desde el borde del manglar al nivel del mar hasta los 2500 m de altitud e incluyen todos los niveles de estacionalidad. Aquí, describiremos el sistema general de polinización, del que hay varias revisiones (Janzen 1979b, Wiebes 1979). Cada especie de higo tiene su propia especie de avispa polinizadora (Agaonidae). Más o menos en la época en que la copa se cubre de pequeños higos verdes (0,5-1 cm de diámetro), aparecen miles de estas avispas, supuestamente atraídas por una feromona liberada por el árbol o por higos. Una o varias hembras entran en el higo a la fuerza, desplazándose entre un conjunto de escamas traslapadas que cierran el agujero del ápice de la fruta (ostiolo). En esta operación, la hembra pierde las antenas y las alas y probablemente mucha tierra contaminante y esporas de hongos. Dentro de la cavidad del higo, tapizada con flores de estigmas receptivos, ella extrae el polen de sus bolsas especializadas y poliniza varios centenares de estigmas. También intenta ovipositar en el estilo, y deposita un huevo si logra alcanzar el ovario uniovulado (los estilos varían en longitud) ella y las demás que hayan entrado en el higo mueren después de ovipositar; el higo se desarrolla lentamente durante un mes, las semillas alcanzan su máximo tamaño y de los ovarios de la flor comienzan a salir los machos que son ápteros. El macho encuentra una hembra en la base de la flor, en la que hace un agujero, inserta el abdomen y copula, y le ayuda a salir de la flor. Entonces ella va a las anteras recién abiertas, llena sus bolsas con polen, y sale por el hueco que hacen los machos en la pared del higo aún verde; y luego vuela hasta otro higo receptivo. En general, solo hay sincronización en la maduración de los frutos dentro de cada copa. El sistema tiene varios parásitos. Algunas abejas parásitas ovipositan a través de la pared del higo en el ovario que ya está parasitado y, luego de nacer, escapan por el mismo agujero que hacen los machos agaónidos. También hay avispas parásitas, que aparentemente tuvieron su origen evolutivo en agónidas polinizadoras. Estos parásitos entran por el ostiolo y también tienen corbículas, pero ni lo transportan ni ovipositan. Además, hay varias especies de gorgojos y orugas de pirálida que se desarrollan dentro del higo y comen flores y semillas en desarrollo. Luego de que los polinizadores salen del higo verde, éste madura rápidamente y en pocos días es tragado por un animal o cae del árbol.

Algo enigmático de los *Ficus* es que en cada hábitat es uno de los géneros con más especies, lo que podría deberse a las especificidad de los polinizadores. Por ello, las especies de higos no compiten, entre sí, por polinizadores y por lo tanto se elimina una de las principales barreras de la alta diversidad. Los higos son extraordinarios también porque aunque sean uno de los árboles más comunes desde el punto de vista del especialista forestal, son de los más escasos desde el punto de vista de los polinizadores. Por ejemplo, si hay un adulto grande por hectárea, en un día particular, solamente habrá un adulto

receptivo a los polinizadores por cada 375 ha. Finalmente, podemos decir que los higos muestran, de la manera más dramática, el acto de pagar parte de su descendencia (cigotos) a cambio de obtener entrecruzamientos: entre 20 y 80% de todos sus "hijos" mueren por acción de las avispas polinizadoras y sus parásitos asociados (Janzen 1979c,d).

¿QUE PASA CON LOS INSECTOS EN UNA ISLA TROPICAL ?

Fuera de algunas isletas rocosas cerca de la costa, las pocas islas que hay frente a Costa Rica ofrecen un contraste muy interesante con la tierra firme (San Andrés, Providencia, Isla del Caño, Isla del Coco).

Isla Providencia (Colombia)

Esta isla, aproximadamente de 18 km² 913.21 N, 80.55 W), con una meseta de pendientes suaves y unos 200 m de altitud en el centro, está a 240 km de la costa Caribeña de Nicaragua (400 km de Costa Rica), y aunque casi todo su bosque ha sido talado, hay mucho crecimiento secundario usado marginalmente para ganado, plantaciones y campos (por lo menos la última vez que fue en 1969). La vegetación sufre por lo menos 4 meses de estación seca, con lluvias ocasionales, y no hay cuencas lo suficientemente grandes para mantener ríos todo el año. Las plantas son las mismas, comunes en Costa Rica, aunque cerca de las zonas habitadas abundan árboles introducidos, dispersos en las partes bajas de las pendientes de las mesetas y manglares en las bahías.

El insecto más llamativo es la hormiga de los cornizuelos, *Pseudomyrmex ferruginea*, que vive en *Acacia collinsii*, al igual que en Centro América. Probablemente llegaron primero las semillas de la planta, dispersadas por aves, y luego las hormigas como de reinas voladoras, lo que ocurrió antes de que la planta perdiera las características necesarias para que la habiten las hormigas. Por la baja densidad de insectos de la isla, sospecho que *A. collinsii* es capaz de mantener una población reproductiva en Providencia aún sin sus hormigas. *P. ferruginea* es la hormiga de cornizuelo de más amplia distribución (desde Tampico en el noreste de México hasta la costa pacífica de Colombia), pero hasta donde yo sé no habita más islas que las cercanas a la costa, por ejemplo, frente a Yucatán. Tal vez llegó a la isla desde Panamá, Nicaragua, o algún lugar más al norte. Dudo que haya sido introducida por la gente, o cuando menos por algún biólogo, y si una reina fundadora llegó en un barco, habría perdido las alas y difícilmente habría alcanzado la tierra. Por otra parte, *Cecropia peltata* ha llegado y se ha establecido sin sus hormigas *Azteca* y como en las demás islas caribeñas (Janzen 1973b; Rickson 1977), ha perdido en gran parte su capacidad de producir alimento para las hormigas, ya fuera por mutación o por haberse mezclado con poblaciones de *Cecropia* que habían perdido sus hormigas en otras islas.

He tomado muestras con red, en el período de lluvia leve en diversos hábitats de crecimiento secundario de Providencia y obtuve los mismos resultados que en Puerto Rico e islas pequeñas adyacentes (Janzen 1973a, Allan *et al.* 1973). En la época en que las densidades de insectos deberían ser mayores, alcanza el mismo nivel que en crecimiento secundario de Guanacaste en lo más intenso de la estación seca. Además, el estado de la sucesión de Providencia no parece ser diferente, como en Puerto Rico. En la Isla del Caño también el número de individuos y especies es bajo en ambas épocas climáticas. Es evidente, que aquí los insectívoros encuentran un recurso muy inferior al de tierra firme. Esto quizás se debe también al hecho de que no hay depredadores diurnos de los vertebrados y que las lagartijas *Ameiva* de Providencia sean fundamentalmente vegetarianas, dieta que nunca siguen sus parientes de tamaño similar en el continente (Janzen 1973a).

La causa de la pobreza entomológica de las islas tropicales puede deberse a alguna de las siguientes causas:

1. Los insectos que aparezcan en la estación lluviosa serán necesariamente los que pueden sobrevivir a la sequía sin usar áreas ribereñas grandes como refugio. Sin embargo, las islas que permanecen húmedas hasta durante la época seca, como ciertas partes altas o muy húmedas de Puerto Rico, carecen, sin embargo, de las densidades altas de insectos de tierra firme.

2. Cualquier perturbación que produzca una extinción local creará una especie de vacío ya que no hay sitios cercanos desde los cuales pueda haber recolonización. Tales lagunas las llenarían las especies que no se extinguen fácilmente en un lugar particular. Estas podrían ser especies con una tasa baja de crecimiento poblacional, porque concentran sus esfuerzos con unas pocas crías muy competitivas, o por que usan los recursos que raramente sufren fluctuaciones grandes en su abundancia.

3. Aunque la densidad de insectos es generalmente baja, hay dos cosas que son extraordinariamente comunes. Primero, los depredadores como hormigas, arañas, y escarabajos son abundantes todo el año en la mayoría de los hábitats (cf. Becker 1975). Por ejemplo, si uno pone termitas solas como cebo en la hojarasca de las tierras bajas de Puerto Rico, en islas costeras pequeñas, y en Providencia en San Andrés, las hormigas las recogerán de 2 a 10 segundos, mientras que en Costa Rica tardan 1 a 20 minutos. Este tipo de depredador, capaz de sobrevivir a la escasez periódica de alimento, puede ser muy buen control para los incrementos de población bruscos de otros insectos al inicio del período de lluvias. El otro tipo de insecto común es el que podría llamarse "plaga súbita". Alguna especie e crisomélido, o particularmente de homóptero, puede ser muy abundante en una isla y muy escaso o estar ausente en otra, o no aparecer en la muestra de otra estación de la misma isla.

Examinando estos casos más detalladamente, a menudo se encuentra que cuando abunda el follaje, yemas y retoños, etc., hay una defoliación tan grave que la planta no la puede resistir. Probablemente estos insectos pertenecen a poblaciones que siguen un ciclo de rápido creci-

miento, rápida extinción reinvasión. Si hay pocas especies, para lo cual existen muchas causas, esto basta para producir densidades muy bajas en la mayoría de las muestras.

San Andrés (Colombia)

Esta isla, al sur de Providencia, tiene un área de 25 km² y es prácticamente plana con pequeñas colinas calizas. Casi la única vegetación son cocotales e inicios de crecimiento secundario. Creo que no se sabe cómo era la vegetación original. La mayoría de la vegetación se parece a la que uno ve en los lotes abandonados de un pueblo costero de bosque pluvial como en Limón, Costa Rica. Apenas tuve oportunidad de dar una mirada a algunas muestras de barrido de esta isla, abundaban los saltamontes; el resto de la muestra se parecía a lo que uno puede recoger en el suelo del cocotal en Puerto Rico. Me parece que no vale la pena estudiar la entomofauna de San Andrés excepto tal vez en experimentos sobre el resultado de especies introducidas.

Isla del Coco (Costa Rica)

Localizada en el Pacífico a unos 520 km de Costa Rica, esta es una Isla pequeña con una entomofauna fascinante. Solo hay una mariposa residente, *Historis odius* que en la actualidad está estudiando C. Hogue del Museo del condado de Los Angeles (Hogue y Miller 1980)

Isla del Caño (Costa Rica)

De forma más o menos triangular, 3 km de largo y 2 de ancho y mide unas 320 hectáreas, tiene bosque denso y está a unos 17 km de la costa del extremo norte del Parque Nacional Corcovado, en el Pacífico. Es parte del Parque desde el cual se le puede ver. Vista de lado, es una meseta rocosa de unos 100 m de alto, desde la cual bajan radialmente, hacia la costa un sin número de arroyos. Las playas son de arena y rocas y en ellas no hay manglares. La parte superior de la isla, hacia la costa, puede estar cubierta por un bosque pluvial sin alterar (ver más adelante), mientras que el ápice del triángulo contiene vegetación en varias etapas de crecimiento secundario (sin ganado ni equinos) en lo que fue bananales abandonados, un campo de aterrizaje en desuso, y algunas áreas cultivadas. Las vertientes que van hacia el mar están cubiertas por lo que puede ser vegetación sin alterar, similar a aquella de los acantilados del Pacífico al norte del Parque Nacional Corcovado (especialmente justo al norte de Llorona).

Los insectos de la Isla del Caño, muestran varios ejemplos de lo que supuestamente ocurre en otras islas. o sea, en comparación con la tierra firme adyacente, la riqueza de especies y la densidad de la mayoría de las poblaciones son muy bajas, mientras que algunas pocas

especies son muy abundantes, por lo que los insectos carnívoros sufren menos que los herbívoros.

Defoliadores

En tierra firme en el Parque Nacional Corcovado hay cuando menos seis especies de *Heliconia*, que a su vez mantienen, con sus hojas y brácteas florales, por lo menos a diez especies crisomélidos hispinos. Una de ellas, *Heliconia latispatha*, mantiene una gran población de cría en La Isla de Caño, y consume sus hojas un *Cephaloleia*, rojo y pequeño, quizá el único de los hispinos de *Heliconia* que se ha establecido en la isla. En tierra firme, este escarabajo se alimenta de las hojas y brácteas florales, pero en la isla consume todas las partes de la planta (también ver a Seifert 1979; String 1977). Fue muy común en noviembre de 1978 con cinco a treinta adultos en cada hoja enrollada; en marzo de 1979, cuando eran muy abundantes las hojas enrolladas, las poblaciones descendieron a una densidad de menos de por hoja. En la isla, también hay por lo menos una planta de *Heliconia imbricata*, aunque quizás no constituya una población de cría ni existen los correspondientes hispinos en las hojas enrolladas.

En noviembre de 1978, una larva minadora de hojas (quizá de una palomilla) había dañado extensamente las hojas maduras y nuevas de la única (y muy común) bromelia epifítica en la isla; todas las hojas fueron atacadas y muchas destruidas. En marzo, no quedaba rastro del animal o de su daño. Aparentemente hay solo cuatro especies de mariposas y dos de palomillas suficientemente numerosas para que se les pueda considerar como residentes (se ha capturado solo uno o dos especímenes de dieciocho especies), lo que es en particular asombroso, si se toma en cuenta que en tierra firme en Corcovado hay 220 especies de mariposas, sin contar con hespéridas, (P. DeVries, com. pers.). Quizá en la isla del Caño no hay residentes de píeridas, heliconias o satíridas. Sin duda, cientos de mariposas de tierra firme son capaces de volar, a favor de viento, los 17 km hasta la isla y no hay pruebas de que esta laguna en la fauna sea causada por grandes cantidades de competidores o por depredadores masivos.

He podido encontrar menos de cinco especies de crisomélidos con trampas de "Malaise", colectas aéreas, barridas y batidas de la vegetación y únicamente una especie de escarabajo con la ayuda de una lámpara negra (durante solo dos noches). En el primer intento de atrapar folívoros, el inventario consistió de un ortóptero, veintidós especies de palomillas (en luces y en el follaje) y dieciséis especies de homópteros y hemípteros (colectas generales, trampas "Malaise", barridas). Obviamente las colectas futuras serán más favorables, aunque, aquí la fauna es apenas 1% de lo que se ha colectado con el mismo esfuerzo, en tierra firme de Corcovado.

Con respecto a la vegetación en la Isla del Caño, el número de especies es muy reducido en comparación con el de tierra firme, y quizá uno está tentado a achacar esto a la densidad de defoliadores. El bosque "prístino" de la

Meseta Central está compuesto, en casi su totalidad, por un dosel perennifolio alto de *Brosimum utile*, *Calophyllum macrophyllum* e *Hymenea courbaril* con algunos pocos *Ficus* y euforbiáceas. El sotobosque contiene plántulas y mamones de *Enallagma batifolia*, *Pentagonia gymnopoda*, *Brosimum utile* y algunas otras especies. Las vertientes con exposición hacia el mar están cubiertas por *Byrsonima crassifolia*, *Inga*, *Pseudobombax septinatum*, *Vismia baccifera*, *Hibiscus tiliaceus* y algunas pocas plantas leñosas que se encuentran en el mismo hábitat de la tierra firme adyacente. En donde el bosque ha sido talado, se encuentran en la actualidad rodales, a menudo, casi monoespecíficos de *Trema micrantha*, *Pentagonia gymnopoda*, *Piper aequale*, varias Melastomaceae, y *Alibertia edulis* y algunos pocos individuos de *Costus comosus*, *C. villosissima*, *Casearia*, *Ficus* spp., *Carapa slateri*, *Acalypha*, etc. A la isla han llegado dos individuos de *Cecropia obtusifolia*, aunque sin sus hormigas, y no se les puede considerar aún como residentes.

Una persona acostumbrada a trabajar con la vegetación de la tierra firme adyacente reconoce que esta lista es la de una flora costeña curiosamente empobrecida, y quizá puedo agregar, una flora que se sabe que no puede mantener una entomofauna grande en tierra firme. Si agregó que la parte central de la isla tiene un rodal casi puro de *Brosimum utile*, y que casi toda la superficie de la isla parece haber estado en el pasado llena de tumbas indígenas, parece probable que de hecho la flora de la isla no sea un bosque pluvial sino lo que queda de una plantación de *Brosimum* hecha por los indígenas, ya que sus semillas eran consumidas por estos pueblos en México y Centro América, probablemente en una gran competencia con animales silvestres como loras, pecaríes y roedores, abundantes en el continente. Sospecho que junto con el bosque original desapareció la mayoría de la entomofauna del lugar.

Visitadores de flores

Con una excepción, las abejas de la isla aparecen en cantidades enormemente reducidas. Solamente *Trigona fulviventris* representa a las abejas sin aguijón, y probablemente la trajeron los humanos: no llegaron balsas naturales (L. Johnson, com. pers.). Sin contar las euglosinas, otros visitadores son *Xylocopa* y varias halictidas pequeñas. Sin embargo, en el sotobosque se suele ver miles de *Euglossa* y también es muy común *Pentagonia gymnopoda*, planta que, aunque normalmente es escasa, es muy eficientemente utilizada por machos y hembras de *Euglossa*, en tierra firme. Solamente usando atrayentes químicos se ve la extraordinaria abundancia de las euglosinas (Janzen 1981b). En el continente, usando cineol, acetato de bencilo y eugenol, cinamato de metilo, y salicilato metílico se puede capturar en un solo lugar unas 20 especies, incluyendo cada mañana unos pocos *Euglossa hemichlora* y *E. tridentata* que llegan al cineol, al eugenol y cineol

respectivamente. En la isla (noviembre y marzo) se puede atraer un millar de abejas en una mañana: *E. hemichlora* al eugenol salicilato metílico y cinamato de metilo y *E. tridentata* al eugenol, y cineol (con un poco de cinamato de metilo y acetato de bencilo). Además llegaron una abeja parecida a *Eulaema meriana* y otra *Euglossa*, pero, sospecho que eran inmigrantes de la tierra firme. Tales resultados son aún más espectaculares debido a que no puede encontrar allí ninguna especie de orquídeas de las visitados por euglosinas. Las flores tubulares blancas de *Alibertia edulis* quizá sean polinizadas por esfíngidas, que aparentemente visitan también *Inga* y *Pseudobombax*; aunque no he capturado ninguna esfíngida con luz. También hay colibríes y algunas plantas con síndrome de polinización por colibrí (v.g., *Heliconia latispatha*).

Insectos carnívoros

Un mosquito (*Wyeomyia*) común que precisamente vive en exclusiva en el bosque de la meseta, hace muy difícil la permanencia del biólogo de campo y añadiré que en ninguna parte de la tierra firme hay tanta densidad de mosquitos como la que alcanza esta especie en la isla. Quizá esto se deba a que ahí no existen los depredadores de larvas en las bromelias y otros pequeños reservorios en que se desarrollan los mosquitos.

Igual que en otras islas, las hormigas son abundantes, y aparecen varias especies notables del continente (v.g., *Camponotus sericiventris*, *Ectatomma tuberculatum*, *E. ruidum*). Sin embargo, no se encuentran zompopas ni arrieras. También hay termitas, pero los únicos dos árboles de *Cecropia*, aún pequeños, no tienen hormigas. Solamente hay una avispa social, pero es muy rara (*Polistes* sp.).

Insectos de carroña y excremento

Cadáveres y desechos de animales son recursos ricos en nutrientes que prácticamente llueven en todos los hábitats del mundo, pero los patrones de entrada y consumo, y cuáles animales son los agentes varían enormemente según el hábitat y la latitud. Este asunto solo ha recibido una fracción pequeñísima de la atención que merece y rara vez se ha enfatizado la comparación entre áreas tropicales y templadas (Halffter y Matthews 1966; Cornaby 1974; Howden y Nealis 1975, 1978; Janzen 1976b, 1977B; Schubeck 1976; Bartholomew y Heinrick 1978; Klemperer 1978; Putnam 1978; Colwell 1969). Aquí mencionaré únicamente algunos de los patrones más bien definidos, reconociendo que ha llegado el momento de estudiar el asunto mediante amplios experimentos de campo.

Cuando uno recoge de la carretera el cadáver de un mamífero pequeño (mapachín, puercoespín, conejo) y lo coloca en el suelo de un bosque de coníferas de madera dura del norte de Michigan, pronto queda envuelto en una nube de moscas grandes y por lo menos cuatro especies de escarabajos sílfidos grandes. Puede haber centenares de

abejones sílfidos adultos arando en el cadáver durante una semana o más, y tanto el cadáver como el suelo hierven de larvas de moscas, y todo el sistema es una red compleja de interacciones entre depredadores y presas, parasitismo por hongos, y forensis. En Nueva Jersey, Shubeck (1976) halló por lo menos 7 especies de sílfidos en carroña de pescados y pollos.

En las partes bajas de Costa Rica, en el bosque pluvial y caducifolio, la historia es muy diferente. Primero, cualquier vertebrado pequeño muerto será encontrado en el día por un zopilote o en la noche por un zorro pelón u otro carroñero, quedando solo huesos y un poco de piel en 24 horas. Si se pone el cadáver en una jaula para protegerlo de los vertebrados carroñeros, aparecen unas pocas moscas, y pronto el cadáver queda cubierto por hormigas y túmulos de hormigas (Cornaby 1964). Por ejemplo, cadáveres de ratón puestos en trampas en Sirena, Corcovado, rebosarán de hormigas pocas horas después de la muerte. En las tierras bajas del país, no llegan escarabajos a los cadáveres, e incluso las moscas no parecen aprovechar la oportunidad. Hay una especie de sílfida en Monteverde, a 1500 m de altitud (S. B. Peck, com. pers.), pero, se puede decir que, en general, los abejones de esta familia están ausentes en la bajura costarricense, y es fácil predecir que lo mismo ocurre en otras áreas del trópico. Esto ha llevado a la afirmación de que “los sílfidos son una familia de región templada”, o “los sílfidos son especialistas de grandes trozos de carroña animal de alta calidad que es improbable que sea aprovechada por otros animales en unos días o semanas”.

El que la carroña de invertebrados esté presente el tiempo necesario para que se desarrolle una fauna de moscas y abejones, no solo depende de la tasa de remoción de los cadáveres por zopilotes, mamíferos carroñeros, y hormigas, sino también de la tasa de “producción de cadáveres”. En los hábitats de Africa, donde por lo menos en el período reciente, la rapidez de producción de carroña de mamíferos grandes es sustancialmente mayor que en América Central, no resulta sorprendente para algunos insectos tropicales de tierras bajas que logran competir con los vertebrados. A pesar de que estaba lloviendo, un antílope muerto en una trampa que vi en un bosque pluvial, cerca de Edea en Camerún, ya estaba lleno de larvas de mosca en su primer estadio a las 5 de la mañana aunque había muerto después de la medianoche, durante un fuerte aguacero. En el mismo bosque, un pequeño antílope de 60 kg, muerto de la misma manera, en solo 72 horas había quedado reducido a huesos, piel, y muchos kilogramos de larva de mosca del primer estadio. Como estas moscas compiten con las hienas y buitres del bosque, tienen que ser rápidas. Por supuesto, en el Pleistoceno hubo una fauna grande de mamíferos en el Neotrópico, incluyendo Costa Rica, y sin duda estuvo acompañada de insectos carroñeros tal y como ocurre hoy en Africa. Parte de lo que vemos en la actualidad, como los escarabajos grandes que entierran carroña en las tierras bajas de la parte tropical de Sur América, son sin duda remanentes de aquella fauna. No conozco ningún estudio sobre la descomposición de

cadáveres del tamaño de un caballo, de una danta o de un venado en los bosques centroamericanos, pero, sería muy interesante comparar los resultados con los de Africa.

En resumen, si queremos hallar una fauna importante de insectos especialistas en la descomposición de carroña en Costa Rica, debemos buscar en los lugares donde hay muy pocos cadáveres como para atraer zopilotes, o mamíferos equivalentes, y donde el ambiente es inadecuado para las hormigas. Esas condiciones se dan bien en los bosques de zonas altas, y allí precisamente habitan los sílfidos de Costa Rica.

Los pedazos pequeños de carroña, insectos moribundos y trozos de vertebrados que dejan caer los depredadores del dosel, son aprovechados casi exclusivamente por las hormigas en el bosque de bajura del país. Prácticamente el suelo es un mar viviente de mandíbulas abiertas que esperan la presa o carroña que cae del cielo. Como dije anteriormente, en el bosque uno hace una fila larga con termitas muertas colocadas a 1 m de distancia, una de otra, allí de 1 a 20 minutos, y prácticamente todos son recogidos por hormigas de muchos géneros (*Camponotus*, *Solenopsis*, *Odontomachus*, *Neopomera*, *Ectatomma*, *Pseudomyrmex*, *Crematogaster*, *Pheidole*, etc.). Es en las partes del mundo donde hay pocas hormigas, como en el bosque de altura de Costa Rica (más de 2200 m), manglares y suelos de arena blanca, donde estas tasas se ven reducidas sustancialmente y donde uno esperaría que otros grupos de carroñeros estuvieran bien desarrollados.

Aunque se producen de una manera mucho más iterópara que la carroña, que es fundamentalmente semépara, el estiércol de los vertebrados también es rico en nutrimentos y tiene asociada una fauna grande y especializada. A diferencia de los insectos carroñeros, no hay duda de que el número de especies y la diversidad de la fauna que llega al estiércol tiende a ser mayor en el trópico. Normalmente, en Inglaterra o Minnesota, en una boñiga solo se desarrollan una o dos especies de mosca, pero en Costa Rica puede haber más de una docena. En la parte continental de Estados Unidos, hay unas 75 especies de abejones de la subfamilia Scarabeinae (“escarabajos peloteros”); una búsqueda detallada en el bosque pluvial bajo de Costa Rica solo producirá de 40 a 60 especies (Howden y Nealis 1975). Incluso en el bosque caducifolio de Santa Rosa se puede extraer hasta 15 especies de una sola boñiga de caballo. Howden y Nealis (1978) han informado sobre las diferencias de tamaños de estos escarabajos en relación con la altura que ocupan en el bosque pluvial de Colombia. Sus resultados son similares a los de Costa Rica, pero no hay un estudio similar en la zona templada. Sin embargo, ya que espero que haya grandes diferencias en la interacción insecto-carroña según la altitud, también deberían cambiar las interacciones escarabajo-estiércol. La densidad y diversidad de los escarabajos disminuye con la altura, como ocurre con las hormigas, termitas, y escarabajos taladradores de la madera, particularmente arriba de los 2200 m. Se supone que la causa es la misma: el suelo húmedo nunca se calienta, aunque ocasionalmente se calienta el aire. Esto tiene efectos interesantes, pues

conozco un excremento de conejo que ha permanecido en el mismo lugar, aparentemente sin alteración, durante 3 años en el Cerro de la Muerte. El estiércol de un caballo o vaca puede tardar hasta dos años en desaparecer en este hábitat.

La densidad y diversidad de los escarabajos peloterros, moscas y otros insectos que llegan al estiércol en Costa Rica varían de manera muy marcada según la estación, en los bosques caducifolios y pastizales y potreros de Santa Rosa. Porejemplo, en mayo, poco después de las primeras lluvias, la mayoría de una masa de estiércol de un caballo desaparecerá en 2 ó 3 días por la acción combinada de 6 especies de escarabajos grandes (*Dichotomius colonicus*, *D. centralis*, *D. yucatanus*, *Copris lugubris*, *Phaneus excelsus*, *P. wagneri*) y una gran cantidad de escarabajos pequeños. Para fines de julio, la abundancia de estas 6 especies habrá disminuido tanto que parte del estiércol queda sin consumir. En noviembre, que es el último mes de la época lluviosa en las boñigas del pastizal solo habrá ocasionalmente, *Dichotomius colonicus*, y en las del bosque, *D. centralis*. Ya en enero, empezando la época seca, los escarabajos peloterros desaparecen, excepto la especie más pequeña *Onthophagus hopfneri*. En marzo, en plena estación seca, no hay escarabajos grandes activos en el bosque o en los potreros, y la boñiga de caballos y ganado sencillamente se momifica por acción del viento y del sol. Al iniciarse de nuevo las lluvias, esta materia orgánica de alta calidad se empapa y la descomponen hongos, escarabajos afodinos, moscas y otros organismos del mantillo.

Además de la clara heterogeneidad estacional de los consumidores de estiércol, hay una fuerte heterogeneidad espacial. En los pequeños pastizales, que se han abierto en el bosque pluvial de Corcovado, a menudo el estiércol de caballo se descompone sin señal de abejones, con la excepción de unas pocas especies muy pequeñas. A pocas decenas de metros de allí, en el bosque, en una sola noche la boñiga se habrá convertido en una masa finamente picada. Esto lo hacen dos especies grandes de *Eurysternus* (en Llorona) y *Dichotomius colonicus* (en Sirena). En Santa Rosa, por lo menos el 90% de la biomasa de los escarabajos de una boñiga de caballo en el bosque a media estación lluviosa corresponde a *Dichotomius centralis*, especie mediana representada solo ocasionalmente en una boñiga cercana localizada en el potrero, donde casi todos son *Dichotomius colonicus*, *D. yucatanus*, y *Copris lugubris*. Cuando llega la sequía, casi todos los individuos de *D. centralis* desaparecen del bosque caducifolio a un tiempo (diciembre), quedando muchos en el bosque perennifolio ribereño a pocos centenares de metros.

Los especialistas en abejones peloterros saben bien que un montículo grande de estiércol atraerá a la mayoría de las especies de un lugar, y que lo mismo ocurre con una cantidad pequeña de excremento humano. Sin embargo, la cantidad de individuos de cada especie depende del tipo de estiércol. Por ejemplo, en Santa Rosa, el estiércol de pecarí atrae muy pocas especies mientras que al humano en el mismo bosque llegan grandes cantidades. *Deltochilum*

lobipes es un escarabajo muy grande que suele aparecer debajo de los cadáveres momificados de vertebrados pero que es escaso en la boñiga de caballo o de vaca, y llega ávidamente al excremento humano. Aunque *Canthon cyanellus sallaei* visita de vez en cuando el excremento de mono en el bosque de Santa Rosa, también hace bolas alimenticias con los cadáveres de artrópodos grandes, como los milpiés. *Onthophagus hopfneri* es una especie diminuta que suele verse enterrando pedacitos de cuita de pájaros en el suelo del bosque caducifolio en la estación lluviosa. Algunas especies del bosque pluvial aparentemente se ganan el pan recolectando excremento de mono en hojas a gran altura, y luego se dejan caer para enterrar la pelota. G. alffter (com. pers.) ha notado que muchas especies de escarabajos aparentemente prefieren la boñiga de vacuno a la de caballo, lo que necesita corroboración numérica. Me intriga sobremanera el hecho de que el estiércol de danta dejado junto a charcos que se están secando en Santa Rosa, aparentemente no atrae escarabajos, aunque es similar al de caballo (excepto por contener más ramillas grandes).

Para terminar, debo mencionar que la interacción de los insectos con la carroña y el estiércol, y con otros materiales en descomposición, como ramas y troncos caídos, es cualitativamente diferente de la mayoría de las otras interacciones entre recurso y consumidor y por lo tanto merece estudio especial. Difiere en que se ha eliminado la oportunidad para la coevolución; y lo que haya de interacción íntima es el resultado del ajuste que ha hecho el insecto en el tiempo evolutivo y el contemporáneo, sin que haya respuesta evolutiva del recurso. Si logramos entender este tipo de interacción podremos reconocer algunas de las interacciones que no representan coevolución en los sistemas que parecen ser especialmente coevolutivos (flor-insecto, etc.).

AGRADECIMIENTOS

Este estudio tuvo el subsidio número DEB 77-04889 de National Science Foundation.

- Allan, J. D.; Barnhouse, L. W.; Prestbye, R. A.; and Strong, D. R. 1973. On foliage arthropod communities of Puerto Rican second growth vegetation. *Ecology* 54:628-32.
- Ashton, P. S. 1969. Speciation among tropical forest trees: Some deductions in the light of recent evidence. *Biol. J. Linn. Soc.* 1:155-96.
- Baker, H. G. 1970. Two cases of bat-pollination in Central America. *Rev. Biol. Trop.* 17:187-97.
- . 1976. "Mistake" pollination as a reproductive system, with special reference to the Caricaceae. In *Variation, breeding and conservation of tropical forest trees*, ed. J. Burley and B. T. Styles, pp. 161-69. London: Academic Press.
- Bartholomew, G. A., and Heinrich, B. 1978. Endothermy in African dung beetles during flight, ball making, and ball rolling. *J. Exp. Biol.* 73:65-83.

- Bawa, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28:85-92.
- Becker, P. 1975. Island colonization by carnivorous and herbivorous Coleoptera. *J. Anim. Ecol.* 44:893-906.
- Beeson, C. F. C. 1941. *The ecology and control of the forest insects of India and the neighboring countries.* Dehra Dun: Vasant Press.
- Browne, F. G. 1968. *Pests and diseases of forest plantation trees.* Oxford: Clarendon Press.
- Burbutis, P. P., and Stewart, J. A. 1979. Blacklight trap collecting of parasitic Hymenoptera. *Ent. News* 90: 17-22.
- Burger, W. 1977. Moraceae. *Fieldiana, Bot.* 40:94-215.
- Colwell, R. K. 1969. Ecological specialization and species diversity of tropical and temperate arthropods. Ph.D. diss., University of Michigan, Ann Arbor.
- . 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. *Am. Nat.* 107:737-60.
- Colwell, R. K.; Betts, B. J.; Bunnell, P.; Carpenter, F. L.; and Feinsinger, P. 1974. Competition for the nectar of *Centropogon valerii* by the hummingbird *Colibri thalassinus* and the flower-piercer *Diglossa plumbea*, and its evolutionary implications. *Condor* 76:447-52.
- Cornaby, B. W. 1974. Carrion reduction by animals in contrasting tropical habitats. *Biotropica* 6:51-63.
- Dobzhansky, T., and Pavan, C. 1950. Local and seasonal variation in relative frequency of species of *Drosophila* in Brazil. *J. Anim. Ecol.* 19:1-14.
- Ehrlich, P. R., and Gilbert, L. E. 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. *Biotropica* 5:69-82.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monogr.* 46:257-91.
- Feinsinger, P., and Colwell, R. K. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *Am. Zool.* 18:779-95.
- Fish, D. 1977. An aquatic spittle bug (Homoptera: Cercopidae) from a *Heliconia* flower bract in southern Costa Rica. *Ent. News* 88:10-12.
- Fournier, L. A., and Salas, S. 1966. Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón. *Rev. Biol. Trop.* 14: 75-85.
- Frankie, G. W.; Baker, H. G.; and Opler, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881-913.
- Frankie, G. W., and Coville, R. 1979. An experimental study on the foraging behavior of selected solitary bee species in the Costa Rican dry forest. *J. Kansas Ent. Soc.* 52:591-602.
- Frankie, G. W.; Opler, P. A.; and Bawa, K. S. 1976. Foraging behavior of solitary bees: Implications for outcrossing of a Neotropical forest tree species. *J. Ecol.* 64:1049-57.
- Gillon, D. 1971. The effect of bush fire on the principal pentatomid bugs (Hemiptera) of an Ivory Coast savanna. *Proc. Tall Timbers Fire Ecol. Conf.* no. 11, pp. 377-417.
- Gillon, Y. 1971. The effect of bush fire on the principal acridid species of an Ivory Coast savanna. *Proc. Tall Timbers Fire Ecol. Conf.*, no. 11, pp. 419-71.
- Gray, B. 1972. Economic tropical forest entomology. *Ann. Rev. Ent.* 17:313-54.
- Halffter, G., and Matthews, E. G. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 12-14:1-312.
- Heinrich, B., and Bartholomew, G. A. 1979. The ecology of the African dung beetle. *Sci. Am.* 241:146-56.
- Heithaus, E. R. 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61:675-91.
- . 1979a. Community structure of Neotropical flower-visiting bees and wasps: Diversity and phenology. *Ecology* 60:190-202.
- . 1979b. Flower visitation records and resource overlap of bees and wasps in northwest Costa Rica. *Brenesia* 16:9-52.
- Heithaus, E. R.; Opler, P. A. and Baker, H. G. 1974. Bat-pollination in *Bauhinia pauletia*. *Ecology* 55: 412-19.
- Hienton, T. E. 1974. *Summary of investigations of electric insect traps.* Technical Bulletin 1498. Washington, D.C.: U.S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service.
- Hogue, C. L., and Miller, S. E. 1980. Entomofauna of Cocos Island, Costa Rica (including Arachnida and other terrestrial Arthropoda). First progress report on studies. Unpublished report distributed by the authors, Natural History Museum of Los Angeles County.
- Howden, H. F., and Nealis, V. G. 1975. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica* 7:77-83.
- . 1978. Observations on height of perching in some tropical dung beetles (Scarabaeidae). *Biotropica* 10:43-46.
- Howell, D. J. 1979. Flock foraging in nectar-eating bats: Advantages to the bats and to the host plants. *Am. Nat.* 114:23-49.
- Hubbell, S. P. and Johnson, L. K. 1977. Competition and nest spacing in a tropical stingless bee community. *Ecology* 58:949-63.
- Janzen, D. H. 1967a. Why mountain passes are higher in the tropics. *Am. Nat.* 101:233-49.
- . 1967b. Synchronization of sexual reproduction of trees with the dry season in Central America. *Evolution* 21:620-37.
- . 1967c. Interaction of the bull's horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 47:315-558.
- . 1968a. Notes on nesting and foraging behavior of *Megalopta* (Hymenoptera) in Costa Rica. *J. Kansas Ent. Soc.* 41:342-50.

- . 1968b. Reproductive behavior in the Passifloraceae and some of its pollinators in Central America. *Behavior* 32:33–48.
- . 1970. *Jacquinia pungens*, a heliophile from the understory of tropical deciduous forest. *Biotropica* 2: 112–19.
- . 1971a. Escape of juvenile *Dioclea megacarpa* (Leguminosae) vines from predators in a deciduous tropical forest. *Am. Nat.* 105:97–112.
- . 1971b. The ecological significance of an arboreal nest of *Bombus pullatus* in Costa Rica. *J. Kansas Ent. Soc.* 44:210–16.
- . 1971c. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171:203–5.
- . 1972. Escape in space by *Sterculia apetala* seeds from the bug *Dysdercus fasciatus* in a Costa Rican deciduous forest. *Ecology* 53:350–61.
- . 1973a. Sweep samples of tropical foliage insects: Effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54:687–708.
- . 1973b. Dissolution of mutualism between *Cecropia* and its *Azteca* ants. *Biotropica* 5:15–28.
- . 1973c. Rate of regeneration after a tropical high elevation fire. *Biotropica* 5:117–22.
- . 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: A parasite of a mutualism. *Science* 188:936–37.
- . 1976a. Sweep samples of tropical deciduous forest foliage-inhabiting insects: Seasonal changes and inter-field differences in adult bugs and beetles. *Rev. Biol. Trop.* 24:149–61.
- . 1976b. The depression of reptile biomass by large herbivores. *Am. Nat.* 110:371–400.
- . 1976c. The microclimate differences between a deciduous forest and adjacent riparian forest in Guanacaste Province, Costa Rica. *Brenesia* 8:29–33.
- . 1977a. A note on optimal mate selection by plants. *Am. Nat.* 111:365–71.
- . 1977b. Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *Am. Nat.* 111:691–713.
- . 1978a. Seeding patterns of tropical trees. In *Tropical trees as living systems*, ed. P. B. Tomlinson and M. H. Zimmerman, pp. 83–128. New York: Cambridge University Press.
- . 1978b. Description of a *Pterocarpus officinalis* (Leguminosae) monoculture in Corcovado National Park, Costa Rica. *Brenesia* 14/15:305–9.
- . 1979a. Natural history of *Phelypera distigma* (Boheman), Curculionidae, a Costa Rican defoliator of *Guazuma ulmifolia* Lam. (Sterculiaceae). *Brenesia* 16:213–19.
- . 1979b. How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:13–51.
- . 1979c. How many babies do figs pay for babies? *Biotropica* 11:48–50.
- . 1979d. How many parents do the wasps from a fig have? *Biotropica* 11:127–29.
- . 1980a. Specificity of seed-attacking beetles in the deciduous forests of Costa Rica. *J. Ecol.* 68: 929–52.
- . 1980b. Heterogeneity of potential food abundance for tropical small land birds. In *Migrant birds in the Neotropics*, ed. A. Keast and E. S. Morton, pp. 545–52. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- . 1981a. Bee arrival at two Costa Rican female *Catasetum* orchid inflorescences, and a hypothesis on euglossine population structure. *Oikos* 36:177–83.
- . 1981b. Reduction in euglossine bee species richness on Isla del Caño, a Costa Rican offshore island. *Biotropica* 13:238–40.
- Janzen, D. H.; DeVries, P. J.; Higgins, M. L.; and Kimsey, L. S. 1982. Seasonal and site variation in male euglossine bees arriving at chemical baits in a Costa Rican deciduous forest and rainforest. *Ecology* 63:66–74.
- Janzen, D. H., and Martin, P. S. 1982. Neotropical anachronisms: The fruits the gomphotheres ate. *Science* 215:19–27.
- Janzen, D. H.; Miller, G. A.; Hackforth-Jones, J.; Pond, C. M.; Hooper, K.; and Janos, D. P. 1976. Two Costa Rican bat-generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology* 56:1068–75.
- Janzen, D. H., and Pond, C. M. 1975. A comparison, by sweep sampling, of the arthropod fauna of secondary vegetation in Michigan, England and Costa Rica. *Trans. Roy. Ent. Soc. London* 127:33–50.
- Janzen, D. H., and Schoener, T. W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49: 96–110.
- Janzen, D. H., and Wilson, D. E. 1974. The cost of being dormant in the tropics. *Biotropica* 6:260–62.
- Johnson, L. K., and Hubbell, S. P. 1975. Contrasting foraging strategies and coexistence of two bee species on a single resource. *Ecology* 56:1398–1406.
- Jones, C. E. 1967. Some evolutionary aspects of a water stress on flowering in the tropics. *Turrialba* 17: 188–90.
- Karr, J. R. 1976. An association between a grass (*Paspalum virgatum*) and moths. *Biotropica* 8:284–85.
- Klemperer, H. G. 1978. The repair of larval cells and other larval activities in *Geotrupes spiniger* Marsham and other species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.* 3:119–31.
- Linhart, Y. B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird pollinated *Heliconia*. *Am. Nat.* 107:511–23.
- Marshall, J. J., and Rickson, F. R. 1973. Characterization of the D-glucan from the plastids of *Cecropia peltata* as a glycogen-type polysaccharide. *Carbohydrate Res.* 28:31–37.
- Michener, C. D.; Winston, M. L.; and Jander, R. 1978. Pollen manipulation and related activities and structures in bees of the family Apidae. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 51:575–601.
- Miller, S. E., and Peck, S. B. 1979. Fossil carrion beetles of Pleistocene California asphalt deposits, with a synopsis of Holocene California Silphidae (Insecta:

- Coleoptera: Silphidae). *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.* 19:85–106.
- Mound, L. A., and Waloff, N., eds. 1978. Diversity of insect faunas. *Symp. Roy. Ent. Soc. London* 9:1–204.
- Munroe, E. 1956. Canada as an environment for insect life. *Canadian Ent.* 88:372–476.
- Opler, P. A.; Baker, H. G.; and Frankie, G. W. 1975. Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica* 7:234–47.
- Opler, P. A.; Frankie, G. W.; and Baker, H. G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *J. Biogeogr.* 3:231–36.
- Owen, D. F. 1971. *Tropical butterflies*. Oxford: Clarendon Press.
- Palmer, M. K. 1977. Natural history and population dynamics of *Pseudoxychila tarsalis* Bates (Coleoptera: Cicindelidae). Ph.D. diss., University of Michigan, Ann Arbor.
- Pohl, R. W.; Tiffany, L. H.; and Karr, J. R. 1979. Probable source of fluid from spikelets of *Paspalum virgatum*. *Biotropica* 11:42.
- Primack, R. B., and Howe, H. F. 1975. Interference competition between a hummingbird (*Amazilia taczuli*) and skipper butterflies (Hesperiidae). *Biotropica* 7:55–58.
- Putman, R. J. 1978. The role of carrion-frequenting arthropods in the decay process. *Ecol. Ent.* 3:133–39.
- Rausher, M. D., and Fowler, N. L. 1979. Intersexual aggression and nectar defense in *Chauliognathus distinguendus* (Coleoptera: Cantharidae). *Biotropica* 11:96–100.
- Real, L. A. 1980. Nectar availability and bee-foraging on *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Biotropica* 13(suppl.):64–69.
- Rickson, F. R. 1971. Glycogen plastids in Müllerian body cells of *Cecropia peltata*—a higher green plant. *Science* 173:344–47.
- . 1973. Review of glycogen plastid differentiation in Müllerian body cells of *Cecropia peltata*. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 210:104–14.
- . 1976a. Anatomical development of the leaf trichilium and Müllerian bodies of *Cecropia peltata* L. *Am. J. Bot.* 63:1266–71.
- . 1976b. Ultrastructure differentiation of the Müllerian body glycogen plastid of *Cecropia peltata* L. *Am. J. Bot.* 63:1272–79.
- . 1977. Progressive loss of ant-related traits of *Cecropia peltata* on selected Caribbean islands. *Am. J. Bot.* 64:585–95.
- Rickson, F. R., and Denison, W. 1975. Ascomycete invasion of glycogen-rich Müllerian body tissue of *Cecropia obtusifolia* (Moraceae). *Mycologia* 67:1043–47.
- Robinson, H. S., and Robinson, P. J. M. 1950. Some notes on the observed behavior of Lepidoptera in flight in the vicinity of light-sources together with a description of a light trap designed to take entomological samples. *Ent. Gazette* 1:3–20.
- Rockwood, L. L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. *Ecology* 54:1363–69.
- Schemske, D. W. 1976. Pollinator specificity in *Lantana camara* and *L. trifolia* (Verbenaceae). *Biotropica* 8:260–64.
- Schlising, R. A. 1970. Sequence and timing of bee foraging in flowers of *Ipomoea* and *Aniseia* (Convolvulaceae). *Ecology* 51:1061–67.
- Schneirla, T. C. 1971. *Army ants*. San Francisco: W. H. Freeman.
- Schoener, T. W., and Janzen, D. H. 1968. Notes on environmental determinants of tropical versus temperate insect size patterns. *Am. Nat.* 102:207–24.
- Schubeck, P. P. 1976. Carrion beetle response to poikilotherm and homeotherm carrion (Coleoptera: Silphidae). *Ent. News* 87:265–69.
- Seifert, R. P. 1974. The Spingidae of Turrialba, Costa Rica. *J. N.Y. Ent. Soc.* 82:45–56.
- Seifert, R. P., and Seifert, F. H. 1979. Utilization of *Heliconia* (Musaceae) by the beetle *Xenaescus monocerus* (Oliver) (Chrysomelidae: Hispanae) in a Venezuelan forest. *Biotropica* 11:51–59.
- Simberloff, D.; King, L.; Dillon, P.; Lowrie, S.; Lorence, D.; and Schilling, E. 1978. Holes in the doughnut theory: The dispersion of ant-lions. *Brenesia* 14–15:13–46.
- Smith, N. G. 1972. Migrations of the day-flying moth *Urania* in Central and South America. *Carib. J. Sci.* 12:45–58.
- Soderstrom, T. R., and Calderon, C. E. 1971. Insect pollination in tropical rainforest grasses. *Biotropica* 3:1–16.
- Stanton, N. 1975. Herbivore pressure on two types of tropical forests. *Biotropica* 7:8–11.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285–301.
- . 1977. Co-adapted competitors: The flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198:1177–78.
- . 1979. Notes on the natural history of *Heliconia* (Musaceae) in Costa Rica. *Brenesia* 15 (suppl.):151–80.
- Stout, R. J. 1978. Migration of the aquatic hemipteran *Limnocois insularis* (Naucoridae) in a tropical lowland stream (Costa Rica, Central America). *Brenesia* 14:1–11.
- . 1979. The effect of backflooding on the benthic invertebrate community in tropical streams. Ph.D. diss., University of Michigan.
- Stout, R. J., and Vandermeer, J. 1975. Comparison of species richness for stream-inhabiting insects in tropical and mid-latitude streams. *Am. Nat.* 109:263–80.
- Strong, D. R. 1977. Rolled-leaf hispine beetles (Chrysomelidae) and their Zingiberales host plants in Middle America. *Biotropica* 9:156–69.

- Weber, N. A. 1972. Gardening ants: The attines. *Mem. Am. Phil. Soc.* 92:1-146.
- Weiss, H. B.; Soraci, F. A.; and McCoy, E. E. 1941. Insect behavior to various wave lengths of light. *J. N.Y. Ent. Soc.* 51:117-31.
- Wiebes, J. T. 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:1-12.
- Wille, A., and Michener, C. D. 1962. Inactividad estacional de *Megacephala sobrina* Dejean (Coleoptera, Cicindelidae). *Rev. Biol. Trop.* 10:161-65.
- . 1973. The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera: Apidae). 21 (suppl. 1):1-278.
- Williams, N.J. 1978. A preliminary bibliography on euglossine bees and their relationships with orchids and other plants. *Selbyana* 2:345-55.
- Wilson, E. O. 1971. *The insect societies*. Cambridge, Mass.: Belknap Press.
- Wolda, H. 1978a. Fluctuations in abundance of tropical insects. *Am. Nat.* 112:1017-45.
- . 1978b. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *J. Anim. Ecol.* 47:369-81.

LISTA DE INSECTOS

Lista de Sphingidae

W. A. Haber

Estas palomillas pertenecen a una familia pequeña y homogénea de Macrolipidóptera, en el suborden Frenatae, caracterizado por tener un frénulo que mantiene juntas las alas anterior y posterior cuando vuelan. En las claves se les distingue por las venaduras del ala posterior: las venas Rs y Sc están conectadas por una vena transversal (R₁) cerca de la parte media de la celda discal (Borror y White 1970; Hodges 1971), sin embargo, basta la forma para reconocer a la mayoría. El cuerpo tiene un perfil cónico, con la cabeza redondeada y el abdomen largo y puntiagudo.

Las alas delanteras son largas y estrechas, y el doble de largo que las traseras. Las antenas son gruesas y curvadas en el extremo en la mayoría de las especies. El cuerpo aparenta ser demasiado grande para las alas.

Sin considerar los genitales, los machos se reconocen por el pequeño tamaño y por el abdomen alargado. En cada especie, las antenas de los machos se ven más gruesas debido a que tienen filas de setas. Casi no hay diferencias sexuales en el patrón de color, con excepción, por ejemplo, de *Erinnyas ello*. En muchas de las especies más pequeñas, los machos poseen una "cola" formada por escamas alargadas (pilosas). Pueden abrir y cerrar la cola como un pájaro. Casi siempre las hembras carecen de cola, y el abdomen termina en punta, por ejemplo: *Callionima* y *Enyo*

Los machos tienen pequeñas brochas de escamas productoras de feromona. Estas son de color blanco o crema y las guardan en un marsupio localizado en ambos lados del segundo segmento abdominal. Si uno agarra o molesta una mariposa ésta saca la brocha y produce un olor desagradable. Los machos de algunas especies tienen brochas adicionales en las coxas delanteras (*Eumorpha*) o debajo de un pliegue del ala delantera (algunas *Enyo*). Las escamas odoríferas probablemente tienen su función primaria en el cortejo, y apareamiento, pero el olor fétido de las brochas abdominales también sugiere una posible función defensiva.

El ciclo de vida de las esfíngidas es relativamente uniforme. Los huevos que miden de 1 a 3 mm de largo (promedio 1.5 mm), se depositan en forma individual en la parte inferior de las hojas. Son ligeramente alargados y aplastados. Los de casi todas las especies son de algún tono de verde (raramente amarillo, verde azulado o blanco) y no tienen ornamentos macroscópicos en la superficie. Tardan de 7 a 10 días para eclosionar.

Es fácil distinguir las orugas porque tienen un cuerno en el undécimo segmento abdominal, cerca del final del cuerpo. Este cuerno puede ser rígido y estar cubierto con espinas o setas como en *Manduca*, o suave y en forma de hilo como en *Isognathus* y *Eumorpha*. En estos dos últimos géneros la oruga puede usar el "cuerno" como látigo o hacerlo vibrar como amenaza. No hay cuerno en el quinto estadio de algunas especies (v.g., algunas *Eumorpha*, *Erinnyis*). Las orugas son cilíndricas o tienen un ensanchamiento prominente en los segmentos torácicos y en el primer segmento abdominal (*Eumorpha*, *Enyo*). Estas palomillas duran de 3 semanas a un mes en estadio larval y pasan por cinco etapas morfológicas ("instars").

Las larvas u orugas en su mayoría son de colores crípticos, y predomina el verde, pero también hay casos de marrón en algunas poblaciones. Varias especies de *Xylophanes* pasan de verde a color chocolate en el quinto estadio. Unas pocas especies tienen un parecido notable con serpientes, por ejemplo *Xylophanes* y *Eumorpha*. Uno de los casos más sobresalientes es el de *hemeroplanes triptolemus*, que en el tercer y cuarto estadio, cuando está inmóvil parece una ramilla verde ya que invierte el extremo anterior, infla el tórax, y adquiere la apariencia de una serpiente bejuquilla (*Oxybelis*). El quinto estadio es una excelente mímica de la víbora arborícola *Bothrops schlegelii*. La oruga de *Pseudosphinx tetrio* mide 12 a 15 cm de longitud, tiene anillos amarillos y negros y la cabeza roja, por lo que se parece a una serpiente coral (Janzen 1980).

Las orugas pasan por una etapa de dispersión: salen de la planta hospedera para buscar donde empupar. La mayoría lo hace enterrada unos pocos cm o en un capullo delgado en el mantillo vegetal. *Madoryx oiclus* se desvía del comportamiento típico porque teje en los troncos, un capullo como el de las demás palomillas, camuflado con trozos de corteza.

Una población de esfíngidas normalmente se alimenta de una sola especie de planta o de pocas especies,

aunque otras poblaciones a menudo usarán diferentes plantas. *Xylophanes germen* es la excepción, pues en Monteverde usa 15 especies de plantas. Aunque cada población es estenofágica (usan pocas especies como alimento), la familia en conjunto desarrolla sus orugas en más de 50 familias de plantas (Moss 1912, 1920; Hodges 1971; Harris 1972). Entre estas plantas, son comunes las que producen látex (Apocynaceae, Asclepiadaceae, Caricaceae, Euphorbiaceae, Moraceae) y las que contienen cantidades importantes de alcaloides (v.g., Rubiaceae, Solanaceae). Las familias a las que se les conoce más esfíngidas asociadas probablemente son Apocynaceae, Rubiaceae, Solanaceae, y Vitaceae. Las familias menos comunes son Podocarpaceae, Pinaceae, Araceae, y Orchidaceae (Harris 1972).

Muchas de las plantas mencionadas tienen muchos compuestos secundarios venenosos, pero no hay evidencia de que las orugas las incorporen como defensa. En general, los adultos son de colores opacos: pardo, gris, y varios tonos de verde, que le sirven como camuflaje durante el día en troncos y hojas. Muchas especies tienen colores aposemáticos (rojo, anaranjado o amarillo) en las alas posteriores o en el abdomen que confunden al depredador por un corto tiempo mientras la palomilla puede escapar. Algunas especies producen sonido (*Cocytius*, *Amphyterus*, *Protambulyx*), y particularmente varias especies de *Amphyterus* y *Eumorpha* se defienden con sus aguzadas espinas tibiales.

En las zonas templadas, estas palomillas son polinizadoras reconocidas, pero probablemente son más importantes aún en el trópico, donde son polinizadores especializados de muchos árboles, plantas de matorrales y epifitas, especialmente Mimosaceae, Rubiaceae, Cactaceae, y Orchidaceae (Haber y Frankie 1980a,b, y ver *Hylocereus costaricensis* en este libro) se alimentan principalmente de noche, de flores blancas y tubulares, que producen un perfume fuerte y parecido al de la gardenia. Las especies más pequeñas a menudo se alimentan al anochecer y al amanecer (v.g., *Enyo*, *nyceryx*, *Perigonia*). unas seis especies del país (*Aellopos*, *Eupyrhroglossum*) son mayormente diurnas.

Las esfíngidas son hábiles voladoras que pueden revolotear, volar hacia atrás e invertidas. Pueden mantenerse succionando néctar con su lengua larga y delgada en un viento de 40 km por hora. La longitud de la lengua varía con la especie y va desde 10 mm en *Cautethis spuria* hasta 250 mm o más en *Neococytius cluentius* y *Amphimoea walkeri*. Las especies de proboscis más larga polinizan flores que tienen a su vez túbulos alargados, como *Crinum*, *Posoqueria*, *Hymenocallis*, *Lindenia*, *Hylocereus*, y *Epiphyllum*. Sin embargo, estas mismas especies a veces se alimentan de minúsculas flores compuestas de orquídeas de corolas tubulares, pero cortas.

Se conocen unas mil especies de esta familia (Carcasson 1976). Unas cuatrocientas viven en el Nuevo Mundo, y de ellas por lo menos 121 en Costa Rica, o sea el 30% del total del Nuevo Mundo. Juntos, Estados Unidos y Canadá tienen solo 115 especies, y Alaska 3 (Hodges

1971). De forma más general, tiende a haber más especies en los trópicos húmedos. Sur América, África y la parte tropical de Asia tienen unas 260 especies cada uno (Schreiber 1978; Carcasson 1976), o sea el 75% del total mundial. En Perú, que solo tienen 13%, del área de Estados Unidos se conocen 193 especies (Schreiber 1978).

De mayor interés ecológico es el número de especies de lugares pequeños. Las listas incluidas aquí, de Hacienda La Pacífica, Monteverde y Turrialba son el resultado de colectas exhaustivas. La Pacífica (62 especies) está situada en bosque seco semicaducifolio (tierras bajas muy modificadas por acción humana); Monteverde (73 especies) tiene parches grandes de bosque nuboso maduro de montano bajo, y Turrialba (69 especies) bordea un bosque húmedo de premontano a lo largo del río Reventazón (Safert 1974). Aunque, no hay buenas colecciones del bosque húmedo bajo, éste puede tener entre el 50 y el 65% de los esfíngidos de Costa Rica. La mayoría de las especies del país tienen ámbitos geográficos amplios, casi continuos desde México hasta el norte de Argentina. *Xylophanes tersa* vive desde Canadá hasta Argentina. Las esfíngidas tienen reputación de voladoras de larga distancia y de migrar, pero unas pocas especies son endémicas de Costa Rica (*Protambulyx xanthus*, *Sphinx biolleyi*, *Xylophanes jordani*, u *X. zurcheri*) (Cary 1951). Las especies de ámbito amplio viven en muchos hábitats en el país, dividiéndose básicamente en bajura húmeda y seca y bosque de mediana altitud. Pocas especies están restringidas a una sola de éstas. Por ejemplo, *Stolidoptera tachasara*, *Xylophanes germen*, *X. crotonis*, y *X. rhodina* son exclusivamente de nivel montano, mientras que *Amphimoea walkeri*, *Protambulyx xanthus*, y *Xylophanes undata* solo se han encontrado en la bajura húmeda. Unas pocas son características del bosque seco, como *Ceratomia igualana*, *Erinnyis yucatanana*, *Manduca barnesi* y *Xylophanes turbata*.

La lista que presento aquí se basa fundamentalmente en mi colección y en las de R. P. Safert, D. H. Janzen y nuestros colegas en la época de 1970, pero he incluido informes publicados también (Godman y Salvin 1881; Cary 1951; Seifert 1967, 1974; Schreiber 1978). Sin duda, las colecciones privadas y de museos tienen algunos datos nuevos, y hay varias especies aún sin identificar. Basado en los ámbitos de las especies del resto de Centro América, calculo que hay unas 150 en el país.

AGRADECIMIENTOS

Las siguientes personas donaron los especímenes que permitieron ampliar los datos de distribución: Braian Bateson, Steve Bullock, Jim Crisp, Phil DeVries, Adrian Forsyth, Gordon Frankie, Benito Guindon, Carlos Guindon, Jenny Hackforth-Jones, Dan Janzen, Lucinda McDade, George Powell, y George Stevens. Ronald W. Hodges (United States National Museum) y Richard P. Seifert (George Washington University) hicieron la mayoría de las identificaciones.

- Borror, D. J., and White, R. E. 1970. *A field guide to the insects*. Boston: Houghton Mifflin.
- Carcasson, R. H. 1976. *Revised catalogue of the African Sphingidae (Lepidoptera) with descriptions of the East African species*. 2d ed. London: E. W. Classey.
- Cary, M. M. 1951. Distribution of Sphingidae (Lepidoptera: Heterocera) in the Antillean-Caribbean region. *Trans. Am. Ent. Soc.* 77:63-129.
- Godman, F. C., and Salvin, O. 1881. *Biologia Centrali-Americana: Heterocera*. 1:1-24, suppl., pp. 298-319.
- Haber, W. A., and Frankie, G. W. 1980a. Pollination ecology of *Luehea* (Tiliaceae) in Costa Rica dry forest: Significance of adapted and non-adapted pollinators. Submitted.
- . 1980b. Community organization of sphingid pollination systems in a Costa Rican dry forest. In preparation.
- Harris, P. 1972. Food-plant groups of the Semanophorinae (Lepidoptera: Sphingidae): A possible taxonomic tool. *Can. Ent.* 104:71-80.
- Hodges, R. W. 1971. *The moths of America north of Mexico*. Fasc. 21. *Sphingoidea*. London: E. W. Classey and R. B. D. Publishers.
- Janzen, D. H. 1980. Two potential coral snake mimics in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 12:77-78.
- Moss, A. M. 1912. On the Sphingidae of Peru. *Trans. Zool. Soc. London* 20:73-117.
- . 1920. Sphingidae of Para, Brazil. *Novit. Zool.* 27:333-423.
- Schreiber, H. 1978. *Dispersal centres of Sphingidae (Lepidoptera) in the Neotropical region*. Biogeographica, vol. 10. Boston: Junk.
- Seifert, R. P. 1967. A study of the Sphingidae (Lepidoptera) of Turrialba and San José with data from various other sites within Costa Rica. Report to Associated Colleges of the Midwest, 60 West Walton Street, Chicago, Ill., 60610.
- . 1974. The Sphingidae of Turrialba, Costa Rica. *J. N.Y. Ent. Soc.* 82:45-56.

Species	La Selva Field Station	Volcán Tenorio	CATIE, Turrialba	Monte- verde	Finca Las Cruces	Corcovado National Park	Santa Rosa National Park	Hacienda La Pacifica
<i>Aellopos ceculus</i> (Cram.)	x							
<i>A. clavipes</i> (R. and J.)				x			x	x
<i>A. fadus</i> (Cram.)				x			x	x
<i>A. tantalus</i> (L.)								
<i>A. titan</i> (Cram.)				x			x	x
<i>Agrius cingulatus</i> (F.)	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Aleuron chloroptera</i> (Perty)							x	
<i>A. neglectum</i> R. and J.								
<i>Amphimoea walkeri</i> (Bdv.)	x							
<i>Ampliterus donysa</i> (Drc.)				x	x			
<i>A. gannascus</i> (Stoll)	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>A. ypsilon</i> R. and J.	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Callionima falcifera</i> (Gehlen)	x	x	x	x			x	x
<i>C. inuus</i> (R. and J.)						x		
<i>C. nomius</i> (Wlk.)	x					x		
<i>C. pan</i> (Cram.)			x	x				
<i>Cautethia spuria</i> (Bdv.)			x	x			x	x
<i>Cocytius antaeus</i> (Dry.)		x	x	x				x
<i>C. beelzebuth</i> (Bdv.)		x	x	x				x
<i>C. duponchel</i> (Poey)	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>C. lucifer</i> R. and J.				x			x	x
<i>Dolbogone igualana</i> (Schaus)							x	x
<i>Enyo gorgon</i> (Cram.)			x	x		x	x	x
<i>E. lugubris</i> (L.)		x	x	x		x	x	x
<i>E. ocypete</i> (L.)	x		x	x		x	x	x
<i>E. taedium</i> (Schaus)								
<i>Erinnyis alope</i> (Dry.)	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>E. crameri</i> (Schaus)		x	x	x	x		x	x
<i>E. domingonus</i> (Butl.) ^a							x	
<i>E. ello</i> (L.)	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>E. lassauxii</i> (Bdv.)		x	x	x			x	x
<i>E. obscura</i> (F.)		x	x	x			x	x
<i>E. oenotrus</i> (Cram.)	x	x	x	x			x	x
<i>E. yucatanana</i> (Drc.)				x			x	x

INSECTOS

Species	La Selva Field Station	Volcán Tenorio	CATIE, Turrialba	Monte- verde	Finca Las Cruces	Corcovado National Park	Santa Rosa National Park	Hacienda La Pacifica
<i>Eumorpha anchemola</i> (Cram.)	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>E. capronieri</i> (Bdv.)	x		x					
<i>E. eacus</i> (Cram.)								x
<i>E. fasciata</i> (Sulz.)	x	x	x				x	x
<i>E. labruscae</i> (L.)	x	x	x	x			x	x
<i>E. obliqua</i> (R. and J.)			x	x				
<i>E. phorbis</i> (Cram.)	x		x			x		
<i>E. satellitia</i> (L.)			x	x		x	x	x
<i>E. triangulum</i> (R. and J.)	x	x	x	x	x	x	x	
<i>E. vitis</i> (L.)	x	x		x		x	x	x
<i>Eupyrrhoglossum sagra</i> (Poe y)	x			x		x	x	x
<i>Hemeroplanes ornatus</i> (Rothsch.)								
<i>H. triptolemus</i> (Cram.)			x				x	x
<i>Hyles lineata</i> (F.)				x			x	x
<i>Isognathus rimosus</i> (Grt.)			x	x			x	x
<i>Madoryx oiclus</i> (Cram.)			x	x		x	x	x
<i>M. pluto</i> (Cram.)			x	x	x	x		
<i>Manduca albiplaga</i> (Wlk.)	x					x		
<i>M. barnesi</i> (Clark)							x	x
<i>M. corallina</i> (Drc.)	x	x		x	x		x	x
<i>M. dalica</i> (Kby.)								
<i>M. diffissa</i> (Btl.)						x		
<i>M. dilucida</i> (Hy. Edw.)							x	x
<i>M. florestan</i> (Cram.)	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>M. hannibal</i> (Cram.)		x	x			x		
<i>M. lanuginosa</i> (Hy. Edw.)							x	
<i>M. lefeburei</i> (Guer.)	x		x	x			x	x
<i>M. lichenea</i> (Burm.)			x					
<i>M. lucetius</i> (Stoll)								
<i>M. muscosa</i> (R. and J.)				x		x	x	x
<i>M. occulta</i> (R. and J.)	x	x	x	x			x	x
<i>M. ochus</i> (Klug)	x		x	x			x	x
<i>M. pellenia</i> (H.-S.)	x		x	x	x			
<i>M. rustica</i> (F.)	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>M. sesquiplea</i> (Bdv.)								
<i>M. sexta</i> (L.)	x	x	x	x		x	x	x
<i>Neococytius cluentius</i> (Cram.)			x	x		x		x
<i>Nyceryx coffeae</i>			x				x	x
<i>N. eximia</i> R. and J.			x	x				
<i>N. magna</i> (Fldr.)	x		x					
<i>N. riscus</i> (Schaus)				x			x	x
<i>N. stuarti</i> (Roths.)								x
<i>N. tacita</i> (Drc.)			x					
<i>N. ericea</i> (Drc.)				x				
<i>Oryba achemenides</i> Cram.	x							
<i>O. kadeni</i> (Schauf.)					x			
<i>Pachygonia drucei</i> R. and J.	x						x	
<i>P. subhamata</i> (Wlk.)				x				
<i>Pachylia darceta</i> Drc.	x		x		x	x		
<i>P. ficus</i> (L.)	x		x	x		x	x	x
<i>P. syces</i> (Hbn.)	x		x			x	x	x
<i>Pachylioides resumens</i> (Wlk.)	x		x	x		x	x	x
<i>Perigonia lusca</i> (F.)		x	x	x		x	x	x
<i>P. stulta</i> H.-S.			x	x				
<i>Phryxus caicus</i> (Cram.)							x	x

Species	La Selva Field Station	Volcán Tenorio	CATIE, Turrialba	Monte- verde	Finca Las Cruces	Corcovado National Park	Santa Rosa National Park	Hacienda La Pacifica
<i>Protambulyx goeldii</i> R. and J.								
<i>P. strigilis</i> (L.)	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>P. xanthus</i> R. and J.	x							
<i>Pseudosphinx tetrio</i> (L.)		x	x	x			x	x
<i>Sphinx biolleyi</i> (Schaus)								
<i>S. merops</i> Bdv.	x		x	x			x	x
<i>Stolidoptera tachasara</i> (Drc.)				x				
<i>Unzela japix</i> (Cram.)						x	x	
<i>U. pronoe</i> (Drc.)	x					x		x
<i>Xylophanes acrus</i> R. and J.	x	x	x	x	x			
<i>X. adalia</i> (Drc.)								
<i>X. amadis</i> (Stoll)				x				
<i>X. anubus</i> (Cram.)	x	x	x	x		x	x	x
<i>X. belti</i> (Drc.)	x		x					
<i>X. ceratomioides</i> (G. and R.)	x	x	x	x	x	x	x	
<i>X. chiron</i> Dry.	x	x	x	x	x		x	x
<i>X. crotonis</i> (Wlk.)				x				
<i>X. eumedon</i> (Bdv.)								
<i>X. germen</i> (Schaus)				x				
<i>X. guianensis</i> (Rothsch.)						x		
<i>X. hannemanni</i> Closs				x				
<i>X. jordani</i> Clark				x				
<i>X. libya</i> (Drc.)	x	x	x	x		x		x
<i>X. loelia</i> (Drc.)	x	x	x			x	x	
<i>X. maculator</i> (Bdv.)				x			x	
<i>X. neoptolemus</i> (Stoll)			x	x	x			
<i>X. pistacina</i> (Bdv.)		x	x					
<i>X. pluto</i> (F.)	x	x	x	x		x	x	x
<i>X. porcus</i> (Hbn.)	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>X. rhodina</i> R. and J.				x				
<i>X. tersa</i> (L.)	x	x	x	x		x	x	x
<i>X. thyelia</i> (L.)	x	x	x					
<i>X. titana</i> (Drc.)	x	x	x	x				
<i>X. turbata</i> (Hy. Edw.)							x	x
<i>X. ryndarus</i> (Bdv.)		x		x				
<i>X. undata</i> R. and J.	x	x				x		
<i>X. zurcheri</i> (Drc.)	x		x					

^a May be conspecific with *obscura* (Hodges 1971).

Lista de hormigas arrieras

(Formicidae: Ecitoninae)

C. W. Rettenmeyer

A la derecha de cada especie se incluye los símbolos "w" (obrero) (reina) y (macho). De casi todas las especies se conoce menos de 5 datos de colecta.

Cheliomyrmex sp. w,

Se encuentra en el norte y sur del país pero no se ha informado de la presencia de ningún miembro de este género en el país.

Eciton burchelli foreli Mayr, w, ,

Esta subespecie aparentemente es una forma de la Vertiente Atlántica, las obreras son pequeñas y tienen abdomen de amarillo o anaranjado, más claro que el tórax. Se ha colectado en Limón, Puerto Viejo, y La Selva.

E. burchelli parvispinum Forel, w,

Esta es posiblemente una forma de la Vertiente Pacífica; las obreras tienen el abdomen de negro a rojizo, más o menos del mismo color del tórax. Se han colectado en Cañas, Monteverde, Vara Blanca, Rincón de Osa y Palmar Sur.

Cheliomyrmex sp. w, ♂

Cheliomyrmex occurs both north and south of Costa Rica, but no member of this genus has yet been reported from this country.

Eciton burchelli foreli Mayr, w, ♀, ♂

This subspecies is apparently an Atlantic slope form, and the small workers have a yellow to orange gaster distinctly lighter than the thorax. It has been collected at Limón, Puerto Viejo, and La Selva (Heredia).

E. burchelli parvispinum Forel, w, ♀, ♂

This subspecies is apparently a Pacific slope form, and the workers have a black to reddish gaster about the same color as the thorax. It has been collected at Cañas, Monteverde, Vara Blanca, Rincón (Osa Peninsula), and Palmar Sur.

E. dulcius crassinode Borgmeier, w, ♀

E. hamatum (F.), w, ♀, ♂

The most common light brown to orange species.

E. jansoni Forel, ♂

Probably the male of *E. dulcius crassinode*.

E. lucanoides conquistador Weber, w, ♀

E. mexicanum Roger, w, ♀, ♂

E. vagans (Olivier), w, ♀, ♂

Two or three subspecies of *E. mexicanum* and *E. vagans* have been reported from Costa Rica.

Labidus caecus (Latreille), w, ♀, ♂

L. curvipes (Emery), ♂

L. praedator (F. Smith), w, ♀, ♂

The most common small black to reddish black swarm raider with swarms usually 1–3 m wide.

L. spininodis (Emery), w

Neivamyrmex adnepos (Wheeler), w

N. alfaroi (Emery), w, ♀

N. antillanus (Forel), w

N. asper Borgmeier, w

N. compressinodis Borgmeier, w

N. diana (Forel), w, ♀, ♂

N. digitistipus Watkins, ♂

N. fumosus (Forel), ♂

N. gibbatus Borgmeier, w, ♀

N. halidayi (Shuckard), ♂

N. humilis (Borgmeier) w, ♀, ♂

N. impudens (Mann), w

N. klugi distans Borgmeier, ♂

N. longiscapus Borgmeier, ♂

N. macrodentatus (Mennozi), w

N. melsheimeri (Haldemann), ♂

N. opacithorax (Emery), w, ♀, ♂

N. pilosus mexicanus (F. Smith) w, ♀, ♂

N. pullus Borgmeier, ♂

Not reported from Costa Rica but reported from north and south of this country.

N. spatulatus (Borgmeier), ♂

N. spinolai (Westwood), w, ♀, ♂

N. spoliator (Forel), ♂

N. sumichrasti (Norton), w

N. swainsoni (Shuckard), ♂

Nomamyrmex esenbecki wilsoni (Santschi), w, ♂

N. hartigi (Westwood), w, ♂

Lista de chapulines (Saltamontes)

(Acridoides)

H. F. Rowell

En cada subfamilia, los géneros y las especies se anotan en orden alfabético, y no por tribu u otra clasificación taxonómica.

Taxon	Locality					
	La Selva (Puerto Viejo)	Cerro de la Muerte	Rincón and Corcovado National Park (Osa Peninsula)	Las Cruces, San Vito	Monteverde (Tilarán)	La Pacifica, Palo Verde, and Santa Rosa National Park (Lowland Guanacaste)
Proscopiidae						
<i>Proscopia septentrionalis</i>			X			
Eumastacidae						
<i>Eumastax dentata</i>			X			
<i>E. robertsi</i>	X					
<i>E. surda</i>			X			
<i>E. sp. indet. 1</i>				X		
<i>E. sp. indet. 2</i>					X	
<i>E. sp. indet. 3</i>						X
Pyrgomorphidae						
<i>Prospheia scudderi</i>					X	?
Romaleidae						
Romaleinae						
<i>Phaeoparia phrygana</i>				X		
<i>Chromacris colorata</i>					X	X
<i>C. trogon</i>	X					
<i>Legua crenulata</i>	X					
<i>Munatia decorata</i>	?					
<i>Procolpia lankesteri</i>	X					
<i>Taeniopoda maxima</i>	X					
<i>T. varipennis</i>						X
<i>Tropidacris cristata</i>	X		X	X	X	X
<i>Xyleus centralis</i>						X
Genus nov., nr. <i>Pseudohisychius</i>			X			
Bactrophorinae						
<i>Bactrophorus mirabilis</i>			X			
<i>Mezentia gibbera</i>			X			
<i>M. sp. indet.</i>	X					
<i>Caenolampis osae</i>			X			
<i>C. robertsi</i>	X					
<i>Nautia costaricensis</i>			X			
<i>N. flavosignata</i>	X					
<i>Rhcnoderma humile</i>						X
<i>Rh. olivaceum</i>			?			
<i>Rh. sp. indet. 1</i>	X					
<i>Rh. sp. indet. 2</i>			X			
<i>Rh. sp. indet. 3</i>				X		

Taxon	Locality					
	La Selva (Puerto Viejo)	Cerro de la Muerte	Rincón and Corcovado National Park (Osa Peninsula)	Las Cruces, San Vito	Monteverde (Tilarán)	La Pacifica, Palo Verde, and Santa Rosa National Park (Lowland Guanacaste)
<i>Rh. sp. indet. 4</i>					X	
<i>Taeniophora femorata</i>			X			
<i>T. panamae</i>			X			
<i>T. sp. nov.</i>	X					
<i>Zoumolampis bradleyi</i>	X					
Acrididae						
Proctolabinae						
<i>Adelotettix gigas</i>	X					
<i>Ampelophilus olivaceus</i>			X	X		
<i>Balachowskyacris olivaceus</i>	X					
<i>B. robertsi</i>			X			
<i>Drymacris nebulicola</i>					X	
<i>Drymphilacris bimaculata</i>	X					
<i>D. monteverdensis</i>					X	
<i>Kritacris arboricola</i>	X					
<i>Leioscapheus gracilicornis</i>			X	X		
<i>L. guapiles</i>	X					
<i>L. laselvae</i>	X					
<i>L. variegatus</i>			X			
<i>Paratela ovatipennis</i>					X	
<i>Tela neeavora</i>	X					
<i>Zosperamerus planus</i>	X		X			
<i>Z. virgatus</i>	X		X			
Rhytidochrotinae						
<i>Hylopedetes gemmeus</i>					X	
<i>H. nigrithorax</i>				X		
<i>H. surdus</i>					X	
<i>Scirtopaon dorsatus</i>					X	
Leptysminae						
<i>Guetaresia lankesteri</i>	X					
<i>Leptysmia marginocollis</i>						X
<i>Stenacris fissicauda</i>	X		X	X		X
<i>S. xanthochlora</i>						X
<i>Stenopola dorsalis</i>						X
<i>S. puncticeps</i>			X			
Copiocerinae						
<i>Copiocera harroweri</i>			X			
<i>C. specularis</i>	X					
Ommatolampinae						
<i>Abracris flavolineata</i>	X		X	X	X	X
<i>A. obliqua</i>						X
<i>Ateliacris annulicornis</i>			X	X		
<i>Leptalacris fastigiata</i>					X	
<i>Leptomerinthoprora flavovittatus</i>	X					
<i>L. modesta</i>				X		

Taxon	Locality					
	La Selva (Puerto Viejo)	Cerro de la Muerte	Rincón and Corcovado National Park (Osa Peninsula)	Las Cruces, San Vito	Monteverde (Tilarán)	La Pacifica, Palo Verde, and Santa Rosa National Park (Lowland Guanacaste)
<i>L. sp. indet.</i>			X			
<i>Microtylopteryx fusiformis</i>	X				X	
<i>M. hebaridi</i>	X					
<i>M. talamancae</i>				X		
<i>Pseudanniceris nigrinervis</i>	X		X			
<i>Rhachicreagra drymocnemensis</i>					X	
<i>R. melanota</i>					X	
<i>R. nothra</i>	X					
<i>R. obsidian</i>			?	X		
<i>R. khayachrosa</i>				X		
<i>Vilerna aeneo-oculata</i>				X		X
Genus, sp. nov. nr. <i>Pauracris</i>				X		
Genus, sp. nov. nr. <i>Tamnacris</i>	X					
Cyrtacantharidinae						
<i>Schistocerca centralis</i>						X
<i>S. nitens</i>	X		X	X	X	X
<i>S. pallens</i>						X
Melanoplinae						
<i>Aidemona azteca</i>				X		
<i>Baeacris talamancensis</i>		X				
<i>Dichroplus morosus</i>					X	
Oedipodinae						
<i>Heliastis costaricensis</i>						X
<i>Lactista pellepidus</i>						X
Acridinae						
<i>Achurum sumichrasti</i>					X	X
<i>Amblytropidia auriventris</i>			X	X		
<i>A. costaricensis</i>						X
<i>Metaleptea brevicornis</i>	X		X	X	X	X
<i>Orphula pagana</i>			X	X	X	X
Gomphocerinae						
<i>Orphulella punctata</i>	X		X	X	X	X
<i>Rhammatocerus viatorius</i>						X
<i>Silvitettix biolleyi</i>						X
<i>S. communis</i>			X	X		
<i>S. maculata</i>					X	
<i>S. thalassinus</i>						X
Total number of spp. at each locality	35	2	34	23	22	27
Total number of spp. in Costa Rica (to date)	146					
Total number of spp. at all OTS sites combined	101					

Lista de mariposas

P. J. DeVries

Muy poco se ha estudiado sobre la ecología de las mariposas tropicales. Aquí toco algunos aspectos de la ecología de las de Costa Rica, e incluyo la bibliografía básica para el estudiante neófito.

BIOLOGIA DE LOS ADULTOS

Incluyo aquí las hespéridas, llamadas en inglés "skippers" (saltarinas) porque vuelan trechos muy cortos cerca del suelo. Estas son diurnas al igual que las mariposas que verdaderamente pertenecen por su sistemática al grupo de las diurnas. La mayor parte de la actividad tiene lugar entre las 8 y las 14 horas, sin embargo, en la mayoría de las especies hay picos específicos de actividad en ciertas formas. Por ejemplo, las riodínidas del género *Euselasia* vuelan en la orilla del bosque a inicios de la mañana, y cerca de las 9 de la mañana se pasan al dosel o a la parte interna del bosque, donde quedan inactivas por el resto del día. Algunos machos de la familia Lycaenidae (*Arcas*, *Thecla*, *Calycopis*) se posan en un lugar específico a la misma hora cada día (G. B. Small, com. pers.), cada especie en un lugar particular.

En general, las hembras ovipositan entre las 11 y las 13 horas, con la excepción de las que viven en hábitats con muy pocas horas de sol al día, por ejemplo, zonas muy altas. En éstas, ovipositan a cualquier hora en que haya sol.

Algunas especies están activas al amanecer y al anochecer, siendo particularmente conocidas por su actividad crepuscular las brasólidas (*Caligo*, *Opsiphanes*). Este hábito lo tienen también algunas pocas espéridas (*Celaenorrhinus*, *Bungalotis*), así como la satírida *Manataria maculata*. De una especie se sabe que es nocturna: *Celaenorrhinus fritz-gaertneri* (Hesperiidae), que es parda, mediana, y pasa el día en grupos dentro de cuevas y árboles huecos (P. J. DeVries y J. Schule, sin publicar). En la época seca en el bosque caducifolio de Santa Rosa, sospecho que otras especies hasta ahora consideradas crepusculares son en realidad nocturnas. Por ejemplo, la brasólida *Narope cyllastros* y algunas *Tagetes* llegan a las velas y a la luz negra mucho después de haberse puesto el sol.

Estacionalidad y migraciones

La fluctuación estacional de poblaciones de adultos no se ha estudiado en Costa Rica, pero resultan obvias en los hábitats estacionales como el bosque seco de Guanacaste. En los hábitats "más estables" (La Selva, Corcovado) las fluctuaciones son menores pero todavía discernibles.

En general, junio y julio son los meses de mayor densidad de adultos en todos los hábitats de Costa Rica, aunque no sea obvio en la comunidad del bosque pluvial.

Estos meses constituyen el primer tercio de la época lluviosa del lado pacífico de Costa Rica, y del lado Atlántico corresponden a una sequía corta.

También en estos meses en el lado pacífico hay abundancia de orugas que aprovechan el follaje recién producido; algunas especies tienen una generación en este nuevo crecimiento general, seguida de migración de muchos individuos al lado atlántico (v.g., *Eunica monima*, obs. pers.). Hay un cambio muy claro y rápido en la composición específica al avanzar la época lluviosa. Aparentemente algunas especies, migratorias o no, pasan la estación seca en Guanacaste (unos pocos individuos en microhábitats húmedos, que se reproducen al llover en mayo; (v.g., *Eunica monima*, *Eurema diara*, *Eurytides epidaus*, *Siproeta stelenes*, y *Smyrna blomfieldia*). En este período, estas especies generalmente están en diapausa reproductiva (O. Taylor, J. McKenley, sin publicar).

En Costa Rica, la migración de mariposas mejor conocida es la de la colipato verde, *Urania fulgens* (Uranidae) (Smith 1972). En algunos años, su migración hacia el sur consta de millones de individuos que vienen de Honduras y acaban en Colombia, dando la apariencia de aumentar la cantidad de mariposas durante el viaje. He visto pasos de montañas cerca del Cerro de La Muerte tan llenos de colipatos que la carretera se volvió resbalosa con cuerpos de estas mariposas atropelladas por los automóviles. De Costa Rica, se sabe que migran las siguientes especies: *Ascia monuste*, *Phoebis agarithe*, *P. sennae* (Pieridae), *Eunica monima*, *Marpesia chiron* (Nymphalidae) y *Libytheana carinenta* (Libytheidae). Algunas de estas migran a grandes distancias y han sido vistas en alta mar. Hay un resumen sobre el tema, Williams (1930).

Además de estas migraciones, que parecen ser unidireccionales, he observado que las itómidas migran verticalmente en las montañas según cambia el clima local o la estación (Haber 1977; F. G. Stiles, sin publicar). Se ha postulado que las migraciones se deben a depredación, parasitismo, y cambios en la abundancia y calidad de las plantas hospederas (Johnson 1978), pero no hay estudios de la historia natural de una mariposa en migración.

La alimentación de los adultos

Las mariposas se alimentan con una proboscis, por lo que solo pueden ingerir líquidos. Lo más común es que tomen néctar de las flores. Baker (1975) demostró que el néctar de las flores, que visitan las mariposas, tiende a ser rico en aminoácidos libres y azúcares, por lo que es un recurso de mayor calidad que el néctar azucarado de las flores visitadas por abejas. Las flores de las mariposas tienden a ser rojas, por ejemplo *Lantana camara* (Verbenaceae), *Asclepias curassavica* (Asclepiadaceae), y *Hamelia patens* (Rubiaceae). Las flores de *Cordia* spp. (Boraginaceae) son blancas y frecuentemente visitadas por licénidas y riodínidas. Opler, Baker y Frankie (1975) encontraron que estas mariposas son importantes en su polinización. También algunas mariposas llegan a las

flores a extraer polen, lo que ha sido bien documentado por Gilbert en el caso de las mariposas *Heliconius* que llegan a *Anguria* y *Gurania* (Cucurbitaceae). Probablemente lo mismo ocurre en otros géneros de mariposas (DeVries 1979). Usar polen es un comportamiento muy especializado que tiene gran influencia en la demografía y ecología de estas mariposas (Gilbert 1972; Dunlap-Pianka, Boggs, y Gilbert 1977).

Algunas mariposas nunca visitan flores sino que se alimentan de frutas en descomposición, excrementos, carroña y hongos. Las ninfálicas de la subfamilia Charaxinae (*Prepona*, *Agrias*, *Anaea*) casi nunca llegan a las flores y prefieren localizar cantidades pequeñas de frutas en descomposición en medio bosque. Otras ninfálicas que no se alimentan de néctar floral son *Hamadryas*, *Historis*, *Catonephele*, *Epiphile* y *Eunica*. Hay gran diferencia en el grado de atracción que ejercen diversas frutas descompuestas a cada especie de mariposas. Por ejemplo, he usado trampas con banano fermentado en hábitats donde hay muchas especies frugívoras, pero sólo unas pocas llegan. He capturado a algunas de estas especies en excremento de perro y no las he visto en ninguna otra ocasión. No sé de ningún estudio sobre las necesidades o preferencias alimenticias de estas mariposas en el neotrópico.

Los atrayentes consumidos no son siempre alimento propiamente dicho. Por ejemplo, Pliske (1975a,b) demostró que algunas itómidas y danaidas visitan plantas que tienen alcaloides piroisidínicos (Boraginaceae y Compositae), los cuales usan como precursores en la biosíntesis de feromonas sexuales. Estas a su vez causan la formación de grupos de machos ("leks") (Haber 1977). Algunas especies costarricenses de *Epidendrum* (Orchidaceae) posiblemente contienen alcaloides similares puesto que atraen a los itómidos machos (P. J. DeVries y C. Todzia, sin publicar). Los machos de las familias Papilionidae y Pieridae visitan arena humedecida con agua u orina para obtener sales de sodio (Arms, Feeny y Lederhouse 1974); estos autores postularon que las sales son un nutrimento. Sin embargo, aunque eso podría ser cierto, en vista del trabajo reciente sobre las sustancias químicas utilizadas en la atracción sexual, es posible que, sencillamente, estos machos estén obteniendo los precursores para la feromona de apareamiento.

BIOLOGIA DE LOS ESTADIOS INMADUROS

Una larva de mariposas, llamada oruga, puede considerarse como una boca con mandíbulas especializadas para masticar y un cuerpo alargado que alberga un tracto digestivo largo. Casi todas las orugas son herbívoras, y, generalmente, un individuo solo consume una fracción muy pequeña de la biomasa de la planta. Algunas orugas licénidas son depredadoras y se alimentan de insectos escama y larvas de hormigas. Ehrlich y Raven (1965) recopilaron información sobre plantas hospederas y encontraron que las especies de mariposas emparentadas utilizan grupos de plantas también emparentados. Acuñaron la palabra "coevolución" para describir este

fenómeno, pero D. H. Janzen opina que este caso, casi con seguridad, no es una verdadera coevolución. Aunque la presión que, como herbívoros, ejercen las mariposas costarricenses sobre las plantas suele ser muy pequeña en comparación con la de otros insectos herbívoros, algunas se han convertido en plagas importantes (v.g., *Caligo* en los bananales). Las mariposas *Heliconius* pueden ejercer suficiente presión selectiva como para modificar la forma de la hoja (Gilbert 1975). Se conocen las plantas hospederas de la mayoría de los géneros no tropicales, aunque muchas de las especies del país necesitan estudios de tallados de su ciclo, como los de Muyschondt (1976), particularmente en las especies de las familias Lycaenidae, Riodinidae, y Hesperiiidae.

Hay orugas gregarias y solitarias. Las primeras típicamente sincronizan alimentación, ecdicis (muda) y formación y emergencia de la pupa. Si uno las molesta, el grupo de orugas reacciona en conjunto, lo que tal vez refuerza la defensa contra depredadores y parasitoides. Las orugas solitarias tienen defensas como cripsis, mimetismo, sustancias repelentes y refugios hechos con sedas u hojas arrolladas, o mimetismo de diversos objetos, por ejemplo el género *Papilio* imita una cuita, las licénidas imitan botones en flor o frutas, y algunas piéridas y satíridas imitan la vegetación. Me parece que las cadenas de heces que hacen los primeros estadios de las Charaxinae de Costa Rica son características (los demás estadios viven dentro de hojas que ellos mismos enrollan). Al igual que los áfidos y algunos otros homópteros, la mayoría de las orugas de licénidas y riodínidas son cuidadas por hormigas.

Casi todas las mariposas empupan fuera de la planta hospedera (individuos crípticos solitarios). Sin embargo, en algunas especies como *Eumaeus minyas* (Lycaenidae), *Perute charops* (Pieridae), *Heliconius hewitsoni* (Nymphalidae), y *Melanis pixie* (Riodinidae), forman grupos de hasta 50 crisálidas, y los adultos emergen simultáneamente o con una diferencia máxima de un día. Algunas hembras se aparean estando aún en la crisálida (*Heliconius*): liberan una feromona y el macho se aparea antes de que emerjan.

La ecología de las pupas ha sido particularmente descuidada y es campo virgen para luego estudiar: lugar, sociabilidad, defensa, depredación, tasas, etc.

HABITATS

En general, es difícil relacionar las mariposas con ciertos hábitats, pues cada género y especie ocupa diversas zonas.

Bosque caducifolio del Pacífico: claras fluctuaciones de densidad de adultos en el año; algunas especies mexicanas alcanzan aquí el límite sur como por ejemplo *Parides photinus*, y *P. montezuma* (Papilionidae); en general muchas especies.

Perennifolio del Pacífico: Por ejemplo, la Península de Osa; muchas especies (especialmente riodínidas y licénidas); especies típicas de Panamá, algunas sur-

americanas (v.g., *Heliconius hewitsoni*, *Papilio ascolius*); muchas de las subespecies itómidas muestran transición a las formas del sur.

Mediana altitud: Atlántico y Pacífico de 500 a 1600 m; muchas especies, mezcladas las de mayor y menor altitud.

Zonas altas: Hábitats muy húmedos; 1700 a 3000 m; riodínidas pocas o ausentes, muchos géneros de mariposas satíridas con afinidades de los Andes suramericanos (v.g., *Lymanopoda*, *Oxeoschistus*, *Cyllopsis*, *Catyriginis*); algunos endémicos a más de 2600 m (v.g., *Catasticta cerberus*). Adultos especialistas en vivir con muy poco sol al día.

Pasos de montaña: Mezcla de especies del Atlántico y del Pacífico; poco sol al día; algunas con muchas especies endémicas (v.g., Bajo de la Hondura, Virgen del Socorro); de 500 a más 1500 m de altitud.

Bosque perennifolio del Atlántico: Muy húmedo, muchas especies; mezcla de especies de las provincias biogeográficas guatemalteca y Suramericana; algunas endémicas (v.g., *Dynamine ate*, *Perisama barnesi*).

DESCRIPCION DE LAS FAMILIAS DE MARIPOSAS DE COSTA RICA

La relación de las familias y subfamilias ha sido estudiada por Ehrlich (1958), basándose en muchas características (fig. 11.1).

Papilionidae

Estas mariposas son medianas o moderadamente grandes, con seis patas ambulatorias, antenas gruesas en el extremo y ligeramente curvadas hacia arriba, alas traseras a veces con colas en algunas especies. Todas las orugas con glándulas odoríferas eversibles (osmeterios) que posiblemente sirven de defensa contra depredadores y parasitoides. Estos osmeterios se guardan en una bolsa situada detrás de la cabeza y la oruga los saca cuando se le molesta; son características de esta familia. Las orugas no tienen espinas, aunque en algunos géneros hay papilas carnosas. La coloración varía desde amarillo moteado a pardo que asemeja una cuita de ave, hasta rojo y blanco brillante. En Costa Rica usan las siguientes plantas: Aristolochiaceae (*Battus*, *Parides*), Annonaceae (*Eurytides*), Rutaceae, Piperaceae, Lauraceae, Umbelliferae, y Hernandiaceae (*Papilio*).

Todas las especies visitan flores a menudo, especialmente las de *Lantana camara*, *Hamelia* y *Stachytarpheta*, excepto mariposas del género *Eurytides*, aunque estas últimas llegan ocasionalmente a las inflorescencias de *Cordia* (Boraginaceae) y *Casearia* (Flacourtiaceae). Suele verse machos de muchas especies que beben en charcos junto con Piéridas y otras. La familia se encuentra en todos los hábitats del país. La mayoría de las especies de *Papilio*, *Battus*, y *Eurytides* vuelan en pleno sol, y todas las parides son especies de bosque, rara vez se les ve en campo abierto.

Pieridae

Estas mariposas son de pequeño a medianas, con seis patas ambulatorias. La mayoría son blancas, amarillas o negras, o una combinación de éstos. Algunas especies imitan las itómidas, *Heliconius*, o danaidas, pero se les puede reconocer por sus seis patas ambulatorias. Las orugas son, en general, verdes y suelen tener granjas o rayas amarillas o negras. Su cápsula cefálica es redondeada y granulada; plantas usadas en Costa Rica: Leguminosae, Capparidaceae, Cruciferae, Simaroubaceae, y Loranthaceae.

La mayoría vuelan en áreas abiertas y soleadas; las miméticas son del bosque. Todas se alimentan de néctar y de flores y son comunes en la orilla del bosque, caminos, potreros y jardines. Algunos machos beben en charcos formando grupos grandes. Todas las especies, excepto las miméticas del bosque, vuelan muy rápidamente.

Ithomidae

Estas mariposas son pequeñas o medianas, solo tienen cuatro patas ambulatorias y las alas delanteras son alargadas. Muchas tienen las alas transparentes o ligeramente translúcidas, y con rayas anaranjadas, negras y amarillas. Los extremos de las antenas no son engrosados, en casi todas especies, la cabeza es relativamente pequeña (comparar con *Heliconius*), y todos los machos tienen brochas de "pelos" doríferos (escamas modificadas) en el lado superior de la costa del ala trasera. Todas son especies de bosque, de vuelo lento y de aleteo profundo, las orugas no tienen ornamentos, espinas o pelos, pero algunos géneros tienen proyecciones carnosas que salen de la base de los lobopodios (patas o "propatas"). La coloración es variable, incluso a nivel de género. Pueden ser verdes, blancas con anillos negros y anaranjados, gris opaco con marcas rojas y azules, etc. La mayoría son crípticas, y se alimentan de Solanaceae y Apocynaceae.

A menudo, se les ve en las flores que crecen a la orilla del bosque, en senderos y ríos. A veces forman grupos en el bosque. Estos grupos son "leks" multigenéricos y suelen formarse en el mismo lugar cada día. Los machos parecen ser atraídos por plantas muertas (Boraginaceae: *Heliotropium*, *Myosotis* y algunas compuestas), de las cuales extraen precursores para feromonas de apareamiento que a su vez ayudan a formar el "lek". La migración se realizó en Costa Rica de muchas especies de itómidas verticalmente según la estación. Se cree que todas son de mal sabor para los depredadores y que sirven como modelos en complejos de mimetismo mulieriano y batesiano.

Danaiidae

Las Danaiidae son mariposas pequeñas de color anaranjado oscuro o pardo como las monarcas o imitan la coloración de itómidas o helicónidas. El ápice del ala delantera es algo alargado; tienen cuatro patas desarrolla-

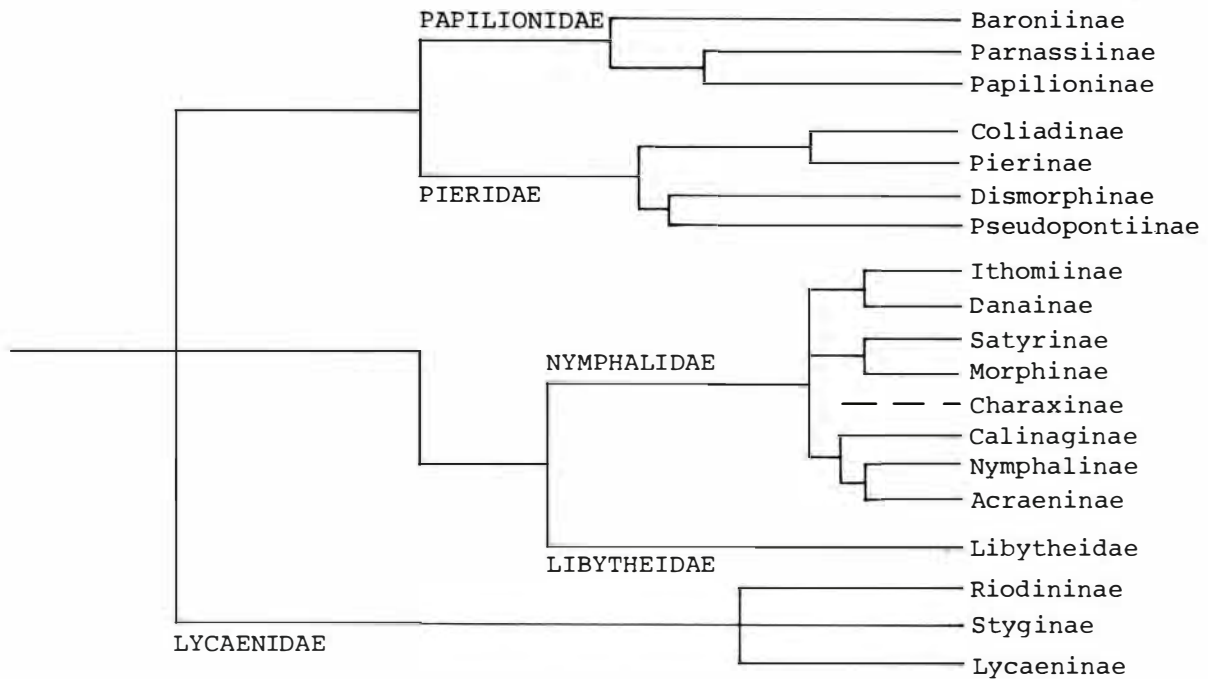


Fig. 11.1 Relaciones entre familias y subfamilias de mariposas (según Ehrlich 1958).

das (el otro par reducido) y las antenas son cortas y gruesas, sin abultamiento en el extremo. En Costa Rica, solo una especie no tiene puntos blancos en el tórax, que es negro. Algunos machos tienen "pinces" abdominales que sacan si se les presiona ligeramente el tórax. Las orugas normalmente son blancas con anillos oscuros y tienen dos papilas en forma de látigo cerca de la cabeza. Se alimentan de Apocynaceae, Asclepiadaceae, Caricaceae y Moraceae. Las mariposas costarricenses parecidas a las monarcas vuelan en áreas abiertas de crecimiento secundario. El resto lo hace en el bosque, siguiendo los ríos, orillas del bosque y áreas abiertas por la caída de árboles. A menudo, visitan las flores de *Senecio* (Compositae) y las de áreas abiertas visitan *Asclepias curassavica* (Asclepiadaceae) o *Lantana camara* (Verbenaceae).

Satyridae

Subfamilia Brassolinae

Las mariposas de la subfamilia Brassolinae son medianas y grandes, de cuatro patas. La mayoría tienen ocelos conspicuos debajo del ala posterior, que aparentemente imitan a los ojos de los vertebrados. Las orugas son grandes, de color verde o pardo opaco. La cápsula cefálica normalmente tienen una corona de cuernos rectos engrosados en el extremo, siendo más grandes los dorsales. El último segmento de la oruga se divide formando una tijereta. Todas son muy crípticas en sus plantas hospederas: Musaceae, Heliconiaceae, Marantaceae, Palmae, Bromeliaceae, y Gramineae (especialmente bambúes).

Se suelen ver al amanecer y al anochecer, siguiendo ríos, trillos, o bordes de bosques y son activas de día solo en la parte más oscura del bosque. Ninguna se alimenta de néctar: todas aprovechan frutas podridas o savia que mana de heridas en los troncos, ambas fuentes ricas en azúcares.

Subfamilia Satyrinae

Estas son pequeñas o medianas, la mayoría pardo opaco con pequeños ocelos en la parte inferior de las alas. Tienen cuatro patas desarrolladas y la base de la vena costal del ala delantera está inflada, como una vesícula. Las orugas son verdes o pardo opacas, generalmente con cola bifurcada, la cápsula cefálica puede ser redondeada y sin adornos o tener dos cuernos cortos y fuertes. Todas las orugas son muy crípticas y poco activas. Utilizan especies de Gramineae, Cyperaceae, Palmae, Marantaceae, Heliconiaceae, y Selaginellaceae.

Casi todas las especies habitan el sotobosque o áreas bien sombreadas. A mayor altura se les encuentra frecuentemente en los parches de bambú o cerca de ellos. Tampoco se alimentan de néctar sino que lo hacen de frutas podridas ricas en azúcares, carroña, o savia ya invadida por hongos. Algunas se alimentan de hongos descompuestos en el piso del bosque. Unas pocas tienen colores brillantes, y todas son muy crípticas excepto unas pocas *Euptychia*, azules o blancas.

Subfamilia Morphinae

Estas son mariposas grandes y de vuelo rápido, de color azul, excepto una especie rojo por debajo y gris por

está cubierta densamente de pelos erectos, y hay pequeños grupos de pelo concentrados en ciertas partes del cuerpo. En Costa Rica, las orugas se alimentan de leguminosas, pero se sabe que en Sur América también usan Erythroxylaceae, Gramineae y Menispermaceae. La morfología de la oruga es poco común y hay poca seguridad sobre las afinidades sistemáticas de esta subfamilia.

En Costa Rica todas son de bosque. Suelen volar a lo largo de trillos, ríos y orillas de bosque, y son muy conspicuas por el azul brillante de la parte superior y los ocelos de la parte inferior del ala.

Nymphalidae

Subfamilia Charaxinae

Las mariposas de la subfamilia Charaxinae son medianas a grandes, con un tórax muy fuerte y cuatro patas desarrolladas. Las antenas son robustas y muestran un engrosamiento gradual hacia el extremo. La mayoría son azules con fondo oscuro en la parte superior del ala, pero hay algunas anaranjadas o pardas con la parte inferior críptica porque imitan una hoja seca. Las orugas no tienen espinas pero sí verrugas carnosas o pequeños promontorios granulados, a veces muy brillantes. La cápsula cefálica tiene dos cuernos dorsales robustos o verrugas granuladas grandes. En los primeros estadios, las orugas forman cadenas con sus desechos, separadas del borde de la hoja, y en los estadios anteriores forman cilindros enrollando las hojas. Sólo abandonan los cilindros para alimentarse (Euphorbiaceae, Piperaceae, Leguminosae, Lauraceae, y Erythroxylaceae). Por la morfología de la oruga, la pupa, y las venas de las alas algunos autores consideran este grupo una familia aparte.

Esta es una subfamilia grande; todas las especies se alimentan de jugos de frutas, ricos en azúcar, savia o cadáveres. Ninguna especie se alimenta de néctar y todas habitan en el bosque donde pasan mucho de su tiempo en el dosel y bajan a alimentarse. Cuando están en el suelo o sobre troncos son difíciles de distinguir porque la parte inferior de sus alas tiene el color de las hojas secas. Si se les molesta vuelan rápidamente al dosel. A menudo, los machos se posan en hojas del subdosel, en áreas en donde entra la luz y parecen vigilar territorios pequeños. Muchas de las especies de este país se conocen únicamente por unos pocos individuos del museo y se desconoce la historia natural de la mayoría de las especies.

Subfamilia Apaturinae

Las mariposas de la subfamilia Apaturinae son pequeñas o medianas y dimórficas (los sexos tienen diferente coloración). Los machos tienen la parte dorsal de las alas iridiscentes (azul, verde o púrpura, mientras que las hembras tienen una franja blanca grande transversal en la parte media, por lo que se parece a varias especies de *Adelpha*. La parte inferior de machos y hembras es blanca o amarillenta. Las orugas se parecen a las de las satíridas y caráxinas, excepto en tener un par de cuernos

ramificados en la cápsula cefálica. Las orugas nunca tienen espinas, pero tienen una cubierta densa de pelos cortos. En Costa Rica, no se ha criado ninguna especie en cautiverio.

Frecuentemente llegan a beber a charcos, orillas de ríos o aguas que manan en los paredones junto a los caminos pero son difíciles de capturar aun cuando están bebiendo porque vuelan muy rápidamente. De vez en cuando toman néctar de *Cordia* (Boraginaceae).

Subfamilia Nymphalinae

Estas mariposas tienen cuatro patas ambulatorias y antenas muy bien desarrolladas, a menudo espatuladas. En esta subfamilia hay muchos patrones y formas de alas, así como muchos tamaños y patrones de coloración. Las orugas, aunque son de morfología muy variada, siempre tienen espinas. Algunas tienen espinas ramificadas en todo el cuerpo. La cápsula cefálica a veces tiene espinas, y generalmente la pupa también. Las orugas se desarrollan en muchas especies y familias de plantas, especialmente Euphorbiaceae, Passifloraceae, Acanthaceae, Compositae, Rubiaceae, Ulmaceae, Urticaceae, Sapindaceae, y Amaranthaceae.

Este grupo se encuentra en todos los hábitats, desde potreros hasta bosques pluviales y en cualquier altitud. Los adultos se alimentan de néctar y polen, frutas, y beben en charcos. Tienen un sistema de mimetismo bien desarrollado, la mayoría de tipo batesiano (Excepto *Heliconius*).

Libytheidae

En el Neotrópico solo hay un género de Libytheidae: *Libytheana*, fácilmente distinguible por sus palpos muy alargados (en forma de trompa); en Costa Rica no se ha criado las orugas en cautiverio, pero se sabe que en otras partes del mundo se alimentan en *Celtis* (Ulmaceae).

Suele verse los adultos bebiendo en charcos junto a los caminos o en los potreros. La densidad varía mucho según el año y en el sur de los Estados Unidos se les conoce por hábitos de migración.

Lycaenidae

Estas pequeñas mariposas tienen, a menudo, dos colas muy delgadas en los bordes inferiores de las alas traseras. Cuando se posan con las alas cerradas estas colas parecen las antenas y la base de las alas imita una cabeza. En Costa Rica, casi todas tienen la parte superior de color azul iridiscente. Los machos tienen cuatro patas ambulatorias y las hembras seis. Ambos sexos normalmente se posan en la parte superior de las hojas. Las orugas son de color uniforme y en forma de babosa.

Estas son atendidas por hormigas. Muchas familias de plantas han sido registradas como hospederas para sus larvas, tales como: Leguminosae, Anacardiaceae, Lauraceae, Rosaceae y Fagaceae.

Estas mariposas se encuentran con más frecuencia en las plantas con flores diminutas (especialmente

Estas mariposas se encuentran con más frecuencia en las plantas con flores diminutas (especialmente Boraginaceae), donde se alimentan del néctar de las flores. Se sabe de algunas especies donde los machos se posan durante tiempos específicos en el transcurso del día y son constantes al lugar día con día. Se pueden encontrar en la mayoría de los hábitats en Costa Rica.

RIODINIDAE

Estas pequeñas mariposas tienen unas antenas largas y delgadas. La mayoría de las especies tiene bellas manchas doradas o plateadas en sus partes inferiores. Generalmente se posan en el envés de las hojas (ver Lycaenidae) con las alas horizontales. Las larvas son similares a aquellas de los licaénidos, aunque a menudo tienen la cápsula cefálica bifurcada e incluso peluda. Los costados de la larva están "faldeadas" ventralmente (más anchos en la parte inferior que en la superior y mantienen estas "falda" fuertemente prensadas contra el sustrato de la planta hospedera. Por lo general son atendidas por hormigas, las que se alimentan de una visible "glándula de miel" en el dorso. Las larvas se alimentan del tejido foliar de una gran diversidad de plantas hospederas (v.g., Costaceae, Margraviaceae, Leguminosae, Verbenaceae, Lecythidaceae, Lauraceae, Passifloraceae, Marantaceae, Orchidaceae, Euphorbiaceae y Vochysiaceae).

Las mariposas por lo general son encontradas en flores (especialmente Boraginaceae), donde se alimentan del néctar. La mayoría de las especies habitan en el bosque y en Costa Rica unas pocas especies se encuentran sobre los 1400 m. de altura.

HESPERIIDAE

Las mariposas Hesperidae son de tamaño mediano a pequeño: muchas son de color pardo opaco con manchas blancas, con o sin colas en las alas posteriores y algunas tienen colocación metálica. Los singulares ganchos en las puntas de las antenas separan a esta familia de todos los otros lepidópteros diurnos. Las larvas son desnudas, a menudo de coloración brillante, y la cápsula cefálica es grande y sin espinas (con un típico cuello estrecho). Arrollan hojas adonde descansan durante el día y durante la noche se alimentan de una diversidad de plantas hospederas, de las cuales las más importantes son Gramineae, Palmae, Leguminosae, Piperaceae, Rutaceae, Myrtaceae y Rubiaceae.

Estas mariposas se encuentran en todos los hábitats en Costa Rica. Algunas especies tienen extensiones geográficas extraordinarias. Todas se alimentan de néctar floral y es común encontrarlas alimentándose en el excremento de las aves. Algunas especies tienen probóscides muy grandes y son capaces de alimentarse en aquellas flores con corolas tubulares largas que normalmente se tomaban como flores de colibríes o de palomas nocturnas.

LISTA PROVISIONAL

La siguiente es una lista casi completa de las especies de mariposas de Costa Rica. Los registros están basados en los ejemplares de conocido origen costarricense que ha observado en las colecciones del Museo Nacional de Costa Rica, el Museo Nacional de los Estados Unidos, el Museo Carnegie, el Museo Allyn de Entomología, el Museo Británico (Historia Natural), el Museo de Zoología comparada (Harvard) y las colecciones privadas de G.B. Small, P.A. Opler, K. Wolfe, D.H. Janzen y F.G. Stiles. Además he incluido documentos publicados sobre mariposas de Costa Rica de Seitz (1910-12), Godman y Salvin (1879-1901), Rothschild y Jordan (1906) y Fox (1968). La nomenclatura sigue la de estos autores. En este momento (1980), las sinonimias y los detalles de nomenclatura son estudiados por un proyecto patrocinado por Smithsonian Institution. Ese trabajo no ha sido publicado, pero en este proyecto he utilizado algunos de los nombres de Nymphalidae que G. Lamas va a publicar. Los nombres en paréntesis después del nombre utilizado en esta lista, corresponden a los viejos sinónimos comúnmente encontrados en la literatura. Satyridae, Lycaenidae y Hesperidae merecen comentarios especiales.

Satyridae: Hasta el momento, no hay ninguna clasificación satisfactoria para la tribu Euptychini. M. Singer (com. pers.) dice que hay discrepancias entre muchos de los nombres de Seitz y los ejemplares tipo en el Museo Británico (Historia Natural). Se debería tener prudencia al referirse a los nombres en la presente lista. Yo he seguido la amplia definición de "Euptychia" utilizada por Seitz, antes que separarlos en los muchos géneros montados por Forster (1964) para este grupo (excepto por *Cylopsis*: Miller 1974). La clasificación más avanzada para los satíridos corresponde a Miller (1968).

Lycaenidae: La taxonomía de esta familia está muy poco desarrollada en los trópicos americanos. Se utiliza el nombre genérico "*Thecla*", de amplia definición, ya que no hay disponibles nombres genéricos mejor definidos. Los nombres en la lista han sido tomados de los documentos publicados en Godman y Salvin (1890-1901), Schaus (1913), Clerch (1955), Field (1967 a, b) y Nicolay (1971 a, b), excepto por aquellas especies documentadas del área de San Vito, que se basan en ejemplares colectados por G. Small y por mí.

Hesperidae: todos los nombres de los hespíridos en esta lista han sido tomado de Catalogs of the American Hesperidae, volúmenes 1-4, por Evans (1951, 1952, 1953, 1955). Su trabajo se basa en los ejemplares del Museo Británico (Historia Natural) y he incluido solo aquellas especies que Evans registra para Costa Rica. La siguiente lista de hespíridos es muy incompleta e incluye cuando más el 50% de las especies de Costa Rica.

Los símbolos a la derecha de los nombres de las especies indican los registros de los sitios frecuentados en Costa Rica por los grupos de la OET y los grupos de biólogos relacionados. Los registros se basan en ejemplares colectados por G. Small, D. Janzen, P. Opler, L. Gilbert, M. Singer, W. Haber y por mí. Las familia Ly-

caenidae, Riodinidae, y Hesperidae no se incluyen en las listas de los sitios de campo.

Los autores de las listas de campo son: La Selva, DeVries y Opler, San Vito, Small y DeVries; y el Parque Nacional Corcovado, el Parque Nacional Santa Rosa, Monteverde, Colonia del Socorro y Cerro de la Muerte, DeVries. H.K. Clench es el autor de la lista de riodinidos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco el apoyo de las siguientes personas: H. Clench, W. Field, L. Gilbert, L. Gómez, D. Harvey, D. Janzen, G. Lamas, Li Millér, P. Opler, R. Silberglied, M. Singer, G. Small, F.G. Stiles, C. Todzia, R. Vane-Wright y F. Waller.

Y a W. Hallwachs por el trabajo de mecanografía.

- Adams, M. 1973. Ecological zonation and the butterflies of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia (Lepidoptera). *J. Nat. Hist.* 7:699-718.
- Alexander, A. J. 1961. A study of the biology and behavior of the caterpillars and emerging butterflies of the subfamily Heliconiinae in Trinidad, West Indies. Part 1. Some aspects of larval behavior. *Zoologica* 46: 1-24.
- Arms, K.; Feeny, P.; and Lederhouse, R. C. 1974. Sodium: Stimulus for puddling behavior by tiger swallowtail butterflies, *Papilio glaucus*. *Science* 185: 372-74.
- Baker, H. G. 1975. Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution. In *Coevolution of animals and plants*, ed. L. E. Gilbert and P. R. Raven, pp. 100-140. Austin: University of Texas Press.
- Benson, W. W. 1971. Evidence for the evolution of unpalatability through kin selection in the Heliconiinae (Lepidoptera). *Am. Nat.* 105:213-26.
- . 1972. Natural selection for Müllerian mimicry in *Heliconius erato* in Costa Rica. *Science* 176: 936-39.
- Brower, L. P., and Brower, J. V. Z. 1962. The relative abundance of model and mimic butterflies in natural populations of the *Battus philenor* mimicry complex. *Ecology* 43:154-58.
- . 1964. Birds, butterflies, and plant poisons: A study in ecological chemistry. *Zoologica* 49:137-59.
- Brown, K. S., and Benson, W. W. 1974. Adaptive polymorphism associated with multiple Müllerian mimicry in *Heliconius numata*. *Biotropica* 6:205-28.
- Brown, K. S.; Sheppard, P. M.; and Turner, J. R. G. 1974. Quaternary refugia in tropical America: Evidence from race formation in *Heliconius* butterflies. *Proc. Roy. Soc. London* 187:369-78.
- Carpenter, G. D. H. 1941. The relative frequency of beak-marks on butterflies of different edibility to birds. *Proc. Zool. Soc. London* 3:223-30.
- . 1942. Observations and experiments in Africa by the late C. F. M. Swynnerton on wild birds eating butterflies and the preference shown. *Proc. Linn. Soc. London* 154:10-46.
- Clench, H. K. 1955. A revised classification of the butterfly family Lycaenidae and its allies. *Ann. Carnegie Mus.* 16:261-74.
- Collenette, C. L., and Talbot, G. 1928. Observations on the bionomics of the Lepidoptera of Matto Grosso, Brazil. *Trans. Ent. Soc. London* 76:391-416.
- Cook, L. M.; Frank, K.; and Brower, L. P. 1971. Experiments on the demography of tropical butterflies. 1. Survival rate and density in two species of *Parides*. *Biotropica* 3:17-20.
- DeVries, P. J. 1979. Pollen feeding in Costa Rican *Battus* and *Parides* butterflies (Papilionidae). *Biotropica* 11: 237-38.
- Downey, J. C. 1962. Host plant relations as data for butterfly classification. *Syst. Zool.* 11:150-59.
- Dunlap-Pianka, H.; Boggs, C. L.; and Gilbert, L. E. 1977. Ovarian dynamics in heliconiine butterflies: Programmed senescence versus eternal youth. *Science* 197:487-90.
- Ehrlich, P. R. 1958. The comparative morphology, phylogeny, and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionidae). *Univ. Kansas Sci. Bull.* 39:305-70.
- Ehrlich, P. R., and Gilbert, L. E. 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. *Biotropica* 5:69-82.
- Ehrlich, P. R., and Raven, P. H. 1965. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18:586-608.
- Emmel, T. C., and Leck, C. F. 1969. Seasonal changes in organization of tropical rain forest butterfly populations in Panama. *J. Res. Lepid.* 8:133-52.
- Erickson, J. M., and Feeny, P. 1974. Sinigrin: A chemical barrier to the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*. *Ecology* 55:103-11.
- Evans, W. H. 1951. Catalog of the American Hesperidae in the British Museum. Part 1. Introduction and Pyrrhopyginae. *Brit. Mus. Publ. London*, pp. 1-92.
- . 1952. Catalog of the American Hesperidae in the British Museum. Part 2. Pyrginae. *Brit. Mus. Publ. London*, pp. 1-178.
- . 1953. Catalog of the American Hesperidae in the British Museum. Part 3. Pyrginae. *Brit. Mus. Publ. London*, pp. 1-232.
- . 1955. Catalog of the American Hesperidae in the British Museum. Part 4. Hesperinae and Megathyminae. *Brit. Mus. Pub. London*, pp. 1-499.
- Feeny, P. 1975. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. In *Coevolution of animals and plants*, ed. L. E. Gilbert and P. R. Raven, pp. 1-19. Austin: University of Texas Press.
- Field, W. D. 1967a. Preliminary revision of the butterflies of the genus *Calycopsis* Scudder (Lycaenidae: Theclinae). *Proc. U.S. Nat. Mus.*, vol. 119, no. 3552.
- . 1967b. Butterflies of the new genus *Calystryma* (Lycaenidae: Theclinae, Strymonini). *Proc. U.S. Nat. Mus.*, vol. 123, no. 3611.
- Ford, E. B. 1945. *Butterflies*. London: Collins.

- Forster, W. 1964. Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Boliviens. XIX. Lepidoptera III. Satyridae. *Veröff. Zool. Staatssaml. München*, 8:51-188.
- Fox, R. M. 1968. Ithomiidae (Lepidoptera: Nymphalidae) of Central America. *Trans. Am. Ent. Soc.* 94:155-208.
- Gilbert, L. E. 1969. On the ecology of natural dispersal: *Dione moneta* in Texas (Nymphalidae). *J. Lep. Soc.* 23:177-85.
- . 1971. Butterfly-plant coevolution: Has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with heliconiine butterflies? *Science* 172:585-86.
- . 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 69:1403-7.
- . 1975. Ecological consequences of coevolved mutualism between butterflies and plants. In *Coevolution of animals and plants*, ed. L. E. Gilbert and P. R. Raven, pp. 210-40. Austin: University of Texas Press.
- Gilbert, L. E., and Singer, M. C. 1975. Butterfly ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6:365-97.
- Godman, F. D., and Salvin, O. 1879-1901. *Biologia Centrali Americana Insecta: Lepidoptera-Rhopalocera*. London: R. H. Porter.
- Haber, W. 1977. Evolutionary ecology of tropical mimetic butterflies (Lepidoptera: Ithomiinae). Ph.D. diss., University of Minnesota.
- Hemming, F. 1967. The generic names of the butterflies and their type-species. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Ent.* 9(suppl.):1-509.
- Johnson, C. G. 1978. *Migration and dispersal of insects by flight*. London: Methuen.
- Krieger, R. I.; Feeny, P.; and Wilkinson, C. G. 1971. Detoxification enzymes in the guts of caterpillars: An evolutionary answer to plant defenses? *Science* 172:579-81.
- Miller, L. D. 1968. The higher classification, phylogeny, and zoogeography of the Satyridae (Lepidoptera). *Mem. Am. Ent. Soc.* 24:1-174.
- . 1974. Revision of the Euptychiinae (Satyridae). 2. *Cyllopsis* R. Felder. *Bull. Allyn Mus.*, no. 20.
- Muyshondt, A. 1976. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. 7. *Archeoprepona demophon centralis* (Nymphalidae). *J. Lep. Soc.* 30:23-32.
- Nicolay, S. S. 1971a. A revision of the genus *Arcas* with descriptions of new species (Lycaenidae, Strymonini). *J. Lep. Soc.* 25:87-108.
- . 1971b. A new genus of hairstreak from Central and South America (Lycaenidae, Theclinae). *J. Lep. Soc.* 25(suppl.) 1:1-39.
- Norris, M. J. 1936. The feeding habits of the adult Lepidoptera Heteroneura. *Trans. Roy. Ent. Soc. London* 85:61-90.
- Opler, P. A.; Baker, H. G.; and Frankie, G. W. 1975. Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica* 7:234-47.
- Owen, D. F. 1971. *Tropical butterflies*. Oxford: Clarendon.
- Owen, D. F., and Chanter, D. O. 1972. Species diversity and seasonal abundance in *Charaxes* butterflies (Nymphalidae). *J. Ent.*, ser. A, 46:135-43.
- Papageorgis, C. 1974. The adaptive significance of wing coloration of mimetic Neotropical butterflies. Ph.D. diss., Princeton University.
- Pliske, T. E. 1975a. Attraction of Lepidoptera to plants containing pyrrolizidine alkaloids. *Environ. Ent.* 4:455-73.
- . 1975b. Pollination of pyrrolizidine alkaloid-containing plants by male Lepidoptera. *Environ. Ent.* 4:474-79.
- Ross, G. N. 1966. Life history studies on Mexican butterflies. 4. The ecology and ethology of *Anatole rossi*, a myrmecophilous metal mark (Lepidoptera: Riodinidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* 59:985-1004.
- Rothschild, W., and Jordan, K. 1906. A revision of the American papilios. *Nov. Zool.* 13:411-752.
- Schaus, W. 1913. New species of Rhopalocera from Costa Rica. *Proc. Zool. Soc. London* 24:339-72.
- Schemske, D. W. 1976. Pollinator specificity in *Lantana camara* and *L. trifolia* (Verbenaceae). *Biotropica* 8:260-64.
- Scott, J. A. 1974. Mate-locating behavior of butterflies. *Am. Midl. Nat.* 91:103-16.
- Seitz, A. 1910-12. *Die Grossschmetterlinge der Erde*, vol. 5, Stuttgart: Alfred Kernan.
- Singer, M. C. 1972. Complex components of habitat suitability within a butterfly colony. *Science* 173:75-77.
- Smiley, J. 1978a. Plant chemistry and the evolution of host specificity: Evidence from *Heliconius* and *Passiflora*. *Science* 201:745-47.
- . 1978b. The host-plant ecology of *Heliconius* butterflies in northeastern Costa Rica. Ph.D. diss., University of Texas.
- Smith, N. G. 1972. Migrations of the day-flying moth *Urania* in Central and South America. *Carib. J. Sci.* 12:45-58.
- Southwood, T. R. E. 1962. Migrations of terrestrial arthropods in relations to habitat. *Biol. Rev.* 37:171-214.
- Stichel, H. 1910-11. Lepidoptera, Riodinidae. *Gen. Ins.*, fasc. 112A (1910), pp. 1-238; fasc. 112B (1911), pp. 239-452.
- . 1928. Lepidoptera, Nemeobiinae. *Tierreida*, Lieferung 51.
- Swynerton, C. F. M. 1926. An investigation into the defenses of the butterflies of the genus *Charaxes*. 3. *Int. Ent. Kongr.* 2:478-506.
- Wagner, W. H., Jr. 1973. An orchid attractant for monarch butterflies (Danaidae). *J. Lep. Soc.* 27:192-96.
- Watt, W. B.; Hoch, P. C.; and Mills, S. 1974. Nectar resource use by *Colias* butterflies: Chemical and visual aspects. *Oecologia* 14:353-74.
- Williams, C. B. 1930. *The migration of butterflies*. Edinburgh: Oliver and Boyd.
- Young, A. M. 1972. Community ecology of some rain-forest butterflies. *Am. Midl. Nat.* 87:146-57.

	La Selva	San Vito	Corcovado National Park	Santa Rosa National Park	Monte-verde	Colonia del Socorro	La Montura	Cerro de la Muerte
Papilionidae								
<i>Battus belus varus</i> Kollar	X	X	X	X	X	X	X	
<i>B. crassus</i> Cramer	X		X					
<i>B. loadamas rhipidius</i> Rothschild & Jordan							X	
<i>B. lycidas</i> Cramer								
<i>B. polydamas</i> Linnaeus	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Parides arcas mylottes</i> Bates	X	X	X	X	X	X	X	
<i>P. childrenae</i> Gray	X		X			X	X	
<i>P. erithalion sadyattes</i> Druce	X					X		
<i>P. iphidamas</i> Fabricius	X	X	X	X		X	X	
<i>P. lycimenes</i> Boisduval	X					X		
<i>P. montezuma</i> Westwood				X				
<i>P. photinus</i> Doubleday				X	X			
<i>P. sessostris zestos</i> Gray	X				X			
<i>Eurytides agesilaus neosilaus</i> Hopffer			X					
<i>E. branchus</i> Doubleday				X				
<i>E. caliste olbius</i> Rothschild & Jordan						X	X	
<i>E. epidaus</i> Doubleday				X				
<i>E. euryleon clusoculis</i> Butler	X		X		X	X	X	
<i>E. ilus hostilius</i> Felder			X					
<i>E. lacandones</i> Bates			X					
<i>E. marchandi panamensis</i> Oberthur	X		X			X	X	
<i>E. orabilis</i> Butler		X	X			X	X	
<i>E. pausanias prasinus</i> Rothschild & Jordan	X							
<i>E. phaon</i> Boisduval								
<i>E. philolaus</i> Guerin				X				
<i>E. protesilaus dariensis</i> Rothschild & Jordan			X			X	X	
<i>Papilio anchisiades idaeus</i> Fabricius	X	X	X	X	X	X	X	
<i>P. androgeus epidarus</i> Godman & Salvin		X	X	X				
<i>P. ascotius zalates</i> Godman & Salvin		X				X		
<i>P. astylas pallas</i> Gray								
<i>P. birchalli</i> Hewitson	X					X		
<i>P. cleotas archytas</i> Hopffer					X			X
<i>P. cresphontes</i> Linnaeus	X	X	X	X	X	X	X	
<i>P. garamas syedra</i> Godman & Salvin								X
<i>P. isidorus chironis</i> Rothschild & Jordan								
<i>P. polyxenes stabilis</i> Rothschild & Jordan		X			X			
<i>P. rhodostictus</i> Butler & Druce		X						
<i>P. thoas nealcides</i> Rothschild & Jordan	X	X	X	X		X		
<i>P. torquatus tolmidis</i> Godman & Salvin								
<i>P. victorinus vulneratus</i> Butler					X	X		
Pieridae								
Dismorphinae								
<i>Dismorphia amphiona praxinoe</i> Doubleday	X	X	X			X		

	La Selva	San Vito	Corcovado National Park	Santa Rosa National Park	Monte-verde	Colonia del Socorro	La Montura	Cerro de la Muerte
<i>D. crisis lubina</i> Butler		X			X	X	X	
<i>D. eunoe desine</i> Hewitson					X	X	X	
<i>D. lua costaricensis</i> Schaus								
<i>D. theucarilla fortunata</i> Lucas	X	X				X		
<i>D. zaela oreas</i> Salvin						X	X	
<i>D. zathoe pallidula</i> Butler & Druce		X			X	X	X	
<i>Enantia licina marion</i> Godman & Salvin	X					X		
<i>E. melite amalia</i> Staudinger		X				X	X	
<i>Lieinix cinarescens</i> Salvin								X
<i>L. nemesis</i> Godman & Salvin		X			X	X	X	X
<i>L. viridifascia</i> Butler								X
<i>Patia orise sorona</i> Butler	X	X				X		
<i>Pseudopieris</i> Godman & Salvin								
<i>P. nehemia</i> Boisduval								
Pierinae								
<i>Anteos clorinde</i> Godart	X	X	X	X	X			
<i>A. maerula</i> Fabricius				X				
<i>Aphrissa boisduvallii</i> Felder			X	X				
<i>A. statira</i> Cramer	X	X	X	X				
<i>A. trite</i> Linnaeus	X	X						
<i>Appias drusilla</i> Cramer		X	X	X	X	X		
<i>Archonias</i> Huebner								
<i>A. tereas approximata</i> Butler		X				X		
<i>Ascia josepha</i> Godman & Salvin				X	X			
<i>A. limona</i> Schaus								
<i>A. monuste</i> Linnaeus	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Catasticta cerberus</i> Godman & Salvin								X
<i>C. flisa</i> Herrich-Schäffer					X			X
<i>C. nimbice bryson</i> Godman & Salvin		X						X
<i>C. prioneris hegemon</i> Hopffer					X			X
<i>C. sisamnus</i> Fabricius		X			X			X
<i>C. strigosa actinotis</i> Butler								X
<i>C. teutila</i> Doubleday		X			X			X
<i>C. theresa</i> Butler								X
<i>Colias cesonia</i> Stoll	X	X	X	X	X	X		
<i>Charonias eurytele</i> Hewitson		X				X		
<i>Eurema albula</i> Cramer	X	X				X		
<i>E. arbela</i> Felder		X						
<i>E. boisduvaliana</i> Felder				X				
<i>E. दौरа</i> Felder	X	X	X	X	X	X		
<i>E. dina</i> Westwood				X				
<i>E. elathia</i> Cramer								
<i>E. gratiosa</i> Doubleday & Hewitson				X	X			
<i>E. lisa</i> Boisduval								X
<i>E. mexicana</i> Felder		X			X	X	X	X
<i>E. nise</i> Godart	X	X						
<i>E. proterpia</i> Fabricius		X	X	X	X	X		
<i>E. salome</i> Felder	X	X	X		X	X		
<i>E. xanthoclora</i> Kollar		X			X	X		
<i>Hesperocharis costaricensis</i> Bates								
<i>H. crocea</i> Bates								
<i>H. graphites</i> Bates								X
<i>Itaballia caesia tenuicornis</i> Butler & Druce		X			X	X	X	
<i>I. demophile centralis</i> Joicey & Talbot				X	X			

	La Selva	San Vito	Corcovado National Park	Santa Rosa National Park	Monte-verde	Colonia del Socorro	La Montura	Cerro de la Muerte
<i>I. kiacha pisonis</i> Hewitson								
<i>Kricogonia lyside</i> Godart				X				
<i>Leodonta dysoni</i> Doubleday		X			X	X	X	X
<i>Leptophobia aripa</i> Boisduval		X			X	X	X	X
<i>Melete florinda</i> Butler		X					X	
<i>M. isandra</i> Boisduval				X				
<i>M. monstrosa</i> Staudinger		X						
<i>Perrhybris lypera</i> Kollar	X							
<i>P. pyrrha</i> Fabricius	X		X					
<i>Pereute charops</i> Boisduval		X			X		X	X
<i>P. cheops</i> Staudinger								
<i>Phoebis agarithe</i> Boisduval	X		X	X				
<i>P. argante</i> Fabricius	X	X	X	X	X	X		
<i>P. philea</i> Linnaeus	X	X	X	X	X	X	X	
<i>P. rurina</i> Felder		X	X	X	X	X	X	
<i>P. sennae</i> Cramer	X	X	X	X		X		
<i>Pieriballia mandella noctipennis</i> Butler & Druce		X	X		X	X		
Nymphalidae								
Apaturinae								
<i>Doxocopa callianira</i> Menetries								
<i>D. cherubina</i> Felder		X				X		
<i>D. clothilda</i> Felder	X					X		
<i>D. cyane</i> Latreille		X				X		
<i>D. excelsa</i> Gillot								
<i>D. laure</i> Drury				X	X			
<i>D. pavon</i> Latreille	X	X		X		X		
<i>D. plesaurina</i> Butler & Druce								
<i>D. zunilda felderi</i> Godman & Salvin								
Charaxinae								
<i>Agrias aedon rodriguezii</i> Schaus							X	
<i>A. amydon philatelica</i> DeVries	X			X				
<i>Archaeoprepona amphimachus amphiktion</i> Fruhstorfer	X	X	X	X	X	X	X	
<i>A. antimache gulina</i> Fruhstorfer	X	X		X				
<i>A. camilla</i> Godman & Salvin	X							
<i>A. demophon centralis</i> Fruhstorfer		X	X	X	X			
<i>A. meander mendax</i> Bryk	X	X				X		
<i>A. pheadra</i> Godman & Salvin								
<i>Prepona laertes octavia</i> Fruhstorfer	X	X		X	X	X		
<i>P. dexamenes</i> Hopffer								
<i>P. gnorima</i> Bates		X						
<i>P. deiphile lygia</i> Fruhstorfer								
<i>Siderone marthesia</i> Cramer			X	X				
<i>S. syntyche</i> Hewitson								
<i>Zaretis itys</i> Cramer	X						X	
<i>Z. ellops</i> Menetries			X	X				
<i>Z. callidryas</i> Felder		X						
<i>Hypna clytemnestra velox</i> Butler	X	X	X			X		
<i>Consul fabius cecrops</i> Doubleday	X	X	X	X	X	X	X	
<i>C. jansoni</i> Salvin						X		
<i>C. electra</i> Westwood		X			X			
<i>Anaea aieda</i> Guerin-Meneville				X				
<i>Fountainea nobilis peralta</i> Hall								
<i>F. eurypyle confusa</i> Hall		X			X			

	La Selva	San Vito	Corcovado National Park	Santa Rosa National Park	Monte-verde	Colonia del Socorro	La Montura	Cerro de la Muerte
<i>F. ryphea</i> Cramer								
<i>F. glycerium</i> Doubleday		X		X		X	X	
<i>F. halice chrysophana</i> Bates								
<i>Memphis aureola</i> Bates	X					X		
<i>M. ambrosia</i> Druce								
<i>M. arginussa eubaena</i> Boisduval	X	X			X	X		
<i>M. artacaena</i> Hewitson	X	X	X					
<i>M. aulica</i> Rober		X						
<i>M. centralis</i> Rober								
<i>M. chaeronia indigotica</i> Salvin		X				X		
<i>M. elara</i> Godman & Salvin		X						
<i>M. forreri</i> Godman & Salvin			X	X				
<i>M. herbacea</i> Butler & Druce								
<i>M. lankesteri</i> Hall								
<i>M. laura kingi</i> Miller	X							
<i>M. lyceus</i> Druce						X	X	
<i>M. morvus boisduvali</i> Comstock	X							
<i>M. neidhopferi</i> Rottgers, Escalante, & Coronado								
<i>M. oenomais</i> Boisduval	X	X	X					
<i>M. orthesia</i> Godman & Salvin	X							
<i>M. pithyusa</i> Felder	X	X		X	X	X		
<i>M. proserpina</i> Salvin								
<i>M. xenocles</i> Westwood	X	X				X		
<i>M. beatrix</i> Druce		X				X	X	
<i>Colobura dirce</i> Linnaeus	X	X	X	X	X	X	X	
<i>C. dirceoides</i> Sepp								
<i>Historis acheronta</i> Fabricius	X	X	X	X		X		
<i>H. odius</i> Fabricius	X	X	X	X	X	X		
<i>Baeotus baeotus</i> Doubleday & Hewitson	X							
<i>Smyrna blomfieldia datis</i> Fruhstorfer	X	X	X	X	X			
<i>Pycina zamba zelys</i> Godman & Salvin					X		X	
<i>Tigridia acesta</i> Linnaeus	X	X	X			X	X	
<i>Biblis hyperia</i> Cramer			X	X				
<i>Mestra amymone</i> Menetries								
<i>Hamadryas amphinome mexicana</i> Lucas	X	X	X	X				
<i>H. arethusia saurites</i> Fruhstorfer	X	X	X	X		X		
<i>H. arinome</i> Godman & Salvin	X							
<i>H. februa</i> Huebner		X	X	X	X			
<i>H. fornax fornacalia</i> Fruhstorfer		X						
<i>H. glauconome</i> Bates				X				
<i>H. iptheme</i> Bates		X						
<i>H. guatemalena</i> Bates				X	X			
<i>H. feronia ferinulenta</i> Fruhstorfer	X	X	X			X		
<i>Panacea lysimache</i> Godman & Salvin								
<i>Ectima lirissa rectifascia</i> Butler	X				X			
<i>Eunica alcmena</i> Doubleday	X	X	X					
<i>E. augusta</i> Bates	X			X			X	
<i>E. caresa</i> Hewitson								
<i>E. excelsa</i> Godman & Salvin			X				X	
<i>E. malvina</i> Bates		X		X				
<i>E. mira</i> Godman & Salvin	X	X				X		
<i>E. monima modesta</i> Bates	X			X		X		

	La Selva	San Vito	Corcovado National Park	Santa Rosa National Park	Monte-verde	Colonia del Socorro	La Montura	Cerro de la Muerte
<i>E. mygdonia</i> Godart				X				
<i>E. norica</i> Hewitson		X					X	
<i>E. pomona</i> Godman & Salvin		X					X	
<i>E. tatila coerula</i> Godman & Salvin								
<i>E. venusia</i> Felder			X				X	
<i>Myscelia ethusa pattenia</i> Butler & Druce				X				
<i>M. cyaniris</i> Doubleday	X	X	X	X	X	X		
<i>M. leucocyana</i> Felder	X						X	
<i>Marpesia alcibiades</i> Staudinger								
<i>M. berania</i> Hewitson	X	X	X	X	X	X		
<i>M. coresia</i> Godart		X			X	X	X	X
<i>M. chiron</i> Fabricius	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>M. marcella</i> Felder		X	X				X	
<i>M. merops</i> Doyere	X	X	X		X	X	X	X
<i>M. petreus</i> Bates	X	X	X	X	X			
<i>Dynamine ate</i> Godman & Salvin								
<i>D. agacles</i> Dalm		X						
<i>D. dyonis</i> Geyer								
<i>D. chryseis</i> Bates								
<i>D. glauce</i> Bates								
<i>D. hoppi albicola</i> Rober	X							
<i>D. hecuba</i> Schaus						X	X	
<i>D. mylitta</i> Cramer	X	X	X	X	X			
<i>D. salpensa</i> Felder	X		X					
<i>D. sosthenes</i> Hewitson								
<i>D. thalassina</i> Boisduval								
<i>D. theseus</i> Felder								
<i>Temenis laothoe libera</i> Fabricius	X	X	X	X	X	X		
<i>T. pulchra</i> Hewitson		X						
<i>Epiphile adrasta</i> Hewitson		X		X	X			
<i>E. eriopsis</i> Hewitson							X	
<i>E. grandis</i> Butler								
<i>E. orea plusios</i> Godman & Salvin		X					X	
<i>Pseudonica flavilla canthara</i> Doubleday	X	X	X			X		
<i>Catonephele chromis godmani</i> Stichel							X	
<i>C. numilia esite</i> Felder	X	X	X					
<i>C. nyctimus</i> Westwood	X	X	X		X	X		
<i>C. orites</i> Stichel	X							
<i>Nessaea aglaura</i> Doubleday & Hewitson	X		X					
<i>Haematera pyramus thysbe</i> Doubleday & Hewitson								
<i>Diaethria astala</i> Guerin		X					X	X
<i>D. eupepla</i> Salvin & Godman		X					X	X
<i>D. marchalli</i> Guerin-Meneville	X	X	X		X	X	X	
<i>Cyclogramma pandama</i> Doubleday & Hewitson		X				X	X	X
<i>Callicore anna</i> Guerin								
<i>C. atacama manova</i> Fruhstorfer								
<i>C. brome</i> Boisduval								
<i>C. bugaba</i> Staudinger		X					X	
<i>C. faustina</i> Bates								
<i>C. lyca aérias</i> Godman & Salvin	X	X	X			X	X	

	La Selva	San Vito	Corcovado National Park	Santa Rosa National Park	Monte-verde	Colonia del Socorro	La Montura	Cerro de la Muerte
<i>C. patelina</i> Hewitson	X							
<i>C. peralta</i> Dillon								
<i>C. pitheas</i> Latreille				X				
<i>C. texa titania</i> Salvin		X		X				
<i>Perisama barnesi</i> Schaus							X	
<i>Pyrrhogyra nearea</i> Cramer				X				
<i>P. edocla</i> Doubleday & Hewitson		X				X	X	
<i>P. crameri</i> Aurivillius	X		X					
<i>P. otolais</i> Bates	X		X					
<i>Adelpha basiloides</i> Bates				X				
<i>A. boetia oberthurii</i> Boisduval		X						
<i>A. boreas opheltes</i> Fruhstorfer						X	X	
<i>A. celerio</i> Butler	X	X	X	X	X	X		
<i>A. cocala lorzae</i> Boisduval	X		X					
<i>A. cytherea marcia</i> Fruhstorfer	X	X	X			X		
<i>A. demialba</i> Butler					X	X	X	X
<i>A. diocles</i> Godman & Salvin								X
<i>A. erotia delinita</i> Fruhstorfer								
<i>A. erymanthis</i> Godman & Salvin						X		
<i>A. felderi</i> Boisduval								
<i>A. fessonia</i> Hewitson			X	X				
<i>A. iphicla iphicleola</i> Bates	X	X	X	X	X	X		
<i>A. ixia leucas</i> Fruhstorfer	X	X				X		
<i>A. justina lacina</i> Butler	X							
<i>A. lerna aeolia</i> Felder								
<i>A. luceria</i> Druce		X					X	X
<i>A. leucothalma mephestopheles</i> Butler		X			X	X	X	
<i>A. melanthe</i> Bates	X	X	X	X	X	X		
<i>A. naxia epiphicla</i> Godman & Salvin								
<i>A. salmoneus salmonides</i> Hall								
<i>A. tracta</i> Butler		X			X	X	X	X
<i>A. zalmona sophax</i> Godman & Salvin						X	X	
<i>A. zea paroeca</i> Bates							X	
<i>A. zina restricta</i> Fruhstorfer						X	X	X
<i>A. stilesiana</i> DeVries & Chacon							X	
<i>Hypanartia lethe</i> Fabricius		X			X	X	X	
<i>H. godmani</i> Bates		X				X	X	X
<i>H. arcaei</i> Godman & Salvin							X	X
<i>H. kefersteini</i> Doubleday		X			X	X	X	X
<i>Siproeta epaphus</i> Latreille		X			X	X	X	
<i>S. stelenes biplagiata</i> Fruhstorfer	X	X	X	X	X	X		
<i>S. superba euoe</i> Fox & Forbes								
<i>Anartia fatima</i> Linnaeus	X	X	X	X	X	X		
<i>A. jatrophae</i> Linnaeus	X	X	X	X	X			
<i>Vanessa cardui</i> Linnaeus								X
<i>V. virginensis</i> Drury		X					X	X
<i>Hypolimnas misippus</i> Linnaeus								
<i>Chlosyne lacinia</i> Geyer	X	X	X	X	X			
<i>C. quetala</i> Reakirt				X				
<i>C. janais</i> Drury				X				
<i>C. hyperia</i> Fabricius				X				
<i>C. poecile</i> Felder							X	
<i>C. gaudialis</i> Bates	X					X		
<i>C. narva bonplandi</i> Latreille	X	X	X			X		
<i>C. melanarge</i> Bates				X				

	La Selva	San Vito	Corcovado National Park	Santa Rosa National Park	Monte-verde	Colonia del Socorro	La Montura	Cerro de la Muerte
<i>C. erodyle rubrigutta</i> Rober								
<i>Thessalia ezra</i> Hewitson	X							
<i>T. theona</i> Menetries			X	X				
<i>Phyciodes artonia diallus</i> Godman & Salvin								
<i>P. crithona</i> Salvin								
<i>P. fulviplaga</i> Butler		X			X	X	X	
<i>P. dracaena phlegias</i> Godman & Salvin								
<i>P. ardys</i> Hewitson								
<i>P. sosis</i> Godman & Salvin								
<i>P. otaes</i> Hewitson								
<i>P. frisia tulcis</i> Bates			X	X				
<i>Tritanassa eranites</i> Hewitson		X				X		
<i>T. myia griseobasalis</i> Rober	X		X	X				
<i>T. fulgora</i> Godinan & Salvin							X	X
<i>T. cassiopea</i> Godman & Salvin								X
<i>T. dora</i> Schaus								X
<i>T. ofella</i> Hewitson								
<i>T. drusilla</i> Bates								
<i>Eresia anieta</i> Hewitson	X	X	X			X		
<i>E. nigrella niveonotis</i> Butler & Druce							X	
<i>E. phyllra nigripennis</i> Salvin						X	X	
<i>E. alsina</i> Hewitson						X		
<i>E. sestia coela</i> Druce	X							
<i>E. eunice mechanitis</i> Godman & Salvin		X						
<i>E. eutropia</i> Hewitson	X	X				X		
<i>E. clara</i> Bates	X	X						
<i>E. sticta</i> Schaus						X	X	
<i>E. poecilina</i> Bates						X		
<i>E. hera leucodesma</i> Felder	X							
<i>Microtia elva</i> Bates				X				
<i>Euptoetia claudina poasina</i> Schaus								
<i>E. hegesia hoffmani</i> Comstock		X	X	X	X			
<i>Philaethria dido</i> Linnaeus	X	X	X			X		
<i>Dione moneta poeyi</i> Butler		X			X	X	X	X
<i>D. junio</i> Cramer		X		X				
<i>Agraulis vanillae</i> Linnaeus	X	X	X	X	X	X		
<i>Dryadula phaetusa</i> Linnaeus	X	X	X	X	X			
<i>Dryas iulia moderata</i> Riley	X	X	X	X	X	X		
<i>Eueides procula vulgiformis</i> Butler & Druce				X				
<i>E. vibilia vialis</i> Stichel			X					
<i>E. lineata</i> Salvin & Godman		X			X	X		
<i>E. isabellae</i> Cramer	X	X	X	X	X	X		
<i>E. aliphra</i> Godart	X	X	X					
<i>E. lybia olympia</i> Fabricius	X						X	
<i>E. lybia lybioides</i> Staudinger		X	X					
<i>Heliconius doris</i> Linnaeus	X	X	X			X		
<i>H. ismenius telchinia</i> Doubleday	X			X		X		
<i>H. ismenius clarescens</i> Butler		X	X	X				
<i>H. hecale zuleika</i> Hewitson	X	X	X	X	X	X	X	
<i>H. melpomene rosina</i> Bates								
<i>H. cydno galanthus</i> Bates	X			X		X	X	
<i>H. cydno chioneus</i> Bates								
<i>H. pachinus</i> Salvin		X	X					
<i>H. erato petiverana</i> Doubleday	X	X	X	X	X	X		
<i>H. hecalesia formosus</i> Bates		X	X		X	X	X	
<i>H. sara sara</i> Fabricius	X					X		

	La Selva	San Vito	Corcovado National Park	Santa Rosa National Park	Monte-verde	Colonia del Socorro	La Montura	Cerro de la Muerte
<i>H. sara theudela</i> Hewitson		X	X					
<i>H. sapho leuce</i> Doubleday	X							
<i>H. eleuchia</i> Hewitson						X	X	
<i>H. charitonia</i> Linnaeus	X	X	X	X	X	X	X	
<i>H. clysonimus montanus</i> Salvin		X		X	X	X	X	
Acraeinae								
<i>Altinote leucomelas</i> Bates		X			X	X	X	X
<i>Actinote melampeplos</i> Godman & Salvin		X						
<i>A. guatemalena</i> Bates	X							
<i>A. anteas</i> Doubleday		X			X	X		
<i>A. lapitha</i> Staudinger			X					
Ithomiidae								
<i>Eutresis dilucida</i> Staudinger		X					X	
<i>E. hyperia theope</i> Godman & Salvin		X			X		X	
<i>Olyras crathis staudingeri</i> Godman & Salvin					X		X	
<i>O. insignis</i> Salvin		X			X	X	X	
<i>Tithorea harmonia helicaon</i> Godman & Salvin				X				
<i>I. tarricina pinthias</i> Godman & Salvin	X	X	X		X	X		
<i>Melinaea lilis imitata</i> Bates	X					X		
<i>M. scylax</i> Salvin		X	X					
<i>Thyridia psidii melantho</i> Bates	X	X	X		X	X		
<i>Mechanitis polymnia isthmia</i> Bates	X	X	X	X	X	X	X	
<i>M. lysimnia doryssus</i> Bates	X	X	X	X	X	X	X	
<i>M. menapis saturata</i> Godman & Salvin		X			X	X	X	
<i>Scada zibia xanthina</i> Bates	X							
<i>Napeogenes cranto paedaretus</i> Godman & Salvin						X	X	
<i>N. peridia hemisticta</i> Schaus	X					X		
<i>N. tolosa amara</i> Godman	X	X	X		X	X		
<i>Hypothyris euclea valore</i> Haensch	X	X	X	X	X	X	X	
<i>H. lycaste callispila</i> Bates		X					X	
<i>Ithomia bolivari</i> Schaus	X							
<i>I. celemia plaginota</i> Butler & Druce			X					
<i>I. diasa hippocrenis</i> Bates	X							
<i>I. heraldica</i> Bates	X	X	X		X	X	X	
<i>I. patilla</i> Hewitson	X	X	X	X	X	X	X	
<i>I. terra vulcana</i> Haensch							X	
<i>I. xenos</i> Bates		X			X	X	X	X
<i>Hyaliris excelsa decumena</i> Godman & Salvin		X			X	X	X	
<i>Aeria eurimedia agna</i> Godman & Salvin	X		X					
<i>Hyposcada virginiana evanides</i> Haensch	X	X	X		X	X		
<i>Oleria paula</i> Weymer	X	X	X		X			
<i>O. zea rubescens</i> Butler & Druce		X			X	X	X	
<i>O. vicina</i> Salvin		X			X		X	X
<i>O. zelica pagasa</i> Druce	X	X	X			X		
<i>Callithomia hezia</i> Hewitson	X	X	X					
<i>C. hydra megaleas</i> Godman								
<i>Ceratinia tutia dorilla</i> Bates	X	X	X					

	La Selva	San Vito	Corcovado National Park	Santa Rosa National Park	Monte-verde	Colonia del Socorro	La Montura	Cerro de la Muerte
<i>Dircenna chiriquirensis</i> Haensch		X			X		X	X
<i>D. euchytra</i> Felder	X		X					
<i>D. klugi</i> Geyer		X			X	X	X	X
<i>D. relata</i> Butler & Druce		X			X	X	X	
<i>Godyris zygia</i> Godman & Salvin		X	X					
<i>G. zavaleta caesiopicta</i> Niepelt	X					X		
<i>Greta polissena umbrana</i> Haensch		X			X	X	X	
<i>G. oto</i> Hewitson		X			X	X	X	
<i>G. nero</i> Hewitson		X			X	X	X	X
<i>G. andromica lyra</i> Salvin		X			X	X	X	
<i>G. annette</i> Guerin		X			X	X	X	
<i>Hypoleria cassotis</i> Bates		X	X					
<i>Pseudoscada utilla pusio</i> Godman & Salvin	X							
<i>P. lavinia troetschi</i> Staudinger								
<i>Episcada salvinia opleri</i> Lamas		X			X		X	X
<i>Pteronymia agalla obscurata</i> Fabricius		X	X					
<i>P. artena</i> Hewitson		X			X	X	X	
<i>P. tigranes</i> Godman & Salvin						X	X	
<i>P. cotryto</i> Guerin-Meneville								
<i>P. donata</i> Haensch								
<i>P. fulvescens</i> Godman & Salvin					X	X		
<i>P. fulvimargo</i> Butler & Druce					X	X	X	
<i>P. notilla</i> Butler & Druce		X			X	X	X	
<i>P. parva</i> Salvin	X					X		
<i>P. simplex</i> Salvin		X			X	X	X	X
<i>P. lonera</i> Butler & Druce		X			X		X	
<i>P. fumida</i> Schaus								
<i>Heterosais gullia cadra</i> Godman & Salvin	X							
Danaidae								
<i>Anetia thirza insignis</i> Salvin		X			X		X	X
<i>Ituna illione albescens</i> Distant					X	X		
<i>Lycorea cleobaea atergatis</i> Doubleday	X	X		X	X	X	X	
<i>Danaus plexippus</i> Linnaeus	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>D. gilippus</i> Linnaeus	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>D. eresimus montezuma</i> Talbot	X		X	X	X			
Libytheidae								
<i>Libytheana carinenta mexicana</i> Michener	X	X		X				
Satyridae								
Brassolinae								
<i>Brassolis isthmia</i> Bates	X							
<i>Caligo atreus</i> Kollar	X	X	X	X		X		
<i>C. eurilochus sulanus</i> Frushstorfer	X	X	X			X		
<i>C. illioneus</i> Kollar	X							
<i>C. memnon</i> Felder		X	X	X	X	X		
<i>Catoblepia josephus</i> Godman & Salvin								
<i>C. orgetorix championi</i> Bristow	X							
<i>C. xanthicles</i> Godman & Salvin								
<i>Dynastor darius stygianus</i> Butler	X	X	X	X				
<i>Eryphanis aesacus bulboculus</i> Butler		X				X	X	

	La Selva	San Vito	Corcovado National Park	Santa Rosa National Park	Monte-verde	Colonia del Socorro	La Montura	Cerro de la Muerte
<i>E. polyxena lycomedon</i> Felder	X	X	X					
<i>Opsiphanes cassina fabricii</i> Boisduval	X	X	X	X	X			
<i>O. cassiae castaneus</i> Stichel		X						
<i>O. invirae cuspidatus</i> Stichel	X	X				X		
<i>O. bogotanus</i> Distant						X	X	
<i>O. quiteria quirinus</i> Godman & Salvin		X						
<i>O. staudingeri</i> Godman & Salvin							X	
<i>O. tamarindi sikyon</i> Fruhstorfer						X		
Morphinae								
<i>Antirrhoea multiades</i> Fabricius	X							
<i>A. pterocopa</i> Godman & Salvin						X	X	
<i>A. tomasia</i> Butler			X					
<i>Caerois gertrutus</i> Stichel	X		X					
<i>Morpho amathonte</i> Deyerolle	X	X	X			X	X	
<i>M. cypris</i> Westwood	X					X	X	
<i>M. granadensis polybapta</i> Butler	X							
<i>M. peleides</i> Kollar	X	X	X	X	X	X	X	
<i>M. theseus</i> Deyerolle	X	X	X		X	X	X	
Satyrinae								
<i>Cyllopsis argentella</i> Butler & Druce						X	X	X
<i>C. hedemani</i> Felder								
<i>C. hilara</i> Godman								
<i>C. pephredo</i> Godman								
<i>C. rogersi</i> Godman & Salvin						X	X	
<i>C. vetones</i> Godman & Salvin		X			X	X		
<i>Haetera macleannania</i> Bates								
<i>Citherias menander</i> Drury	X	X	X			X		
<i>Dulcedo polita</i> Hewitson	X							
<i>Pierella helvina incanescens</i> Godman & Salvin	X	X	X					
<i>P. luna</i> Fabricius	X	X	X					
<i>Manataria maculata</i> Hopffer	X			X	X	X	X	X
<i>Oressinoma typhla</i> Westwood & Hewitson						X	X	
<i>Taygetis andromeda</i> Cramer	X	X	X	X	X	X		
<i>T. godmani</i> Staudinger								
<i>T. keneza</i> Butler		X						
<i>T. kerea</i> Butler				X				
<i>T. penelea</i> Cramer								
<i>T. mermeria excavata</i> Butler			X	X				
<i>T. salvini</i> Staudinger	X							
<i>T. rufomarginata</i> Staudinger	X	X				X		
<i>Pseudodebis zimri</i> Butler	X							
<i>Taygetina bang-hassi</i> Weymer								
<i>Euprychia agnata</i> Schaus	X							
<i>E. alcinoe</i> Butler			X					
<i>E. arnaea</i> Fabricius	X	X	X					
<i>E. calixta</i> Butler		X			X	X	X	X
<i>E. confusa</i> Staudinger	X	X	X			X		
<i>E. cyclops</i> Butler							X	X
<i>E. drymo</i> Schaus								
<i>E. gigas</i> Butler		X			X	X		
<i>E. gulnare</i> Butler								
<i>E. hermes</i> Fabricius								
<i>E. hesione</i> Sulzer	X	X	X			X		

	La Selva	San Vito	Corcovado National Park	Santa Rosa National Park	Monte-verde	Colonia del Socorro	La Montura	Cerro de la Muerte
<i>E. hilara</i> Butler								
<i>E. insolata</i> Butler & Druce	X		X					
<i>E. jesia</i> Butler	X		X					
<i>E. labe</i> Butler	X	X	X			X		
<i>E. libye</i> Linnaeus	X	X	X	X	X	X		
<i>E. lineata</i> Godman & Salvin								
<i>E. metaluca</i> Boisduval	X	X	X			X		
<i>E. mollis</i> Staudinger								
<i>E. mollina</i> Huebner						X		
<i>E. palladia</i> Butler								
<i>E. renata</i> Cramer					X	X	X	
<i>E. satyrina</i> Bates		X	X		X	X	X	
<i>E. terrestris</i> Butler								
<i>E. themis</i> Butler				X	X			
<i>E. tiessa</i> Hewitson	X							
<i>E. usitata</i> Butler	X		X					
<i>E. westwoodi</i> Butler	X	X	X					
<i>E. antonöe</i> Cramer	X		X					
<i>E. sp. 1</i>	X	X	X			X		
<i>E. sp. 2</i>	X							
<i>E. sp. 3</i>			X					
<i>Amphidecta pignerator</i> Butler								
<i>Dioriste cothon</i> Salvin							X	
<i>D. cothonides</i> Grosse-Smith						X	X	
<i>D. tauropolis</i> Doubleday & Hewitson		X			X			
<i>Drucina leonata</i> Butler					X	X	X	X
<i>Eretris hulda</i> Butler & Druce								X
<i>E. subrufescens</i> Smith & Kirby								
<i>E. suzannae</i> DeVries					X	X	X	
<i>Pedaliodes cremera</i> Godman & Salvin								X
<i>P. manis</i> Felder		X						
<i>P. perperna</i> Hewitson						X	X	
<i>P. pisonia dejecta</i> Bates		X				X	X	X
<i>P. triaria</i> Godman & Salvin								X
<i>Oxeoschistus euryphile</i> Butler						X	X	
<i>O. puerta submaculatus</i> Butler & Druce					X	X		
<i>Catargynnis dryadina</i> Schaus								X
<i>C. rogersi</i> Godman & Salvin		X					X	X
<i>Pronophila timanthes</i> Salvin		X			X	X	X	X
<i>Lymanopoda euopis</i> Godman & Salvin								X

Lycaenidae

(NOTE: □ = San Vito)

Eumaeus minyas Huebner □
Theorema eumenia Hewitson □
Arcas imperialis Cramer
A. delphia Nicolay
A. splendor Nicolay
Evenus regalis Cramer
E. coronata Hewitson
Pseudolycaena damo Druce
Atlides inachus Cramer □
A. bacis Godman & Salvin
A. gaumeri Godman & Salvin
Panthiaædes battus jalan Reakirt

P. ochus Godman & Salvin □
Cychnus phaleros Linnaeus
Brangas caranus Cramer
Arawacus aetolus Sulzer □
A. sito Boisduval
Callophrys miserabilis Clench
C. goodsoni Clench
C. longula Hewitson □
C. herodotus Fabricius
C. pastor Butler & Druce
C. agricolor Butler & Druce
Chalybs janius Cramer
Iaspis talayra Hewitson
Rekoa meton Cramer

Parhassius m-album urraca Nicolay

P. orgia Hewitson

P. polibetes Cramer

P. jebus Godart

Oenomanus ortygnus Cramer

Erora aura Godman & Salvin

Tmolus echion Cramer

T. crolinus Butler & Druce

Calycopis xeneta Hewitson

C. isobea Butler & Druce

C. beon Cramer

C. bactra Hewitson

C. susanna Field

C. drusilla Field

C. ampla Hewitson

Chlorostrymon telea Hewitson

C. simaethis Drury

Symbiopsis smalli Nicolay

Strymon yoyoa Reakirt

S. melinus Huebner

Hemiargus huntingtoni hannoides Clench

H. isola Reakirt

H. hanno Stoll

H. ceranus zachaeina Butler & Druce

Celastrina pseudoargiolus gozora Boisduval

Leptotes cassius striata Edwards

Everes comyntas texana Chermock

Theritas mavors Huebner

"*Thecla*" *telemus* Cramer

T. augustula Butler & Druce

T. nepia Godman & Salvin

T. hisbon Godman & Salvin

T. hemon Cramer

T. oceia Godman & Salvin

T. busa Godman & Salvin

T. perpenna Godman & Salvin

T. hyas Godman & Salvin

T. cadmus Felder

T. petelina Hewitson

T. cyda Godman & Salvin

T. barajo Reakirt

T. eunus Godman & Salvin

T. phaea Butler & Druce

T. palegon Cramer

T. atena Hewitson

T. janthina Hewitson

T. cupentus Cramer

T. azurinus Butler & Druce

T. temesa Hewitson

T. mycon Godman & Salvin

T. ocrisia Hewitson

T. thales Fabricius

T. keila Hewitson

T. tephraeus Huebner

T. leos Schaus

T. syncellus Cramer (= *bitias*)

T. syedra Hewitson

T. orcynia Hewitson

T. bassania Hewitson

T. coelicolor Butler & Druce

T. myrsina Hewitson

T. orcidia Hewitson

T. arza Hewitson

T. paralus Godman & Salvin

T. eupopea Hewitson

T. heraclides Godman & Salvin

T. endela Hewitson

T. hesperitius Butler & Druce

T. autoclea Hewitson

T. denarius Butler & Druce

T. sethon Godman & Salvin

T. camissa Hewitson

T. charichlora Butler & Druce

T. clarina Hewitson

T. tamos Godman & Salvin

T. atrius Herrich-Schäffer

T. myron Godman & Salvin

T. lampetia Godman & Salvin

T. celmus Cramer

T. lollia Godman & Salvin

T. iambe Godman & Salvin

T. carnica Hewitson

T. tera Hewitson

T. hesychia Godman & Salvin

T. maevia Godman & Salvin

T. mathewi Hewitson

T. azia Hewitson

T. mulucha Hewitson

T. columela istapa Reakirt

T. cestri Reakirt

T. agra Hewitson

T. hypocrita Schaus

T. subflorens Schaus

T. melma Schaus

T. guapilia Schaus

T. amphrade Schaus

T. lisus Stoll

T. crines Druce

T. polius Druce

T. gabatha Hewitson

T. lycabas Fabricius

T. minthe Godman & Salvin

Riodinidae

(NOTE: = San Vito)

Euselasia bettina Hewitson

E. aurantia Butler & Druce

E. leucophyra Schaus

E. matuta Schaus

E. chryssippe Bates

E. regipennis Butler

E. sergia Godman & Salvin

E. mystica Schaus

E. procula Godman & Salvin

E. hieronymi Godman & Salvin

E. inconspicua Godman & Salvin

E. leucon Schaus

E. argentea Hewitson

E. eucrates leucorrhoea Godman & Salvin

E. portentosa Stichel

E. amphidecta Godman & Salvin

E. hypophaea Godman & Salvin

E. eubule Felder

E. midas crotopiades Stichel

E. aurantiaca Godman & Salvin

E. corduena anadema Stichel

Hades noctula Westwood

Methone (= *Methonella*) *cecilia caduca* Stichel

M. chrysomela Butler

Eurybia elvina Stichel

- E. cyclopia* Stichel
E. lamia fulgens Stichel
E. dardus unxia Godman & Salvin
E. patrona persona Staudinger
E. lycisca Doubleday, Westwood, & Hewitson □
Mesosemia grandis Druce □
M. gaudiolum Bates
M. albipuncta Schaus
M. telegone Boisduval
M. tetrica Stichel (= *methion* Godman & Salvin)
M. carissima Bates
M. cecropia Druce
M. calypso hesperina Butler
M. coelestis Godman & Salvin
M. cachiana Schaus
M. ephyne esperanza Schaus
M. asa Hewitson □
M. zonalis Godman & Salvin
Leucochimona leucogaea Godman & Salvin
L. lagora Herrich-Schäffer (= *molina* Godman & Salvin)
L. iphias Stichel
L. lepida Godman & Salvin
L. philemon polita Stichel
Peropthalma tullius Fabricius □
P. lasius Stichel
Hermathena oweni Schaus
H. candidata Hewitson
Voltinia radiata Godman & Salvin
Napaea eucharila picina Stichel □
N. theages Godman & Salvin □
Cremna umbra Boisduval
Ithomeis eulema imitatrix Godman & Salvin □
Brachyglenis esthema Felder
B. dodone Godman & Salvin □
B. dinora Bates
Chamaelimnas villagomes xanthotaenia Stichel
Lepricornis unicolor Godman & Salvin
L. strigosus Staudinger
Isapis agyrus hera Godman & Salvin
Melanis crenitaenia Stichel
M. pixie Boisduval
M. sanguinea Stichel
M. iarbas melantho Menetries
M. sp. 1
Xenandra nigrivenata Schaus
Syrmatia aethiops Staudinger
Chorinea faunus bogota Saunders
Rhetus arcus thia Morisse
R. periander naevianus Stichel
R. dysonii Saunders □
Riodina barbouri Bates
Ancyluris cacica Felder
A. jurgensenii Saunders
A. inca Saunders □
Necyria beltiana Hewitson
N. ingaretha Hewitson
Nothema eumeus diadema Stichel
Monethe rudolphus Godman & Salvin
Lyropteryx lyra cleadas Druce
Uraneis ucubis Hewitson
Esthemopsis clonia Felder
E. caeruleata Godman & Salvin
E. linearis Godman & Salvin
Mesenopsis melanchlora Godman & Salvin
Mesene phareus rubella Bates
M. mygdon Schaus
M. margaretta White □
M. leucopus Godman & Salvin
M. silaris Godman & Salvin
Phaenochitonia ignicauda Godman & Salvin
P. ignipicta Schaus
P. sagaris tyriotes Godman & Salvin
P. phoenicura Godman & Salvin
Pachythone philonis Hewitson
P. ignifer nigriciliata Schaus
P. gigas Godman & Salvin
Symmachia rubina Bates
S. accusatrix Westwood
S. leena Hewitson
S. probetor belti Godman & Salvin
S. tricolor hedemanni Felder
S. histrica Stichel
S. esclepia xypete Hewitson
Caria domitianus Fabricius
C. harmonia Godman & Salvin
C. rhacotis Godman & Salvin
C. lampeto Godman & Salvin
Chalodeta chaonitis Hewitson (doubtful)
Chimastrum argenteum Bates □
Baetis zonata Felder
B. nesaea Godman & Salvin □
Argyrogramma holosticta Godman & Salvin □
A. sulphurea macularia Boisduval □
Anteros allectus Westwood
A. chrysophrastus roratus Godman & Salvin
A. formosus micon Druce
A. kuprix Hewitson □
A. carausius Westwood
A. medusa Druce
A. renaldus indigator Stichel
A. sp. 1
Sarota chrysus Stoll
S. subtessellata Schaus
S. turrialbensis Schaus
S. gyas Cramer
S. myrtea Godman & Salvin
S. gamelia Godman & Salvin
S. psaros Godman & Salvin
Charis ausius Cramer
C. gynaea zama Bates
C. hermodora Felder
C. iris Staudinger
C. velutina Godman & Salvin □
C. irina Stichel
Calephelis fulmen Stichel
C. sixola McAlpine
C. costaricola Strand
C. browni McAlpine
C. schausi McAlpine
Nelone cadmeis Hewitson
Lasaia sessilis Schaus
L. agesilas Latreille
L. agesilas callaina Clench
L. oileus Godman
Calynda lusca venusta Godman & Salvin
C. hegas Felder
Emesis lucinda aurimna Boisduval
E. mandana Cramer
E. vulpina Godman & Salvin
E. fatima nobilata Stichel

- E. tenedia* Felder □
E. tegula Godman & Salvin
E. ocyptore aethalia Bates
E. cypria paphia Felder □
E. vimena Schaus
Parnes nycteis Westwood
Apodemia multiplaga Schaus
A. walkeri Godman & Salvin
Audre (= *Hamearis*) *erostratus* Westwood
A. domina Bates
A. albina Felder
Metacharis cuparina victrix Hewitson
M. nigrella Bates
Cariomothis poeciloptera Godman & Salvin
Calospila (= *Polystichtis*) *luciana* Fabricius
C. cilissa Hewitson
C. pelarge Godman & Salvin
C. lasthenes Hewitson
C. sp. near idmon Godman & Salvin
C. sp. 2
Adelotypa (= *Echenais*) *eudocia* Godman & Salvin
A. densemaculata Hewitson
A. glauca Godman & Salvin
A. patronia Schaus
Calociasma icterica Godman & Salvin
C. lilina Butler
Catocyclotis aemulius adelina Butler
Nymula phylleus praeclara Bates
N. mycone Hewitson
N. velabrum Godman & Salvin
N. ethelinda nymphidioides Butler
N. nycteus Godman & Salvin
N. clearista Butler
Juditha (= *Peplia*) *molpe* Huebner
J. ipsea Godman & Salvin
J. dorilis Bates
Nymphidium haemostictum Godman & Salvin
N. chione onaeum Hewitson
N. ascolia Hewitson
N. lenocinium Schaus
Thisbe irenea belides Stichel
T. lycorias adelphina Godman & Salvin □
Lemonias (= *Anatole*) *agave* Godman & Salvin
Menander (= *Tharops*) *menander purpurata* Godman & Salvin
M. pretus picta Godman & Salvin
Pandemos palaeste salvator Stichel
P. godmani Dewitz
Orimba cyanea jansoni Butler
O. alcmaeon Hewitson
O. cleomedes Hewitson
Theope eudocia pulchralis Stichel
T. herta Godman & Salvin
T. barea Godman & Salvin
T. pedias isia Godman & Salvin
T. phineus Schaus
T. caenina Godman & Salvin
T. cratylus Godman & Salvin
T. virgilius Fabricius
T. diores Godman & Salvin
T. theustis Godman & Salvin
T. phaeo folia Godman & Salvin
T. basilea Bates
T. eleutho Godman & Salvin
T. thebais matuta Godman & Salvin
T. thestias decorata Godman & Salvin

T. sp. 1
Corrachia leucoplaga Schaus

Hesperiidae
Pyrrhopyginae
Pyrrhopyge phidias evansi Bell
P. zenodorus Godman & Salvin
P. creon Druce
P. aesculpatus Staudinger
P. cosyra Druce
P. maculosa erythrostickta Godman & Salvin
Elbella scylla dulcinea Plotz
E. patroba Hewitson
Mysoria barcastus ambigua Mabilie & Boulet
M. thasus Stoll
Myscellus amystis hages Godman & Salvin
M. belti Godman & Salvin
M. pegasus perissadora Dyar
Passova gellias Godman & Salvin
Oxenetra hopfferi Staudinger

Pyrginae
Phocides polybius lilea Reakirt
P. distans licinus Plotz
P. thermus Mabilie
P. pigmalion Cramer
P. urania vida Butler
Tarsoctenus corytus gaudialis Hewitson
Phanus vitreus Stoll
P. obscurior Kaye
P. marshallii Kirby
Udranomía orcinus Felder
Augiades crinismus Cramer
Hyalothyryus neleus pemphigargyra Mabilie
Entheus matho Godman & Salvin
Proteides mercurius Fabricius
Epargyreus clarus Cramer
E. spina Evans
E. clavicornis orizaba Scudder
Polygonus leo Gmelin
P. manueli Bell & Comstock
Chioides catillus albofasciata Hewitson
C. catillus albius Evans
C. zilpa Butler
Aguna asander Hewitson
A. claxon Evans
A. aurunce Hewitson
A. coelus Stoll
Typhe danus undulatus Hewitson
T. ampyx Godman & Salvin
Polythrix octomaculata Sepp
P. asine Hewitson
P. caunus Herrich-Schäffer
P. metallescens Mabilie
Chryspplectrum pernicious epicinia Butler & Druce
Codatractus carlos Evans
C. alcaeus Hewitson
C. bryaxis imaleana Butler
Ridens crison cachinnans Godman
R. biolleyi Mabilie
Urbanus proteus Linnaeus
U. viterboana Ehrman
U. viterboana alva Evans
U. pronta Evans
U. esmeraldus Butler

- U. pronus* Evans
U. evona Evans
U. elmina Evans
U. esta Evans
U. acawoios Williams
U. dorantes Stoll
U. telemus Huebner
U. tanna Evans
U. simplicius Stoll
U. procne Plotz
U. doryssus Swainson
U. albimargo Mabille
U. chalco Huebner
Astrartes talus Cramer
A. fulgerator azul Reakirt
A. tucuti Williams
A. palliolum Druce
A. egregius Butler
A. phalaecus Godman & Salvin
A. apastus Cramer
A. enotrus Stoll
A. samson Evans
A. colossus helen Evans
A. alardus latia Evans
A. alector hopfferi Plotz
A. cretus cranna Evans
A. latimargo bifascia Herrich-Schäffer
A. chiriquensis Staudinger
A. galesus cassius Evans
A. anaphus anneta Evans
Autochton vectilucis Butler
A. neis Geyer
A. longipennis Plotz
A. zarax Huebner
A. bipunctatus Gmelin
Achalarus albociliatus Mabille
A. toxus Plotz
Venada advena Mabille
Cabares potrillo Lucas
Dyscophellus phraxanor Hewitson
D. euribates Stoll
D. porcius Felder
D. ramusis ramon Evans
Nascus phintias Schaus
N. phocus Cramer
N. paullinae Sepp
Porphrogenes probus Moschler
Ocyba calathana calanus Godman & Salvin
Orneates ageochus Hewitson
Celaenorrhinus monartus Plotz
C. fritzgaertneri variegatus Godman & Salvin
C. stalingsii Freeman
C. similis approximatus Williams & Bell
C. eligius Stoll
Spathilepia clonius Cramer
Cogia hippalus hiska Evans
C. calchas Herrich-Schäffer
Telemiades amphion fides Bell
Arteurotia tractapennis Butler & Druce
Eracon mnemon Schaus
Spioniades abbreviata Mabille
Polytor polytor Prittwitz
Nisioniades bessus godma Evans
N. laurentina Williams & Bell
N. ephora Herrich-Schäffer
Pachyneuria licisca Plotz
Pellicia costimacula arina Evans
P. angra Evans
Morvina fissimacula Mabille
Cyclosemia anastomosis Mabille
C. herennius subcaerulea Schaus
Gorgopas chlorocephala Herrich-Schäffer
Bolla cylindus Godman & Salvin
B. cupreiceps Mabille
B. phylo pullata Mabille
B. brennus Godman & Salvin
B. eusebius Plotz
Staphylus vulgata Moschler
S. caribbea Williams & Bell
S. mazans ascalaphus Staudinger
S. azteca Scudder
S. vincula Plotz
S. evemerus Godman & Salvin
Diaeus lacaena varna Evans
Gorgythion begga pyralina Moschler
Ouleus cyrna Mabille
O. calavius Godman & Salvin
O. fredricus salvina Evans
Zera zera Butler
Z. phila hosta Evans
Z. hyacinthinus Mabille
Z. tetrastigma Sepp
Quadrus cerealis Stoll
Q. contubernalis Mabille
Q. lugubris Felder
Pythonides jovanius amaryllis Staudinger
P. herennius proxenus Godman & Salvin
Sostrata bifasciata nordica Evans
Paches loxuc zonula Mabille
P. polla Mabille
Atarnes sallei Felder
Potomanaxas hirta paphos Evans
P. thestia cranda Evans
P. latrea caliadne Godman & Salvin
Mylon lassia Hewitson
M. orsa Evans
M. salvia Evans
M. menippus Fabricius
M. cajuus hera Evans
M. pelopidas Fabricius
M. jason Ehrman
Carrhenes fulvescens calidias Godman & Salvin
C. canescens Felder
C. callipetes meridensis Godman & Salvin
Xenophanes tryxus Stoll
Antigonus nearchus Latreille
A. erosus Huebner
A. corrosus Mabille
Anisochoria pedalioidina polysticta Mabille
Aethilla lavoehrea Butler
Achlyodes bursirus heros Ehrman
A. thrasos Jung
A. selva Evans
Grais stigmaticus Mabille
Doberes anticus sobrinus Godman & Salvin
Timochares trifasciata Hewitson
Anastrus sempiternus Butler & Druce
A. tolimus Plotz
A. meliboea Godman & Salvin
A. obscurus nearis Moschler

- Tosts platypterus* Mabille
Ebrietas osyris Staudinger
E. anacreon Staudinger
E. evanidus Mabille
Cycloglypha thrasibulus Fabricius
C. tisis Godman & Salvin
Helias phalaenoides Evans
Camptolerra theramenes Mabille
C. auxo Mabille
Theagenes albiplaga aegides Herrich-Schäffer
Chiomara asychis georgina Reakirt
C. mithrax Moschler
Gesta gesta invincius Butler & Druce
Erynnis zarucco funeralis Scudder & Burgess
E. tristis tatus Edwards
Pyrgus communis adepta Plotz
P. oileus Linnaeus
P. oileus orcus Stoll
Heliopterus macaira Reakirt
H. laviana Hewitson
H. arsate Linnaeus
H. alana Reakirt
- Hesperinae
- Dala pulchra* Godman
D. octomaculata Godman
D. eryonas Hewitson
D. lalage lathea Schaus
D. faula lysis Schaus
Falga sircas Godman
Synapte silius Latreille
S. maliitosa pecta Evans
S. salenus Mabille
Zariaspes mys Huebner
Anthoptus epictetus Fabricius
Lento hermione Schaus
Corticea corticea Plotz
C. lysias Plotz
Molo mango Guenee
Racta apella Schaus
Apustus gracilius Felder
Callimormus radiola Mabille
C. saturnus Herrich-Schäffer
C. juvenis Scudder
Eutocus facilis Plotz
Virga xantho Schaus
Eprius veleda Godman
Mnasicles geta Godman
Methionopsis ina Plotz
Sodalia sodalis Butler
Thargella caura Plotz
Lucida lucia oebasus Godman
Phanes aletes Geyer
Monca telaca tyrtaeus Plotz
Nastra leucone Godman
N. insignis Plotz
Cymaenes tripunctata alumna Butler
C. laureolus Schaus
C. odilia trebius Mabille
Vehilius stictomenes illudens Mabille
V. inca Scudder
Mnasilus allubita Butler
Mnasinus patage Godman
Mnastheus chrysophrys Mabille
M. simplicissima Herrich-Schäffer
Moeris remus Fabricius
M. rita Evans
M. vopiscus Herrich-Schäffer
M. striga stroma Evans
Parphorus storax Mabille
P. oegrus Godman
Papias sobrinus Schaus
P. phainis Godman
P. phaomelas Geyer
P. dictys Godman
P. subcostula integra Mabille
P. nigrans Schaus
Cobalopsis latonia Schaus
C. nero Herrich-Schäffer
C. potaro Williams & Bell
Lerema lumina Herrich-Schäffer
L. assius Abbot & Smith
L. ancillaris liris Evans
Morys compta micythus Godman
M. gesia lyde Godman
Tigasis zalates Godman
T. nausiphanes Schaus
Vettius marcus Fabricius
V. coryna conka Evans
Paracarystus hypargyra Herrich-Schäffer
Turesis lucas Fabricius
T. theste Godman
Thoon mobius Mabille
Justinia phaetusa morda Evans
Eutychide complana Herrich-Schäffer
E. paria Plotz
E. candallariae Strand
Styriodes lyco Schaus
Dion gemmatus Butler & Druce
Enosis immaculata Hewitson
E. agularis infuscata Plotz
Vertica verticalis coatepeca Schaus
Argon argus Moschler
Megaleas syrna Godman & Salvin
Talides sergestus Cramer
T. alternata Bell
Synale synaxa Hewitson
Carystoides lebbaeus Hewitson
Carystina aurifer Godman & Salvin
Damas clavus Herrich-Schäffer
Lychnucoides saptine Godman & Salvin
Perichares philetus dolores Reakirt
P. deceptus Butler & Druce
Orses cynisca Swainson
Quinta cannae Herrich-Schäffer
Cynea anthracinus luctatius Schaus
C. irma Moschler
C. corisana Moschler
C. megalops Godman
C. cynea Hewitson
Decinea lucifer Huebner
Orthos gabina Godman
Conga chydrea Butler
Copaeodes minima Edwards
Polites vibex praeceps Scudder
Wallengrenia otho pustulata Geyer
Pompieus pompieus Latreille
Atalopedes campestris Boisduval
A. mesogramma Latreille
Buzyges idothea Godman

Poanes zabulon Boisduval & LeConte
P. rolla Mabille
P. inimica Butler & Druce
Paratryone melane poa Evans
Mellana fieldi Bell
M. myron Godman
Halotus angellus Plotz
H. rica Bell
Euphyres conspicua Edwards
Metron chrysogastra Butler
Atrytonopsis ovinia zaovinia Dyar
Calpodes ethilus Stoll
Panoquina evadnes Stoll
Zenis jeba janka Evans
Tirynthia conflua Herrich-Schäffer
Nyctelius nyctelius Latreille
Thespieus dalman Latreille
T. macareus Herrich-Schäffer
T. aspernatus Draudt

Vaccera lacheres Godman
V. caniola Herrich-Schäffer
Oxyntes corusca Herrich-Schäffer
Niconiades xanthaphes Huebner
Aides dysoni Godman
Xeniades chalestra pteras Godman
Saliana triangularis Kaye
S. fusta Evans
S. esperi Evans
S. antonius Latreille
S. longirostris Sepp
S. salius Cramer
S. severus Mabille
Thracides phidon Cramer
Aroma aroma Hewitson

Megathyminae

Megathymus indecisa Butler & Druce

ESPECIES SELECTAS

Acrocinus longimanus (Arlequín, Harlequin Beetle)

J. A. Chemsak

Este coleóptero cerámbrico (*fig. 11.2*) llama la atención por su gran tamaño (de 43 a 75 mm) y por su



Fig. 11.2 Acrocinus longimanus, Macho adulto sobre un tronco de 8 cm de diámetro. Agosto de 1980. Sirena, Parque Nacional Corcovado, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

patrón elaborado de marcas negras, amarillas y rojizas similares a un arlequín. También se distingue por las espinas largas y puntiagudas a lo largo del pronoto, por la antena muy larga y por las patas delanteras extremadamente largas en el macho. Estas dependen del desarrollo alométrico y en los individuos grandes, tanto la tibia como el fémur son considerablemente más largos que el cuerpo. La especie se extiende desde el sur de México hasta América del Sur y utiliza una variedad de árboles como hospederos, entre los que hay una serie de *Ficus*, y *Lonchocarpus spruceanus*, *Artocarpus integrofilia*, *A. incisa*, *Guazuma ulmifolia*, *Chorisia speciosa*, *Caryocar brasiliensis*, *Enterolobium timbouva*, *Urostigma enorme*, *Castilla elastica*, *Chlorophora tinctoria*, *Brosimum alicastrum*, *B. paraense* y *Parahancornia amapa*.

Las hembras generalmente seleccionan los árboles infestados por los hongos *Fomes* sp. para poner los huevos, pues su coloración les proporciona camuflaje. Antes de poner los huevos, la hembra hace una incisión de alrededor de 20 mm de ancho y 8 mm de profundidad en la corteza. El período de postura dura de 2 a 3 días y ponen de quince a veinte huevos. Al eclosionar, las larvas comienzan a excavar galerías dentro de la madera con una serie de huecos de excremento "frass" de evacuación. Las larvas maduran en 7 u 8 meses y perforan alrededor de 12 cm hacia abajo, formando una celda pupal de poca profundidad. Esta celda, de 30 a 35 por 20 mm, se encuentra tapada en la abertura externa con fibras de madera. La pupación dura cerca de cuatro meses. Al eclosionar, el adulto emerge a través de un nuevo hueco situado de 8 a 40 cm arriba del hueco de entrada. El ciclo de vida es anual y en Costa Rica los adultos son activos desde junio hasta noviembre.

Los imagos son diurnos pero también se ha informado que son atraídos por la savia secretada por varios árboles y en especial por *Bagassa guianensis*. El apareo se lleva a cabo en la superficie de un árbol hospedero adecuado. Además de ser una característica sexual secundaria utilizada en el apareo, se ha informado que las patas

delanteras, extremadamente largas en los machos, son útiles para atravesar las ramas de los árboles adonde viven. Esta especie se distingue al servir como hospedera o portadora de pseudoescorpiones, debajo de sus élitros.

Ya que las larvas excavan subcorticalmente alrededor del tronco, los árboles por lo general mueren cuando están fuertemente infestados. Sin embargo, debido a que los árboles completamente sanos rara vez son atacados, y que la mayoría de las especies usadas tienen poco valor maderable, *Acrocinus* no puede ser considerado una plaga seria.

Duffy, E. A. J. 1960. *A monograph of the immature stages of Neotropical timber beetles*. London: British Museum (Natural History).

Actinote leucomelas (Mariposa, Actinote)

D. J. Harvey

Esta especie (fig. 11.3) se encuentra desde México hasta Panamá y en Costa Rica ocupa elevaciones entre 400 y 1.800 m, en el Atlántico y el Pacífico. Hay dimorfismo sexual: los machos son negros con azul iridiscente en la

superficie dorsal de las alas y una mancha amarilla en el área basal de la superficie ventral del ala anterior. Las hembras son más grandes y tienen una mancha amarilla en la superficie dorsal del ala anterior y un patrón estriado en la superficie ventral. La subfamilia Acraeinae alcanza su mayor diversidad en el trópico del Viejo Mundo y hay sólo unas cincuenta especies en el Nuevo Mundo. Si se justifica dividir las especies del Nuevo Mundo en dos géneros, *Actinote* y *Altinote* (ver Potts 1943), entonces *leucomelas* pertenece a éste último.

La planta hospedera de las larvas en Costa Rica (San Vito y San José) es *Mikania* sp. (Compositae) (P. DeVries, com. pers.). Los huevos son amarillos, se encuentran en grupos grandes en el envés de las hojas de las plantas hospederas, y eclosionan simultáneamente. Las larvas, que son oscuras con muchas espinas ramificadas, se alimentan gregariamente. La pupación ocurre individualmente fuera de la planta hospedera; las pupas son blancas con cortas espinas negras.

Los adultos son comunes en diferentes épocas (especialmente de setiembre a diciembre), probablemente debido a las emergencias en masa. Visitan flores como las de *Inga vera* (Leguminosae). Las hembras al aproximarse a una flor de *Inga* en el dosel, a menudo son "bombardeadas en picada" por los machos. Las hembras cierran las alas y caen de pronto, probablemente para evitar el

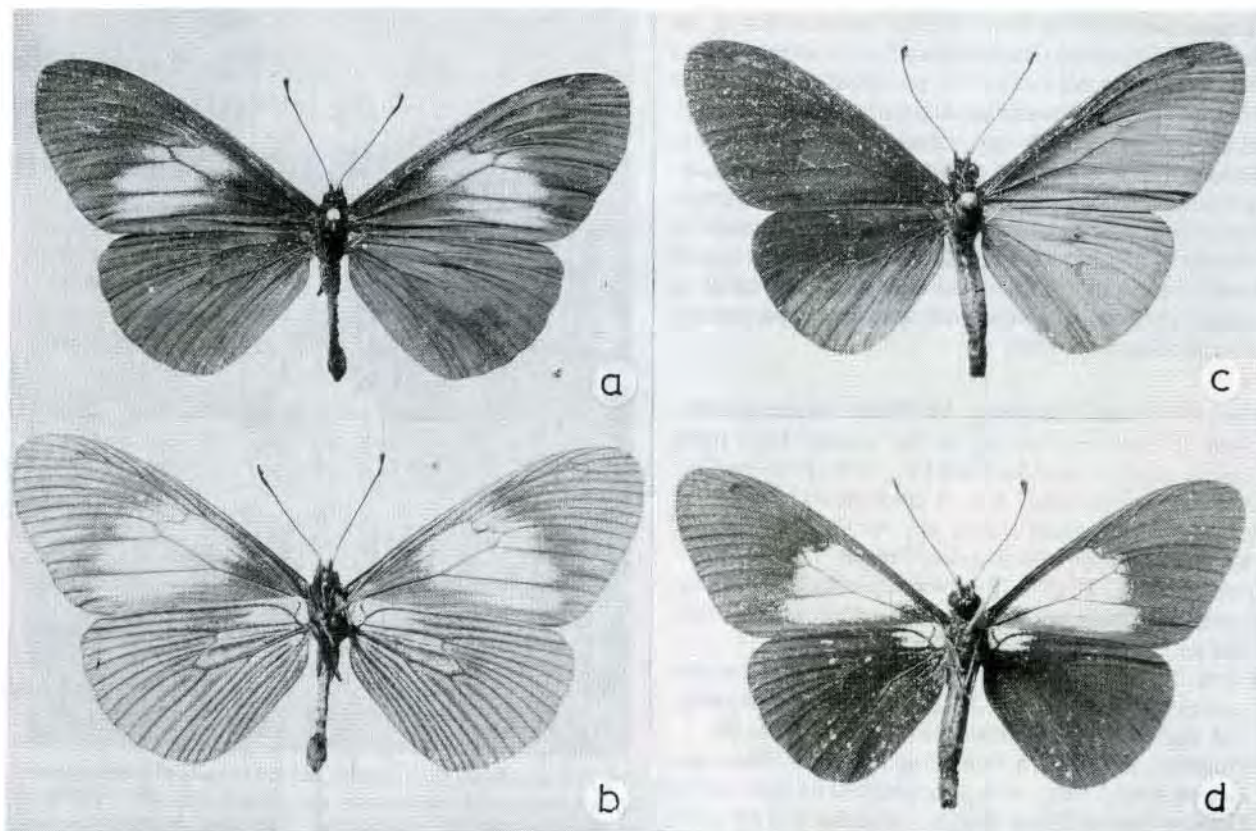


Fig. 11.3 *Altinote leucomelas*, a) Vista dorsal de una hembra. b) Vista ventral de una hembra. c) Vista dorsal de macho. d) Vista ventral de macho. Costa Rica (fotos P. J. DeVries).

cortejo y repiten este comportamiento hasta alcanzar una flor (P. DeVries, com. pers.). El cortejo exitoso no ha sido registrado para ninguna mariposa acreína del Nuevo Mundo. En las *Acraea* del Viejo Mundo, el macho toma a la hembra por el ala, agarrándola con sus patas alrededor del tórax o en la base de las alas anteriores. La pareja cae luchando al suelo, adonde se realiza el apareo (Marshall 1902, pp. 539-40). Durante éste, los machos acreíneos depositan un tapón llamativo conocido como "sphragis" en la punta ventral del abdomen de la hembra (ver Eltringham 1912, pp. 7-9 y las referencias incluidas). Este tapón probablemente evita los apareos posteriores (ver Ehrlich y Ehrlich 1978).

Los adultos de *A. leucomelas* parecen ser tóxicos, vuelan débilmente y se parecen a algunas mariposas nocturnas ctenúquidas aposemáticas. Cuando se le perfora el tórax, la polilla libera una gota de un líquido amarillo marrón. Los adultos de algunas especies de *Actinote* liberan un olor desagradable cuando se aplastan (Müller 1878). Sus cuerpos son hulosos y pueden soportar varias punzadas (¿ataque por aves?). Pueden permanecer vivas casi una hora en un frasco bien cargado de cianuro. *Acraea* del Viejo Mundo también es relativamente insensible al cianuro (refs. en Eltringham 1912) y algunas hasta secretan el compuesto (Rothschild 1976) y no se sabe si *A. leucomelas* es cianogénica. Los adultos pueden obtener alguna protección contra los depredadores vertebrados por medio de las toxinas derivadas de las plantas que hospedan las larvas. Aparentemente, la mayoría de las especies de *Actinote* es especialista con respecto a los miembros de dos tribus de Compositae (Eupatorieae y Senecioniae). Ambas tribus contienen alcaloides de pirrolizidina (Culvenor 1978), que probablemente se almacenan en algunas especies de *Actinote*. Se sabe que varias mariposas nocturnas aráctidas que se alimentan de *Senecio* (Compositae), almacenan alcaloides pirrolizidinos de sus plantas hospederas (Aplin y Rothschild 1971). Aunque las mantis en cautiverio y algunas aves rechazan a algunas especies de *Acraea* (Marshall 1902), no se sabe nada acerca de la aceptabilidad de *A. leucomelas* ante los depredadores potenciales en el campo.

Aplin, R. T., and Rothschild, M. 1971. Poisonous alkaloids in the body tissues of the garden tiger moth (*Arctia caja* L.) and the cinnabar moth (*Tyria [= Calimorpha] jacobaeae* L.) (Lepidoptera). In *Toxins of animal and plant origin*, ed. A. de Vries and K. Kochva. London: Gordon and Breach.

Culvenor, C. C. J. 1978. Pyrrolizidine alkaloids: Occurrence and systematic importance in angiosperms. *Bot. Notiser.* 131:473-86.

Ehrlich, P., and Ehrlich, A. 1978. Reproductive strategies in the butterflies. 1. Mating frequency, plugging, and egg number. *J. Kansas Ent. Soc.* 51:666-97.

Eltringham, H. 1912. A monograph of the African species of *Acraea* Fab., with a supplement on those of the Oriental region. *Trans. Ent. Soc. London* 1912:1-374.

Marshall, G. A. K. 1902. Five years observations and experiments (1896-1901) on the bionomics of South

African insects, chiefly devoted to the investigation of mimicry and warning colours. *Trans. Ent. Soc. London* 1902:287-584.

Müller, F. 1878. Notes on Brazilian entomology. *Trans. Ent. Soc. London* 1878:211-23.

Potts, R. W. L. 1943. Systematic notes concerning American Acraeinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Pan-Pacific Ent.* 19:31-32.

Rothschild, M. 1976. *Acraea andromache* reared on an acyanogenic strain of *Passiflora coerulea* (note of an exhibit). *Proc. Roy. Ent. Soc. London* 40:35.

Aellopos titan (Cinta Blanca, White-banded Sphinxlet)

W. A. Haber y G. W. Frankie

Aellopos titan es un pequeño esfíngido diurno (fig. 11.4) que abunda en las tierras bajas y a elevaciones medias a lo largo de Costa Rica (hasta 1.600 m). Los adultos se reconocen con facilidad por sus alas y su cuerpo marrón oscuro o negro y por la ancha banda blanca que

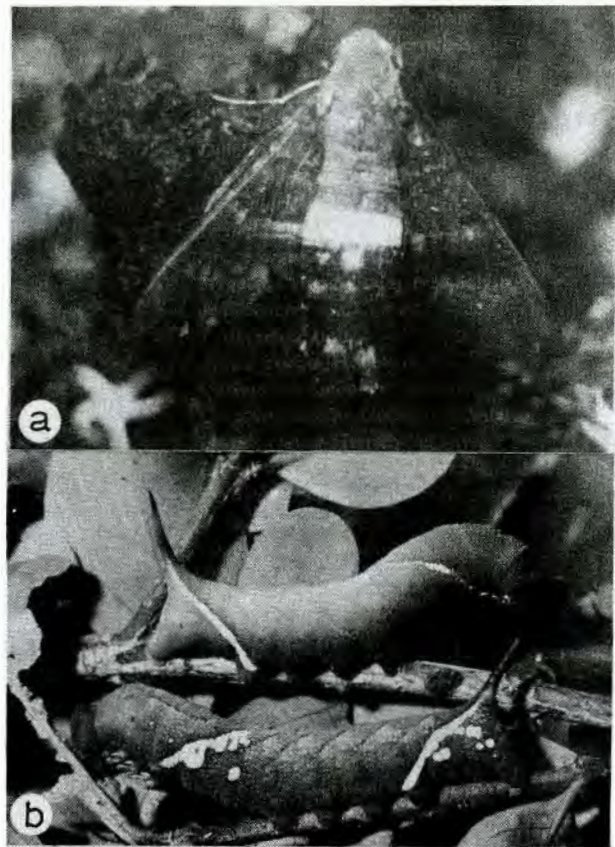


Fig. 11.4 a) *Aellopos fadus*, hembra adulta descansando sobre un terrón en un lecho seco de río al mediodía. b) Dos morfos de color de una larva de último estadio de *Aellopos titan* (hospedero, *Randia karstenii*). Ambas fotos Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica (fotos D.H. Janzen).

crucen la parte superior del abdomen en su base. Por su vuelo, el esfíngido al principio se confunde con un colibrí. De cerca, aparecen dos líneas de manchas blancas translúcidas en el ala anterior junto con una pequeña mancha negra en la punta de la celda discal. La envergadura es de 4 a 5 cm. La especie se extiende desde Nueva York hasta Río de Janeiro.

Los biólogos, a menudo, encuentran a este esfíngido visitando las flores de algunas plantas ornamentales, por ejemplo, *Stachytarpheta jamaicensis* y *Duranta repens* alrededor de los hoteles y estaciones experimentales. En el campo (Provincia de Guanacaste), *A. titan* frecuentemente se alimenta del néctar de las flores de *Chomelia spinosa*, *Cnidocolus urens*, *Randia spinosa*, *Erythroxylon havenense*, *Muntingia calabura*, *Genipa americana* y *Calliandra tapirorum*. La longitud de la lengua es sólo de 15 a 20 mm, restringiéndola a las flores sin especializar y de tubo corto.

Estacionalmente, los adultos tienen un pico de abundancia durante junio y julio pero que puede extenderse hasta octubre en las zonas más húmedas. La actividad diaria abarca a todas las horas de luz (0500 a 1800) pero se concentra desde el inicio hasta la media mañana y una hora antes del atardecer.

El ciclo de vida de *Aellopos titan* puede servir como ejemplo para la mayoría de las especies de Sphingidae. Las hembras ponen huevos individuales en el envés de las hojas de las plantas hospederas. Los huevos son ovalados, de color amarillo verdoso pálido (1 x 1.5 mm). Las orugas son gusanos cilíndricos verdes o pardos (polimórficos, dicromáticos) y ambas formas son crípticas. El desarrollo, desde el huevo hasta el adulto, toma alrededor de 8 semanas. Las orugas maduras excavan algunos centímetros en el suelo y pupan ahí adentro de un capullo delgado de seda. Las plantas hospederas son miembros de los géneros *Genipa* y *Randia* (Rubiaceae). Los esfíngidos adultos se alimentan de las flores de la planta hospedera de sus orugas, aunque estas flores no estén especialmente adaptadas a los esfíngidos diurnos.

Los estudiantes de las aves tropicales, a menudo, declaran que *Aellopos titan* debe ser un imitador de la hembra de *Lophornis adorabilis*, un pequeño colibrí de Costa Rica, por la similitud general en su apariencia y la específica marca de campo de una banda blanca transversal. Sin embargo, es poco probable que haya imitación entre las dos especies, ya que el ave ocupa sólo como 0.01% de la extensión geográfica de la polilla. Parece más factible que el colibrí sea el imitador o que sea un ejemplo de convergencia. La cinta blanca tiene una distinción que puede ser un mecanismo de defensa: el abdomen está fuertemente esclerotizado (Hodges 1971) y es extremadamente resbaladizo (porque las escamas se desprenden con facilidad). Un ave que atrape a una de estas cintas blancas encontrará que es difícil comérsela y aún sostenerla. No hay indicación de que las orugas o los adultos sean desagradables al paladar. Las principales defensas son el camuflaje de las orugas y el cuerpo duro y resbaladizo y la increíble habilidad del adulto para volar—pueden volar

vuelan hacia abajo y para atrás al mismo tiempo y usan los bordes de una tarjeta de 3 x 5 pulgadas como pista de carreras.

En Costa Rica, se encuentran unas pocas especies adicionales de esfíngidos diurnos. Dos de ellas son similares a *A. titan* (*Aellopos fadus* [fig. 11.4], y *A. clavipes*). Otra especie diurna y crepuscular común, *Eupyrhoglossum sagra* es parda con una línea diagonal amarilla brillante a través del ala posterior e hileras de manchas amarillas en los costados del abdomen.

Es notable que el número de especies de esfíngidos diurnos es mucho más bajo en los trópicos que en las zonas templadas, aunque los esfíngidos nocturnos sean más abundantes en especies en el trópico. Esta tendencia puede estar relacionada con la abundancia de colibríes (como un posible competidor por néctar) en el trópico americano, comparado con los hábitats de las zonas templadas.

Muy poco se sabe acerca del comportamiento de forrajeo, de la dimensión del refugio o de la extensión de vida de estos esfíngidos, sin embargo, los individuos marcados regresan por varios días consecutivos a las mismas fuentes del néctar.

Hodges, R. W. 1971. *The moths of America north of Mexico*. Fasc. 21. *Sphingoidea*. London: E. W. Classey.

Agrilus xanthonotus (Yellow-spotted Byttneria Borer)

H. A. Hespenheide

El bupréstido taladrador de tallos, *Agrilus xanthonotus* es uno de los miembros más comunes del género en Centro América. En Costa Rica, se encuentra en las partes más húmedas de las tierras bajas del Caribe y en el Valle Central (por ejemplo, en el campus de la Universidad de Costa Rica), siempre en asociación con su planta hospedera *Byttneria aculeata* Jacquin (“uña de gato”) de las Sterculiaceae, a su vez una planta común del crecimiento secundario y de las orillas del bosque. En Costa Rica, el género *Agrilus* es el más grande de su familia (cuando menos setenta especies), en América Central (seiscientos especies) y quizás el género más grande de organismos vivientes (varios miles de especies en todo el mundo). El gran número de especies refleja la especificidad generalmente reducida de cada uno y el éxito del género para dispersarse a todos los continentes y para explotar a las angiospermas leñosas.

Agrilus xanthonotus tiene una longitud de cerca de 7 a 10 mm y un azul metálico más brillante o más oscuro con tres pares de llamativas manchas amarillas de pubescencia en los élitros, además de alguna pubescencia amarilla adicional en la superficie ventral. Los adultos, a menudo, se encuentran alimentándose de las hojas más tiernas en los vástagos de la planta trepadora espinosa, a menudo, junto con otro bupréstido taladrador de tallos un poco más

pequeño, *Paragrilus aeraticollis* (de élitros negros y pronoto verde oliva) y con crisomélidos. Por lo menos hay otras tres especies de *Agrilus* más pequeñas y marcadas menos llamativamente, que se asocian con *Byttneria aculeata* en otras partes de América Central (México y Panamá) especialmente en las áreas más húmedas, aunque yo no las he visto en Costa Rica.

Además de los bupréstidos excavadores de tallos, la especie minadora de hojas *Pachyschelus communis* utiliza a *Byttneria* a través de Costa Rica. La mina es serpenteante, con un patrón típico en la deposición de la materia fecal (dos hileras de manchas) y si tiene éxito, termina en una celda pupal de seda. *Pachyschelus* es el género más grande de los bupréstidos minadores de hojas (30 de 135 especies conocidas de Costa Rica), aunque *P. communis*, a pesar de su nombre, es menos común que otras dos especies del género (v.g., *P. collaris* en especies de la leguminosa *Desmodium*). *P. communis* comparte las hojas de *Byttneria* por lo menos con otros cinco minadores en Costa Rica y Panamá: tres microlepidópteros indefinidos, una mosca agromízida y un coleóptero hispido (*Baliosus circa ruber*).

Además de la fauna herbívora obligada de *Byttneria*, caracterizada por *Agrilus xanthonotus* y *Pachyschelus communis*, hay otra fauna que se concentra en los nectarios foliares de la planta (Arbo 1972; Hespeneide 1982; Hilje 1980; revisión por Bentley 1977). Las observaciones hechas por Tom Sherry y por mí en la Finca La Selva de marzo a abril y de noviembre a diciembre mostraron que hay tres grupos principales de especies de insectos que visitan los nectarios de *Byttneria*: hormigas de más de 20 especies (pero especialmente una especie de *Ectatomma*) que se asientan en los nectarios activos y se mueven relativamente poco; un grupo de moscas incluyendo a miembros de Richardiidae, continuamente asociados a una planta pero, que se mueven de hoja en hoja dependiendo de la interrupción por las hormigas y por otros visitantes; y un conjunto de visitantes más transitorios que incluye tanto moscas más pequeñas como a una diversidad de avispas parasitoides, especialmente de la familia Chalcididae. Este último grupo de insectos sugiere que *Byttneria* funciona como una "planta insectaria" (Atsatt y O'Dowd 1976) y afecta a la comunidad de insectos y plantas alrededor de ella, más allá de servir como una planta hospedera para sus propios herbívoros. Hilje (1980) en el estudio de la planta en diferentes localidades en Costa Rica, concluyó que las hormigas de los géneros *Pheidole* y *Crematogaster* no protegen a *Byttneria* contra los herbívoros invertebrados y que los herbívoros vertebrados pueden ser más importantes en la evolución de la planta. Hespeneide (1982) concluyó que la protección de la planta por parasitoides puede ser más importante que aquella por hormigas.

Arbo, M. M. 1972. Estructura y ontogenia de los nectarios foliares del genero *Byttneria* (Sterculiaceae). *Darwiniana* 17:104-58.

Atsatt, P. R., and O'Dowd, D. J. 1976. Plant defense guilds. *Science* 193:24-29.

Bentley, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8:407-27.

Hespeneide, H. A. 1982. Herbivores, ants, and visitors to extrafloral nectaries of *Byttneria aculeata* Jacquin (Sterculiaceae): How does the plant benefit? Manuscript.

Hilje, L. 1980. Apuntes acerca de la fauna asociada con *Byttneria aculeata* Jacq. (Sterculiaceae) en Costa Rica. *Brenesia* 17:175-78.

Anartia fatima (Cocinera, White-banded Fatima)

R. Silberglied

Esta mariposa extremadamente común en las áreas perturbadas se reconoce con facilidad por las bandas verticales amarillas o blancas en las alas (fig. 11.5) y se distribuye desde México hasta Panamá. Las larvas se alimentan de una variedad de plantas de la familia Acanthaceae, especialmente de la mala hierba cosmopolita *Blechnum brownei*. Los adultos recogen néctar de muchas clases de flores, especialmente de *Lantana*.

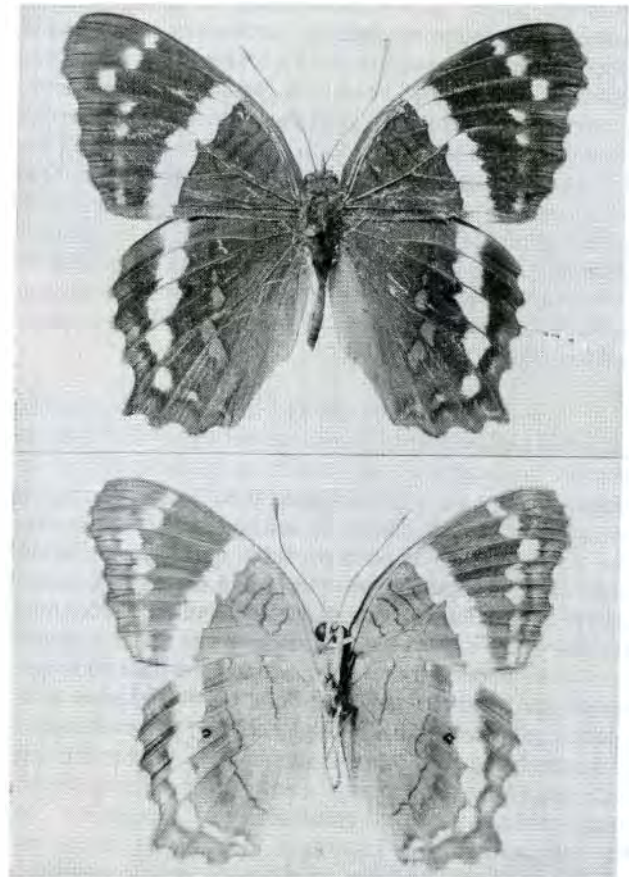


Fig. 11.5 *Anartia fatima*, Vista dorsal (arriba) y ventral (abajo). Costa Rica (fogos P. J. DeVries).

Esta especie debe su abundancia al clareo extensivo de los bosques y al crecimiento secundario reciente en las áreas considerablemente húmedas. Su pariente cercano *A. jatropha* por lo general se encuentra en áreas más secas, mientras que las especies del género emparentado, *Siproeta*, frecuentan los claros de bosques. Todas estas mariposas utilizan las mismas plantas hospederas para sus larvas.

En cualquier población de *Anartia fatima* se puede encontrar individuos con bandas amarillas e individuos con bandas blancas volando juntos. En el pasado, se creía (Emmel 1972, 1973) que esta diferencia en el color de las bandas representaba un polimorfismo genético. Estudios recientes (Taylor 1973; Silberglied, Aiello y Lamas 1980) revelan que el color se relaciona con la edad. Los machos, al eclosionar, siempre tienen bandas amarillas brillantes pero, con el tiempo estas bandas se decoloran a blanco. En las hembras, esta banda no necesariamente es amarilla al eclosionar pero, puede ser desde amarillo hasta blanco. Las bandas de las hembras también se decoloran a blanco con el tiempo. Debido a que el color de las bandas del macho es un reflejo directo de la edad, es más fácil estudiar la estructura de la edad en las poblaciones de esta especie que en la mayoría de las demás mariposas.

Los patrones rayados en las mariposas similares a *Anartia fatima* con frecuencia han sido llamados "disruptivos" y supuestamente protegen a los portadores contra los depredadores que cazan visualmente. Sin embargo, esta hipótesis no está comprobada experimentalmente (Silberglied, Aiello y Windsor 1980).

Se ha demostrado que las mariposas *Anartia* son agradables al paladar para una amplia gama de depredadores, incluyendo anfibios, reptiles, aves y mamíferos. También son aceptables para las arañas, mantis y otros artrópodos depredadores. Por esta razón, además de su abundancia local, *Anartia* ha sido comúnmente utilizada como una mariposa "control" en los estudios acerca del mal sabor y del mimetismo.

Estas mariposas tienen relativamente poco dimorfismo sexual y por lo tanto los sexos son bastante difíciles de distinguir durante el vuelo. Generalmente, se puede reconocer a los machos porque pareciera que persiguen no sólo a cada dos mariposas *Anartia* que se encuentran a unos pocos metros, sino también a otras especies de mariposas, aves e incluso personas. Las hembras, que son levemente más claras en las áreas oscuras de las alas, pasan la mayor parte del tiempo revoloteando cerca del suelo en busca de sitios para poner los huevos. En cautiverio, los sexos pueden diferenciarse estrujando cuidadosamente los genitales hacia afuera o comparando las patas protorácicas; las de las hembras son desnudas en la punta y tienen pequeñas barbas, mientras que las patas delanteras del macho están llenas de escamas.

Anartia fatima y sus parientes pueden criarse en el laboratorio con facilidad. El desarrollo toma como 5 ó 6 semanas desde el huevo al adulto, dependiendo de la temperatura y de otras condiciones. Las hembras, de buena gana, ponen los huevos en los ramilletes de las plantas

alimenticias en pequeñas jaulas con cedazo. Las orugas son de color oscuro y están cubiertas de pequeños "scoli" con cerdas no urticantes; la cabeza tiene un par de largos scoli negros y abultados. Las orugas son sumamente difíciles de encontrar en condiciones naturales.

Emmel, Thomas C. 1972. Mate selection and balanced polymorphism in the tropical nymphalid butterfly, *Anartia fatima*. *Evolution* 26:96-107.

———. 1973. On the nature of polymorphism and mate selection phenomena in *Anartia fatima* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Evolution* 27:164-65.

Silberglied, R. E.; Aiello, A.; and Lamas, G. 1980. Neotropical butterflies of the genus *Anartia*: Systematics, life histories and general biology (Lepidoptera, Nymphalidae). *Psyche* 86:219-60.

Silberglied, R. E.; Aiello, A.; and Windsor, D. M. 1980. Disruptive coloration in butterflies: Lack of support in *Anartia fatima*. *Science* 209: 617-19.

Taylor, O. R. 1973. A non-genetic "polymorphism" in *Anartia fatima* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Evolution* 27:161-64.

Young, Allen M., and Stein D. Studies on the evolutionary biology of the Neotropical nymphalid butterfly *Anartia fatima* in Costa Rica. *Milwaukee Pub. Mus. Contrib. Biol. Geol.* 8:1-29.

Anthrax gideon (Mosca abeja, Bee Fly)

M. K. Palmer

En Costa Rica, las larvas de esta mosca bombílida (fig. 11.6) son ectoparásitos de las larvas de *Pseudoxychila tarsalis* (Coleoptera: Cicindelidae) (Palmer 1982). Aunque se cuestiona la taxonomía del grupo, esta especie probablemente se encuentra desde el sur de México hasta Argentina y Brasil y tal vez siempre parasite las larvas del abejón tigre.

Las moscas adultas son activas durante la estación seca y las hembras pueden ser vistas en los días soleados entre aproximadamente 0900 y 1500 horas poniendo huevos en las madrigueras de los abejones. Las hembras vuelan despacio como a 6 cm de la superficie de los paredones donde están situadas las madrigueras de los abejones; cuando encuentra una madriguera adecuada, la hembra revolotea al frente y a veces desciende brevemente en la entrada si no hay ningún abejón a la vista. Para poner los huevos, revolotea como a 4 ó 5 cm de la cueva y lanza rápidamente el abdomen hacia el hueco una vez por cada huevo.

Las hembras de *A. gideon* son muy específicas acerca del lugar donde ponen los huevos. Ponen menos del 1% fuera de las madrigueras de *P. tarsalis*. Además son capaces de discriminar entre los huecos larvales ocupados y desocupados: las madrigueras en las cuales han puesto los huevos de las moscas tienen doble oportunidad de ser ocupados por una larva que las madrigueras escogidas al

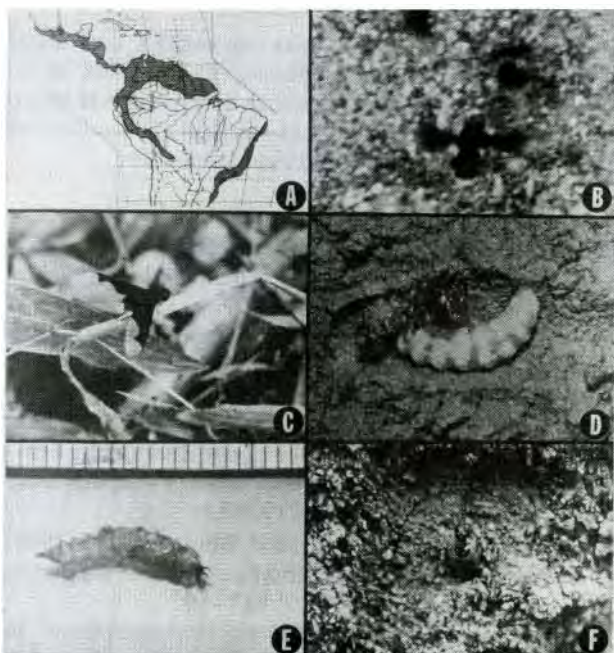


Fig. 11.6 *Anthrax gideon*: a) Distribución geográfica. b) Hembra revoloteando y poniendo un huevo frente a un nido de un abejón cincinélido. c) Hembra descansando de larva de último estadio. d) Cascarón pupal a la entrada de la madriguera del escarabajo después de eclosionar la mosca. Costa Rica (fotos M. Palmer).

azar. Al parecer, las moscas discriminan sólo por la vista ya que ponen huevos en “madrigueras” artificiales rellenas con papel de aluminio (para simular la superficie reflexiva de la cápsula cefálica del escarabajo) pero, rechazan estos huecos cuando están vacíos. Las moscas además prefirieron abrumadoramente a los hospederos en el tercer estadio a aquellos en otras etapas (cuando menos durante la mayor parte de la época seca) en ambas áreas donde se han estudiado en Costa Rica (San Vito y el “área de La Cascada” en el camino a Puerto Viejo).

Las hembras, generalmente, ponen entre uno y cinco huevos por madriguera. Los huevos son blancuzcos y ligeramente esféricos y tienen una superficie granulosa que parece ser pegajosa cuando el huevo está recién puesto. Entre 20% y 50% de los huevos caen adentro de la madriguera (dependiendo del tamaño de ésta) y el resto se pega en el suelo adyacente de la misma. Debido a que los huevos colectados de estas orillas no eclosionaron bajo una diversidad de condiciones de laboratorio, se supone que el contacto directo con el coleóptero o con su madriguera es necesario para la eclosión.

Al eclosionar, la larva de la mosca se adhiere a su hospedero, generalmente en el vientre del tórax pero también alrededor de la “joroba” del abdomen. Esta larva no aumenta de tamaño sino hasta que la del abejón haya construido la cámara de pupación y haya sellado la madriguera. En este momento, los cambios hormonales en el cuerpo del hospedero pueden activar el desarrollo de la mosca y ésta acaba con su hospedero en una o dos semanas. La etapa pupal toma de 24 a 28 días en el laboratorio. En la naturaleza, la envoltura de la pupa se desprende a la

entrada de la madriguera del hospedero cuando emerge la mosca adulta; los adultos permanecen como por una hora alrededor de la madriguera endureciendo su exoesqueleto antes de salir volando. Todos los machos que he visto en la naturaleza fueron observados en este momento del ciclo de vida. (Los machos tienen el abdomen completamente negro mientras que el de la hembra tiene una punta blanca; esta situación es completamente al revés en la especie *Anthrax analis* de la zona templada, que paraliza a varias especies de abejón tigre).

La supervivencia de las larvas de *A. gideon* en el laboratorio fue muy baja. Más del 32% de las larvas portan en el campo las larvas de la mosca (para las del tercer estadio este valor es de 45%), pero, muchos de estos coleópteros son capaces de liberarse de los parásitos y llegar a adultos. Generalmente, sólo emerge una mosca de cada hospedero pero, a veces, un hospedero puede portar dos moscas más pequeñas. La duración de vida máxima de un adulto probablemente no sea más de 3 ó 4 semanas y puede ser mucho más corta (los adultos en cautiverio sobrevivieron 6 días más o menos y en la literatura pueden encontrarse registros de 6 a 12 días para otras especies). Se desconocen las fuentes de alimento de los adultos, pero si acaso se alimentan (muchas especies no lo hacen) probablemente sea de néctar.

Palmer, M. K. 1982. Biology and behavior of two species of *Anthrax* (Diptera: Bombyliidae), parasites of the larvae of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, in press.

Apiomerus pictipes (Redúvido, Chinche asesino, Assassin Bug)

L. K. Johnson

Los chinches asesinos (Hemiptera: Reduviidae) deben su nombre a la muerte súbita con que ejecutan a sus presas de insectos. Hay treinta y una subfamilias de chinches asesinos, incluyendo las Apiomerinae, un grupo de chinches diurnos del Nuevo Mundo que acechan a sus presas en el follaje y en las flores. El género *Apiomerus* tiene una distribución tropical, pero hay especies que se encuentran desde Canadá hasta la Argentina. *Apiomerus pictipes* Herrich-Schäffer, aquí examinado, es una especie común registrada en Colorado, Nuevo México, México, América Central y Bogotá, Colombia.

En Costa Rica, los adultos de *Apiomerus pictipes* (fig. 11.7a) son como de 12 a 14 mm de largo, con una cabeza angosta, grandes ojos y un pico que se dobla por debajo de la cabeza, acomodándose dentro de una muesca estridulatoria en el prosterno. El patrón de colores es variable. La cabeza, las antenas y las regiones membranosas de las alas exteriores son negras o pardo ne gruzcas; la porción basal engrosada de las alas anteriores generalmente es de un matiz contrastante de herrumbre, anaranjado, pardo, dorado o rojo; el pronoto, ferruginoso,

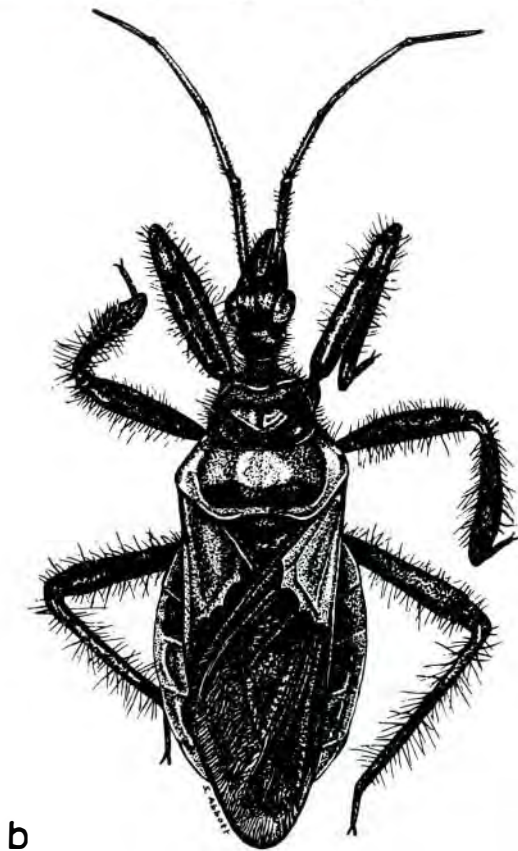


Fig. 11.7 *Apiomerus pictipes*: a) Dos adultos sobre un árbol de *Quercus oleoides* frente a la entrada tubular del nido de su presa de *Trigona dorsalis*. La orilla del tubo está rodeada por gotas relucientes de resinas colectadas por las abejas; en particular las hembras de *A. pictipes* pueden aplicar esta resina a sus patas delanteras raptoras facilitándoles apresar sus víctimas. Los dos insectos están uno frente a otro agresivamente, y si ninguno se retira pueden alzar sus patas delanteras en actitud amenazadora o entrar en combates breves. Tales encuentros agresivos tienden a mantener baja la población de estos insectos asesinos. Provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto W. Loher). b) Una hembra oscura; los ojos grandes pueden detectar sus presas hasta una distancia de 20 cm (dibujo S. Abbott).

puede tener bandas anchas en negro y las patas son bastante variables, con manchas que pueden ser más rojas que el resto del cuerpo. En su totalidad, el insecto puede variar

desde un atrevido patrón hasta el negruzco. El abdomen, triangular en un corte transversal, tiene franjas negras y blancas y se proyecta a cada lado en forma de estante más allá de los hemielitros doblados (fig. 11.7b). Las hembras tienden a ser un poco más grandes que los machos y a tener un abdomen más ancho y más profundo. Sin embargo, la mejor manera de distinguirlos es inspeccionando la superficie ventral del abdomen. En los machos, ésta es glabra mientras que en las hembras está densamente cubierto de pelos, que se vuelven pegajosos y sin brillo debido a un material resinoso. Puede ser difícil separar las especies de *Apiomerus* y son mejor distinguidos por un experto con base en las características genitales.

Apiomerus pictipes es un depredador que acecha a su presa. En la zona del bosque tropical seco en Guanacaste, los adultos se sitúan en las malezas y los arbustos florecidos. Las plantas escogidas incluyen a *Wissadula*, *Cordia inermis*, *Baltimora recta*, *Ardisia revoluta*, y *Cassia biflora*. El movimiento de un visitante de la flor hace que el chinche se dé vuelta o avance hacia la víctima designada y, muy despacio, levante tiesamente las patas delanteras, con velocidad de relámpago, agarre al insecto con sus patas anteriores y le inserte el pico, inyectándole una saliva proteolítica que lo paraliza casi instantáneamente. Si el insecto tiene una cutícula dura, el chinche puede buscar un punto de inserción adecuado, rotando a la presa en sus patas anteriores y picando con sus estiletos en varias articulaciones. El chinche entonces chupa a su víctima durante una hora o más, a menudo reinsertando el pico. Un chinche puede caminar con la presa empalada en su pico, con sus apéndices raptorales libres para hacer otras capturas.

La presa puede ser detectada por medios completamente visuales: cuando se cuelgan pequeños objetos de papel en frente de los chinches, ellos levantan sus patas anteriores e incluso pueden atacar. También pueden emplear los sentidos químicos, como sugiere la manera que a veces tocan la presa con sus antenas antes de atacar y por el hecho de que recogen insectos muertos pero aún húmedos y los chupan. Consumen cualquier clase de insectos, incluyendo a Orthoptera, a otros chinches asesinos y a hormigas como *Camponotus* y *Paracryptocerus*. Atrapan con facilidad a las abejas *Trigona*, ya que éstas revolotean antes de aterrizar, dándole al chinche suficiente tiempo para ponerse en posición de ataque. Por otro lado, a menudo fallan con las moscas porque se mueven demasiado rápido. Aun cuando se colocan juntos a un chinche y una mosca en un pequeño recipiente cerrado, la mosca muestra ser evasiva. Mientras que el chinche se vuelve hacia la mosca y toma la posición de ataque, la mosca está en cualquier lado menos en su posición original, trepando por las paredes, surcando por el aire o caminando sobre la cabeza del chinche.

Apiomerus pictipes acecha a su presa tanto en los sitios florales como en los no florales. Los chinches aparecen en materias fecales frescas, en los árboles con heridas chorreantes adonde las abejas colectan material para la construcción de sus nidos y en las entradas de los nidos de

Trigona. Una ventaja de estos sitios es que suministran material pegajoso que al aplicarse a las patas raptorales ayuda a la captura. *A. pictipes* utiliza gomas como la liga dulce, materia fecal y resinas de los árboles que recogen del tubo del nido de las abejas *Trigona* o de las corbículas de las abejas víctimas. La goma puede aplicarse después de una serie de ataques sin éxito, como es el caso de un chinche en una boñiga de caballo. El chinche atacó y falló con ocho moscas sépsidas. Entonces metió la punta de sus patas anteriores en la materia fecal fresca y esparció la pasta sobre las patas protorácicas, frotándolas contra las mesotorácicas. El chinche entonces intentó atrapar a una novena mosca y falló.

Tanto los machos como las hembras atrapan presas, pero cuando hay varios chinches en un sitio, se ve que las hembras son mejores cazadoras. Las hembras, que necesitan más proteínas para la producción de huevos, no solo están más dispuestas a atacar a las presas, sino que también son más exitosas para atraparlas.

No se ha establecido bien si *A. pictipes* es repelente y aposemático, o apetitoso y críptico. La coloración varía y es conspicua contra algunos fondos y camuflada contra otros. Las hormigas encuentran que los chinches muertos o moribundos son de buen sabor pero, que los ejemplares vivos pueden tener mal sabor o incluso ser peligrosos como presa. *A. pictipes* tiene un comportamiento que puede ser interpretado como de advertencia: cuando se le asusta, puede liberar un olor particular y si es atrapado, a menudo estridulará, sacudiendo la cabeza como para frotarse el pico a lo largo de la estría de la muesca estridulatoria. El sonido puede oírse como un chillido débil si se sostiene al chinche cerca del oído. Debe recalcarse que los chinches asesinos deben sostenerse con cuidado, ya que se defenderán ferozmente. Su picadura se parece al pinchazo de una aguja al rojo vivo y no es una experiencia que un depredador potencial quisiera repetir. Por la noche los chinches buscan refugio arrastrándose debajo de la hojarasca o apretujándose dentro de las grietas de los árboles.

El apareo ocurre durante la tarde en los sitios de alimentación adonde se han acumulado y continúa durante toda la noche en grietas seleccionadas. El macho inicia el proceso, al parecer reconociendo a la hembra desde una distancia de varios centímetros. El se aproxima con cuidado, especialmente si ella levanta sus patas anteriores de forma depredadora. Cuando el macho está a uno o dos centímetros se precipita sobre ella, copula y se da vuelta fuera de su alcance; puede suscitarse una refriega, la hembra evitando la copulación y, rara vez, captura al macho y se lo come. El éxito del macho es mayor si la hembra está chupando una presa; en total sólo como dos tercios de los intentos de apareo resultan en cópula. Durante la cópula, la hembra permanece recta, controla la locomoción de la pareja y a las presas.

La separación es mucho más difícil ya que ambas partes se arriesgan al canibalismo. Los dos chinches se separan al amanecer y van retrocediendo, viéndose el uno al otro cuidadosamente. No sólo la hembra a veces mata al macho, sino que se ha visto al macho alimentándose de la misma hembra que con tanto esfuerzo copuló.

Los machos individuales repetidamente intentarán copular hasta que ló logren e intentarán copular en días sucesivos. Se sabe que algunas hembras han apareado a intervalos muy cortos, hasta de dos días.

Los huevos de *A. pictipes* son objetos cilíndricos con collares coriónicos que están adheridos al sustrato por la extremidad más angosta, en grupos desde ocho hasta treinta y uno. Una hembra dada puede poner varios grupos de huevos durante la época seca en Guanacaste. En febrero se encontró un grupo de dieciséis huevos al lado de un árbol con un nido de *Trigona fulviventrís*, donde una docena de chinches atrapaban una provisión regular de abejas; los otros grupos de huevos observados fueron puestos por hembras en cautiverio.

Entre las especies de *Apiomerus*, se han observado varias funciones de los pelos abdominales ventrales de la hembra. Se supone que la función en *A. crassipes* es táctil, permitiéndole a la hembra determinar la posición del grupo de huevos durante la puesta y justo después de ella. En *A. flaviventris*, los pelos sostienen materiales vegetales glutinosos que son aplicados a los huevos durante el desove para pegarlos, para prevenir la pérdida de agua, para repeler los parásitos y para proporcionar material pegajoso que las ninfas ponen en sus patas mesotorácicas para capturar presas. La función táctil parece poco probable en *A. pictipes*, ya que las hembras se ponen resina en sus pelos abdominales, inicialmente suaves, volviéndolos inútiles para las funciones sensoriales. Muy probablemente los pelos de *A. pictipes* proporcionen un sitio de almacenamiento para la goma. No se ha determinado si la goma es utilizada para el beneficio de los huevos o de las ninfas.

En cautiverio, las ninfas eclosionan en la mañana. La eclosión no ha sido observada en la naturaleza, pero un grupo rojizo y peludo de primeros estadios se encontró a fines de marzo en el suelo cerca de la entrada de un nido de *Trigona dorsalis*, donde anteriormente se había visto a los adultos. Las ninfas estaban tratando de atrapar pequeñas moscas que subían desde la hojarasca.

En el bosque seco de Guanacaste la relación entre *Apiomerus pictipes* y *Trigona* es muy importante. Durante la época seca se reúnen hasta dos docenas de chinches en un nido, depredando a las abejas en tal forma que a veces destruyen la colonia. Las colonias en la base de los árboles y las que están cerca de los claros o de los campos abiertos son especialmente afectadas. Por otro lado, ciertas especies de *Trigona* no son víctimas, particularmente aquellas donde las abejas defensoras montan un ataque de picaduras en masa contra los grandes insectos que encuentran en la entrada del nido.

Ya que *Trigona fulviventrís* y *T. dorsalis* son abejas dóciles que anidan en la base de los árboles, no es sorprendente que sufran una fuerte depredación por *A. pictipes* durante la época seca. Los chinches en un árbol con nidos de *T. fulviventrís* capturan hasta veinte obreras por día cuando éstas entran y salen del nido. En los nidos de *T. dorsalis*, el número de víctimas puede ascender de cuarenta a ochenta, debido a una defensa mal adaptada que

tienen estas abejas. Cuando una *T. dorsalis* es capturada, la abeja libera una feromona de alarma que atrae a otras obreras que revolotean frente a la fuente de las feromonas y frente a otros insectos extraños alrededor de la entrada. Este comportamiento de revoloteo molesta a las pequeñas hormigas y las ahuyenta, pero favorece a los chinches asesinos, que capturan a las abejas que revolotean en el aire. Por lo tanto, en el caso de *T. dorsalis*, cuando una abeja es capturada, muchas otras sufren el mismo fin en los próximos minutos. Con el tiempo, miles de obreras mueren y en diferentes años se observó que dos colonias de *T. dorsalis* disminuyeron y murieron, mientras que una multitud de cuerpos muertos y suaves se amontonaba en la entrada.

Hay una razón para creer que la intensa relación entre *T. dorsalis* y *A. pictipes* es un fenómeno reciente, ya que *T. dorsalis* es una abeja del bosque y *A. pictipes* es un insecto de los campos abiertos. En el último siglo en Guanacaste, el hombre ha talado tantos árboles que el ecotono entre el bosque y el campo se ha vuelto conspícuo.

Sin embargo, *Trigona* también debió haber sido presa de *A. pictipes* en los tiempos evolutivos, ya que los chinches asesinos se ven atraídos por las feromonas de *Trigona*. Cuando una abeja es capturada y libera una feromona de alarma, los chinches emergen de las grietas desde donde no pueden haber visto la captura.

Cuando las abejas defensoras son alarmadas durante un ataque al nido, el número de chinches asesinos aumenta rápidamente.

Cuando capturo abejas con una red, a menudo un chinche sobrevuela y aterriza en mí o sobre la red; a veces esto no ocurre a menos que capture una *Trigona*. Los chinches aterrizan en cebo de agua de azúcar adonde se han reclutado las abejas sin aguijón y aparecen en las agregaciones de abejas en las fuentes de resinas y alimentos. No es necesaria la presencia de las mismas abejas para la atracción, ya que los chinches volaron hasta los cebos marcados con feromonas después que concluyó un experimento y se ahuyentó a las abejas.

La respuesta de *A. pictipes* a las feromonas de *Trigona* (que promete una abundancia local de presas) pudo haber evolucionado a partir de una relación ya cercana entre presa y depredador, entre los reducidos diurnos y las abejas. Los reducidos y las abejas parecen ser depredadores y presas en todo el mundo. Por ejemplo, *Apiomerus nigrolobus*, *A. flaviventris* y *A. crassipes* (el "asesino de abejas") se alimentan en gran medida de abejas domésticas; los reducidos en Tailandia depredan a *Trigona* y otros reducidos imitan las *Trigona* de América Central. ¿Cuál es la ventaja de las abejas como presa? Las abejas vuelan a ciertos sitios para buscar alimento y revolotean en frente de las flores antes de aterrizar, inspeccionando su calidad, las feromonas coespecíficas de marcado o las características que han aprendido a asociar con la recompensa alimenticia. Cuando están revoloteando, pueden ser atrapados por los chinches asesinos, demasiado lentos para atrapar moscas.

Champion, G. C. 1897. Insecta, Rhynchota, Hemiptera-Heteroptera. *Biol. Cent.-Am.* 2:1-416.

Jackson, J. F. 1973. Mimicry of *Trigona* bees by a reduviid from British Honduras. *Florida Ent.* 56:200-202.

Miller, H. C. E. 1971. *The biology of the Heteroptera*. Hampton, Middlesex: E. W. Classey.

Stejskal, M. 1969. *Apiomerus crassipes*, parásito de las abejas *Apis mellifica* L. *Rev. Núcl. Monagas* 1:125-34.

Swadener, S. O., and Yonke, T. R. 1973. Immature stages and biology of *Apiomerus crassipes* (Hemiptera: Reduviidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* 66:188-96.

Szerlip, S. L. 1971. Contributions to the biology and behavior of *Apiomerus flaviventris* Herrich-Schaeffer (Hemiptera: Reduviidae). M.A. thesis, Arizona State University.

Weaver, E. C.; Clarke, E. T.; and Weaver, N. (1975). Attractiveness of an assassin bug to stingless bees. *J. Kansas Ent. Soc.* 48:17-18.

Ascalapha odorata (Bruja negra, Black Witch)

C. L. Hogue y D. H. Janzen

Ascalapha odorata (Noctuidae) (fig. 11.8) es común en las tierras bajas y a elevaciones medias del Neotrópico, y a veces se ve atraída por las luces en las calles y casas. Es un visitador nocturno común en los bananos y en otros cebos de frutas en putrefacción y se le puede encontrar por la noche en lo alto del dosel, alimentándose en las picaduras de las frutas maduras hechas por los vertebrados al alimentarse. A menudo, sale repentinamente durante las horas del día por debajo de sobresalientes de roca, desde adentro de árboles huecos y desde otros lugares sombreados de descanso (donde reposa solitariamente). Debido a su gran tamaño y a su apariencia oscura y similar a un murciélago, a menudo llama la atención y despierta sospechas. Es considerada por los supersticiosos como un presagio de muerte y en México se conoce como "la mariposa de la muerte" y "miquipapalotl" (Nahuatl: miqui, "muerte", "negra"; paplotl, "mariposa"). En la Península de Yucatán, su hábito de entrar en las casas es la base para el nombre maya "x-mahan-nail" (mahan, "pedir prestado"; nail, "casa"). Entra en las casas tanto para alimentarse de frutas como para descansar a la sombra durante el día.

Los adultos son de un tamaño bastante variable pero, por lo general, tienen una envergadura de alrededor de 15 cm. Las hembras son un poco más grandes y se les reconoce por su color generalmente más claro y por una franja transversal blanca que atraviesa las alas desde las anteriores a las posteriores. Por otro lado las superficies dorsales de las alas de ambos sexos son pardo oscuras, con líneas delgadas ondulantes o en zigzag y conspicuas manchas en forma de ojos cerca de la orilla principal del ala anterior (más pequeña) y el ápice posterior del ala trasera (más grande y doble). El cuerpo es pardo oscuro uniforme y no tiene crestas de escamas. Otra característica típica en

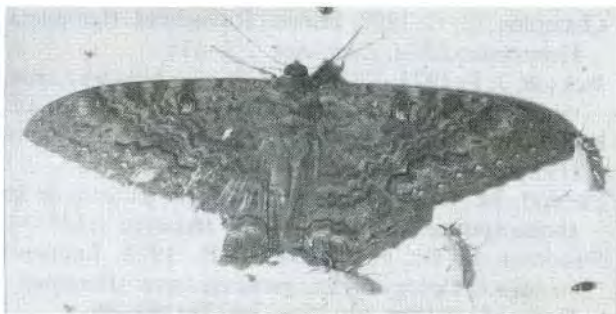


Fig. 11.8 *Ascalapha odorata*: Adulto sobre una luz negra; la muesca en el ala izquierda superior es típica del daño causado por pájaros (los abejones grandes son *Meloidae* atraídos a la misma luz negra). Julio de 1980. Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D.H. Janzen).

el color es un resplandor violeta iridiscente que se puede ver con una luz oblicua; esto es mucho más evidente en la hembra por ser el color de fondo más pálido.

La larva ha sido descrita una cantidad de veces. En la madurez es muy grande, alcanzando una longitud de más de 6 cm y proporciones bastante gruesas. En el cuarto segmento (el primer segmento del abdomen) es más ancha y hacia atrás remata bruscamente en punta. El color de fondo es gris o pardo grisáceo y fuertemente manchado de negro. Hay una franja ancha longitudinal, mediodorsal y de color gris claro que se expande en un área subtriangular en el décimo segmento del cuerpo. También hay una franja lateral ondulatoria e interrumpida a través de los espiráculos. La cabeza es completamente negra o puede ser pardo negruzca dorsalmente.

Aunque hay un registro de *Ficus carica* (Moraceae), las plantas hospederas de las orugas probablemente son varias leguminosas: *Mora oleifera*, *Cassia fistula*, *Gymnocladus dioica* (Caesalpinaceae), *Acacia decurrens*, *Pithecellobium unguisate* y *Pithecellobium saman* (Mimosaceae). Probablemente se alimente de muchos otros géneros. C. L. Hogue una vez crió orugas en Los Angeles en la exótica *Acacia dealbata*, pero se produjeron adultos de tamaño inferior. Las orugas se alimentan durante la noche y descansan durante el día, generalmente en las depresiones de las cortezas de los árboles; en este microhábitat el patrón es especialmente críptico.

La pupación ocurre en la hojarasca, en horquetas entre ramas grandes y en grietas de madera en descomposición. Una característica extraordinaria de esta mariposa nocturna es su hábito "migratorio". Cada año en los Estados Unidos, adonde no tiene una población reproductora (con probables excepciones locales en las porciones extremas del sur), aparece en localidades esparcidas. Por lo general, los ejemplares son machos desgastados que aparecen regularmente en Los Angeles, San Francisco y aún en Nueva York, Minneapolis y el sur de Canadá. El libro de mariposas nocturnas de Holland menciona que un ejemplar fue capturado en Colorado durante una tormenta de nieve el cuatro de julio. La mayoría de tales incidentes ocurren a fines del verano y en el otoño (de agosto a octubre) e indican un movimiento radial o hacia el norte a

partir de las áreas de reproducción en México o probablemente más hacia el sur. No se ha hecho ningún trabajo experimental para determinar las rutas migratorias. Mientras que tales movimientos son llamados de "migración" por los entomólogos, no hay ninguna evidencia de que las brujas negras atrapadas al norte de Estados Unidos no sean otra cosa que ejemplares extraviados, muy lejos de su hábitat normal.

En las tierras bajas de Costa Rica, los adultos de esta mariposa nocturna están presentes durante todo el año, pero son mucho más conspicuos durante los meses de lluvia. En San José se les encuentra alrededor de las luces de las calles y a veces, durante la época lluviosa, decoran el interior de la concha acústica del Parque Central. *A. odorata* aparece en mayores concentraciones en frutas en descomposición en el suelo en el Parque Nacional Santa Rosa que en el bosque pluvial perennifolio del Parque Nacional Corcovado (W. Hallwachs, com. pers.).

Durante la época seca, en el bosque caducifolio del Parque Nacional Santa Rosa, los adultos de *A. odorata* se trasladan a los lechos secos y sombreados de los riachuelos donde muchas especies de árboles casi siempre verdes mantienen la humedad alta y la temperatura baja. Las mariposas nocturnas descansan en las grietas oscuras entre grandes rocas y salen de noche para alimentarse de los higos caídos en los lechos de los riachuelos. Estos adultos probablemente contribuyan sustancialmente a la próxima generación en el nuevo follaje, pero, la repentina aparición de individuos nuevos en el cebo de frutas durante este tiempo sugiere que algunos pasan la época seca en estado de pupa. Su gran tamaño, su estado general de alerta durante el día y la noche, la habilidad para volar rápidamente en el momento en que son molestadas, la fortaleza de su cuerpo, la presencia en la estación seca y la búsqueda activa de los adultos por alimento de alta calidad, sugieren que las brujas negras pueden tener ciclos de vida medidos en meses, en lugar de semanas.

Al igual que muchos otros noctuidos que fácilmente llegan de noche a los cebos de frutas en descomposición, la bruja negra puede llegar en grandes cantidades a las frutas, mientras que rara vez aparece en las luces incandescentes, en las fluorescentes, o las luces negras a sólo unos diez metros de distancia. Los adultos también pueden entrar en una casa bien iluminada, ignorando las luces y volando directamente hacia los bananos en descomposición para alimentarse. Cuando terminan o son interrumpidas, estas mariposas nocturnas pueden volar directamente hacia afuera de este microhábitat bien iluminado.

La especie pertenece a la familia de mariposas nocturnas (Noctuidae) y se coloca entre las Erebinæ, una de las subfamilias "cuadrificadas" (con una evidente vena media dividida en cuatro ramas en el ala posterior), junto con *Catocala* y con la mariposa nocturna con la mayor envergadura de todas en el mundo, *Thysania agrippina*, la "mariposa nocturna con alas de ave" o la "bruja blanca".

La especie se conocía como *Erebus odora* en la literatura anterior y también recientemente como *Otosema odorata*.

Comstock, J. 1936. Notes on the early stages of *Erebus odora* L. (Lepidoptera). *Bull. California Acad. Sci.* 35:95-98.

Sala, F. 1959. Possible migration tendencies of *Erebus odora* and other similar species. *J. Lepid. Soc.* 13:65-66.

Atta cephalotes (Zompopas, Leaf-cutting Ants)

G. C. Stevens

Las zompopas (las especies *Acromyrmex* y *Atta*) (fig. 11.9) pueden encontrarse a lo largo de Costa Rica en los bosques por debajo de 2.000 m de altura. Los hormigueros subterráneos de *Atta cephalotes* pueden verse como grandes áreas descubiertas con salidas separadas hasta por 50 m una de otra. Estos grandes hormigueros pueden contener hasta cinco millones de obreras, pasando desde la "mínima" más pequeña (2 mm de longitud) hasta el soldado más grande (hasta 20 mm de longitud), con las obreras medias (como de 10 mm de longitud), que son las más conocidas para el observador casual. Son las obreras medias las que recolectan la mayor parte de las hojas. Las mínimas se ocupan especialmente de las funciones internas, como hormigas nodrizas y como cuidadoras en los cultivos de hongos.



Fig. 11.9 *Atta cephalotes*: a) Llevando un fruto inmaduro de *Lonchocarpus*, de 15 mm de largo, hacia su nido. b) Trillo bien barrido en un mantillo del bosque y hormigas llevando pedazos de hojas frescas (ver obrera diminuta montada sobre un trozo de hoja en el centro de la foto). Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).



Fig. 11.10 Hormigas *Azteca* aprisionando un macho de *Atta cephalotes* contra la pantalla de una luz negra en donde estaban forrajeando, Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica, mayo de 1980 (foto D. H. Janzen).

Las zompopas cultivan un hongo en el material de las hojas que recogen. Este hongo ya no tiene la habilidad de producir esporas, haciendo difícil sino imposible la colocación taxonómica de la forma adulta. El hongo es un basidiomicete, posiblemente *Leucocoprinus* (o *Leucoagaricus*) *gonogylophora* (Martin 1969). En los hormigueros el hongo aparece como una estructura esponjosa, similar al pan, que alcanza un diámetro entre 15 y 30 cm. Las colonias maduras pueden tener varios cientos de estos cultivos de hongos con complejos túneles que los interconectan.

Las partes recién cortadas de las plantas son traídas a la colonia por las forrajeadoras y entregadas a las obreras mínimas que limpian y raspan su superficie. Se cree que esta limpieza y remoción de la cutícula acelera el crecimiento del hongo y de bacterias extrañas. Entonces las obreras mínimas cortan y mastican las partes vegetales en pedazos pequeños mientras añaden saliva y materia fecal para formar una masa pegajosa. Esta masa luego se añade al cultivo del hongo y varios racimos de micelio del hongo son colocados sobre ella. Entonces, se agrega más materia fecal al cultivo y otras hormigas continúan agregando gotitas fecales de vez en cuando. El hongo crece rápidamente en el nuevo sustrato y cuando se ha convertido en una estera compacta las hormigas recogen las puntas hinchadas de las hifas (gongilidios) como alimento (Quilan y Cherrett 1977, 1978; Weber 1966, 1972; Wilson 1971).

En cultivos de laboratorio, el hongo de las hormigas no crece bien en competencia con otras especies de hongos

y bacterias. Cuando se añade nitrógeno libre al medio de cultivo, aumenta la tasa de crecimiento. El hongo carece de un complemento completo de enzimas proteolíticas (Martin y Martin, 1970 a, b; Martin *et al.* 1975) y sin estas enzimas crece muy despacio en un medio sin nitrógeno libre, como en las hojas recién cortadas donde el nitrógeno está ligado en polipéptidos, que el hongo obtiene de la materia fecal de las hormigas (ésta contiene los veinte aminoácidos).

La coevolución del hongo y de la hormiga es aún más compleja. Los gongilidios del hongo recogidos por las hormigas son ricos en enzimas proteolíticas y éstas no están disponibles para la digestión de la materia fecal por parte del hongo mientras no sean defecados por las hormigas (Boyd y Martin 1975). El sistema digestivo de las hormigas ha evolucionado de tal forma que no puede descomponerlas. Entonces, las hormigas simplemente mueven las enzimas del hongo desde las áreas del cultivo donde se encuentran en exceso hasta las áreas donde tienen poco abastecimiento.

Para comenzar una nueva colonia, parte del hongo debe estar presente en forma de inóculo. Este pequeño pedazo de hongo es transportado en el saco bucal de la reina fundadora cuando deja la colonia en su vuelo nupcial. Estos vuelos ocurren como 30 min antes de las primeras luces del amanecer en varias noches consecutivas al comienzo de la estación lluviosa en el Parque Nacional Santa Rosa. Los reproductores vírgenes dejan la colonia en grandes números y vuelan muy alto para aparear. Una colonia simultáneamente produce machos (*fig. 11.10*) y hembras reproductoras. Se cree que las hembras aparean de tres a cinco veces.

Después de que la reina fundadora ha apareado, regresa al suelo y comienza a buscar un sitio para empezar el hormiguero. Parece que hay una mayor supervivencia entre las reinas que cavan sus nidos cerca de la base de los árboles, posiblemente como una forma de evitar la depredación de los vertebrados excavadores. La mortalidad en esta etapa es casi del 90 %. La principal causa de muerte es el ataque de un hongo. Este no es el hongo que la reina lleva consigo, sino una clase que constituye una amenaza para muchos insectos y al cual la reina es muy susceptible en este momento, ya que no tiene obreras que la mantengan limpia.

Después de seleccionar un sitio para el hormiguero, la joven reina cava un túnel angosto de 10 cm de profundidad con una pequeña cámara en el extremo. Es aquí donde comienza su cultivo, al que alimenta con sus propios huevos y excremento. Sólo después de que el cultivo va progresando, intenta criar obreras. Si en esta etapa la reina llega a perder el cultivo morirá, ya que no puede obtener más hongo para comenzar de nuevo. La reina permanece bajo tierra en las 4 ó 5 semanas siguientes sin agua ni alimento. Allí cuida el cultivo, se mueve lo menos posible y espera hasta que maduren sus crías. Después de 4 ó 5 semanas aparecen las primeras obreras que comienzan a limpiarla y a cuidar el cultivo. En esta etapa, la entrada de la colonia parece un pequeño volcán como de 8 cm de largo. Las obreras, conforme aumenta su número, comien-

zan a recoger hojas para el hongo. En 3 ó 4 años, la colonia es tan grande como cualesquiera de las colonias maduras del bosque, aunque, la producción de reproductores puede ser menor. Hay informes de colonias de *Atta* que viven por más de 20 años pero parece que en el Parque Nacional Santa Rosa no viven más de 7 u 8 años.

Las colonias adultas de *Atta* contribuyen al ciclo de los nutrimentos en el bosque tropical seco, siendo uno de los principales movedores de sustancias nutritivas en el sistema (Lugo *et al.* 1973). El hongo gastado que se desecha fuera del hormiguero, o los hormigueros abandonados, proporcionan una fuente alimenticia para muchos microorganismos e insectos carroñeros.

No todas las especies de plantas, en los bosques del Parque Nacional Santa Rosa, son recolectadas por *Atta cephalotes*, pero más de ochenta especies son recogidas durante el período de un año (Hubbell *et al.*, 1979). Además se está comenzando a explorar la complejidad sobre las preferencias de estas hormigas. En este momento, se conoce muy poco acerca de la composición química de las plantas del área. Parece que las hormigas son muy específicas en su recolección de plantas y desarrollan una exploración intensiva durante todo el año.

Hay evidencias de que algunas hormigas individuales buscan recursos específicos cuando salen de la colonia. Experimentos de marcado y transferencia mostraron que los individuos pertenecientes a un rastro de un recurso permanecían fieles a él cuando se les daba un escogimiento entre este recurso y otros. Los nuevos recursos siempre son procesados con precaución al principio y sólo después de unos días será el nuevo material aceptado gustosamente por las hormigas forrajeadoras.

Hubbell *et al.* (1979) también han demostrado con experimentos de marcado que las obreras en una colonia de rastros múltiples tienen la habilidad de moverse entre los rastros y por lo tanto no están limitadas a uno de los sistemas de rastreo o a los lados de la colonia. Se desconoce como es que las obreras están distribuidas entre los rastros.

La hipótesis vigente, en estos estudios, es que de alguna forma las hormigas optimizan la tasa de crecimiento del hongo. Esto supone que la actitud de la colonia está relacionada con la cantidad de hongo que produce. En la actualidad se está experimentando para determinar si las hormigas en efecto seleccionan el material vegetal que acelera o realza el crecimiento del hongo. Se ha sugerido (Littledyke y Cherrett 1976) que el hongo no es su única fuente de alimento. Los rastreadores radiactivos en las hojas aparecen rápidamente en la boca y en el tracto digestivo de las hormigas forrajeadoras. Esto sugiere que las hormigas están tomando los jugos de las plantas y el hongo podría ser empleado sólo para suministrar otra fuente de carbón, la celulosa. Si este fuera el caso, posiblemente las hormigas no dependen sólo de la tasa de crecimiento del hongo. Sobre este aspecto hay alguna evidencia en el campo. Varias veces durante el año (más comúnmente al comienzo de la época lluviosa) las hormigas recogen un gran número de fragmentos de hoja que no

incorporan a los cultivos. Posiblemente estas hojas sean recogidas sólo por los jugos que contengan. Se necesitan estudios más cuidadosos acerca del número de reproductores producidos dependiendo de varios hábitos de forrajeo o de varios ambientes.

- Boyd, N. D., and Martin, M. M. 1975. Faecal proteases of the fungus growing ant, *Atta texana*: Their fungal origin and ecological significance. *J. Insect Physiol.* 21:1815–20.
- Hubbell, S. P.; Stevens, G. C.; Wilson, B. R.; Hewitt, S.; Leaman, D. J.; Klahn, J.; Roper, D.; and Budilier, S. 1979. Foraging behavior of the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes* L. in a tropical dry forest of Guanacaste, Costa Rica. In preparation.
- Littleddyke, M., and Cherrett, J. M. 1976. Direct ingestion of plant sap from cut leaves by the leaf-cutter ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich.) (Formicidae, Attini). *Bull. Ent. Res.* 66: 205–17.
- Logu, A. E.; Franworth, E. G.; Pool, D.; Jerez, P.; and Kaufman, G. 1973. The impact of the leaf-cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical wet forest. *Ecology* 54:1292–1301.
- Martin, M. M. 1969. The biochemical basis of the fungus–attine ant symbiosis. *Science* 169:16–20.
- Martin, M. M.; Boyd, N. D.; Gieselmann, M. J.; and Silver, R. G. 1975. Activity of faecal fluid of a leaf-cutting ant toward plant cell wall polysaccharides. *J. Insect Physiol.* 21:1887–92.
- Martin, M. M., and Martin, J. S. 1970a. The biochemical basis for the symbiosis between the ant *Atta colombica tonsipes* and its food fungus. *J. Insect Physiol.* 16:109–19.
- . 1970b. The presence of protease activity in the rectal fluid of attine ants. *J. Insect Physiol.* 16:227–32.
- Quilan, R. J., and Cherrett, J. M. 1977. The role of substrate preparation in the symbiosis between the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich.) and its food fungus. *Ecol. Ent.* 3:161–70.
- . 1978. Aspects of the symbiosis of the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich.) and its food fungus. *Ecol. Ent.* 3:221–30.
- Weber, N. A. 1966. The fungus-growing ants. *Science* 153:587–604.
- . 1972. *Gardening ants, the attines*. Philadelphia: American Philosophical Society.
- Wilson, E. O. 1971. *The insect societies*. Cambridge: Harvard University Press.

***Azteca* (Hormiga Azteca, Azteca Ants, Cecropia Ants)**

C. R. Carroll

Azteca es un género de Dolichoderinae, una subfamilia de hormigas fácilmente reconocidas por su olor

característico (varias heptanonas metiladas). El género se encuentra sólo en el trópico del Nuevo Mundo donde es un miembro agresivo y conspicuo de hormigas que anidan en los árboles. Las colonias, generalmente, mantienen trabajadoras polimórficas y las mayores tienen cabezas en forma de corazón. Muchas especies del género son extremadamente difíciles de diferenciar a menos de que estén presentes los reproductores. Las hormigas *Azteca* (fig. 11.10) parecen, en gran parte, restringidas a aquellas especies de árboles que tienen nudos o tallos frescos huecos o troncos donde pueden cuidar las poblaciones de varias especies de chinches harinosos (Pseudococcidae). Estos chinches les proporcionan a las hormigas azúcares, varias vitaminas y aminoácidos. En Costa Rica, las *Azteca* que anidan en los tallos y troncos, por lo general, se asocian a los árboles *Pithecellobium saman*, *Triplaris americana*, *Cocoloba caracasana*, *Terminalia lucida*, *Cordia alliodora* y a varias especies de *Cecropia*.

Ocasionalmente *Azteca* construye hormigueros externos de cartón, un material que hacen a partir de las fibras y secreciones de las plantas. Las especies de *Azteca* que construyen estos hormigueros que, a menudo, son extremadamente grandes, son mucho más comunes al sur de Costa Rica. Por ejemplo, en la cuenca central norte del Amazonas, las especies de *Azteca* (probablemente *Azteca chartifex*) construyen hormigueros de cartón en los troncos de los grandes árboles del bosque. Estos hormigueros a menudo alcanzan 1 m de ancho y una longitud de más de 2 m. En esas regiones, estas hormigas son análogas en el Nuevo Mundo a las hormigas *Crematogaster* que también hacen hormigueros de cartón en el Viejo Mundo (en los trópicos pluviales africanos). Estas enormes colonias supuestamente tienen un gran efecto en las poblaciones de insectos locales y, por lo tanto, también indirectamente en las poblaciones locales de plantas, aunque esto no ha sido investigado. Todas las *Azteca* que viven dentro de las cavidades de las plantas utilizan materiales acartonados para modificar y dividir sus hormigueros. Parece probable que el hábito de construir grandes nidos externos de cartón es simplemente una extensión extremada del uso general del cartón para modificar sus hormigueros.

Dennis Leston, con frecuencia, ha argumentado que las comunidades de hormigas tropicales típicamente tienen una distribución en mosaico de las áreas de forrajeo de las colonias, determinadas por la presencia de numerosas especies agresivas. Las especies *Azteca* en el Neotrópico contribuyen a la distribución en mosaico de las colonias al impedir agresivamente que muchas otras especies construyan sus nidos cerca de sus colonias. Las obreras *Azteca* cortan los hormigueros en los tallos de otras especies y destruyen sus contenidos aunque, a menudo, no se apropian del tallo como parte del hormiguero de la colonia. Esta agresividad es fácilmente verificada por medio de simples experimentos. Por ejemplo, yo colonicé diez hormigueros de pajillas artificiales con las colonias completas de la hormiga *Pseudomyrmex gracilis*, que anida en los tallos, y coloqué los nidos en un radio de 20 m

de una gran colonia *Azteca* que estaba anidando en el tronco de un gran árbol *Cocoloba caracasana*. En una semana las obreras *Azteca* habían destruido nueve de los diez hormigueros, rechazando las pajillas control sin hormigas. Las hormigas *Azteca* incluso pueden excluir a los mutualistas de sus plantas hospederas. Por ejemplo, aunque *Pseudomyrmex triplaris* es una especie agresiva que se asocia obligatoriamente al árbol ribereño *Triplaris americana*, se ve desplazada o impedida de entrar en los *Triplaris* jóvenes cuando estos árboles se encuentran cerca de las grandes colonias de *Azteca*.

Aunque el gran tamaño de la colonia y el comportamiento agresivo pueden ser una ventaja para desplazar a otras hormigas potencialmente competidoras, también tienen desventajas. El comportamiento agresivo representa un escape de calorías para la colonia sin ninguna recompensa forrajera inmediata. Curiosamente las obreras *Azteca* rara vez roban las crías de otras hormigas aún cuando han abierto un hormiguero y las crías están disponibles. El gran tamaño de la colonia, junto con el comportamiento agresivo, pueden resultar en un desplazamiento más exitoso de las otras hormigas, pero la recompensa de nutrientes y calorías a largo plazo debe ser grande si la estrategia va a ser exitosa. Ya que las *Azteca* cuidan a los chinches harinosos por sus secreciones azucaradas, estas hormigas han asegurado una fracción de sus necesidades calóricas y esto indudablemente subvenciona parte del costo energético del comportamiento agresivo.

Además de los costos energéticos del tamaño de una colonia grande y del comportamiento agresivo, otra desventaja potencial proviene de la depredación de los hormigueros. Una colonia *Azteca* representa un gran recurso para cualquier animal capaz de superar las defensas de la colonia. Los pájaros carpinteros son depredadores importantes de las colonias de *Azteca*. En los sitios ribereños en la provincia de Guanacaste, el gran pájaro carpintero *Phloeocastes guatemalensis* con frecuencia destruye las colonias de *Azteca* que anidan en los árboles pequeños. Por ejemplo, en una localidad ribereña las colonias fueron atacadas en once arbolitos de *Pithecellobium saman* cuyos tamaños variaban entre 4 y 15 m. Hasta un 80 % de los tallos previamente ocupados habían sido destrozados y las cicatrices viejas indicaban que los árboles habían sido destruidos por pájaros carpinteros en años anteriores. Los árboles de *Cecropia* en las tierras bajas tienen una relación mutualista con varias *Azteca*. Estos árboles, por lo general, tienen una o más cicatrices en cada sección de internudo hueco causadas por los ataques de pájaros carpinteros.

Las colonias de otras especies que anidan en los árboles y que tienen pequeñas subunidades de la colonia esparcidas en la vegetación son atacadas con menor frecuencia por los pájaros carpinteros. Probablemente, la razón sea que estos hormigueros tan dispersos representan un recurso que requiere de un gran esfuerzo de la búsqueda

y sólo da recompensas pequeñas. Sin embargo, conforme desaparecen las fuentes alternativas de alimento para los pájaros carpinteros durante la estación seca en el bosque caducifolio, aumentan los ataques a las hormigas que anidan en los tallos. En los bosques secos estacionales de la provincia de Guanacaste, hay un aumento significativo en la proporción de ataques sobre las hormigas que anidan en los tallos en las tierras altas durante la estación seca. La proporción de ataques en los bosques ribereños no cambia con la estación.

La alta frecuencia de ataques de los pájaros carpinteros en los grandes hormigueros de *Azteca* parece que tiene algunas consecuencias para la coexistencia entre ésta y otras especies de hormigas. En *Cordia alliodora*, los nudos huecos con frecuencia pueden ser colonizados por muchas especies diferentes de hormigas que anidan en los árboles. Sin embargo, *Azteca* y la hormiga acorazada (una especie de *Paracryptocerus*) son los habitantes más frecuentes y es muy probable que las hormigas estén asociadas obligatoriamente al árbol. En los bosques de las tierras bajas de Guanacaste, aproximadamente 30 % de los nudos verdes y vivientes de *Cordia* tienen *Paracryptocerus*, mientras que en los bosques ribereños y muy húmedos tropicales de la vertiente del Atlántico, la tasa de ocupación baja a menos del 5 %. En las dos últimas localidades, las hormigas *Azteca* ocupan 23 % de los nudos de *Cordia*. Tienen una preferencia especial por los nudos terminales tiernos y aunque estos nudos tienen más campo interior y son buenos sitios de alimentación para los chinches harinosos, también son los que los pájaros carpinteros abren con más frecuencia. En Finca La Selva, es difícil encontrar más de unos cuantos de los nudos terminales de los grandes árboles de *Cordia* que no hayan sido abiertos por los pájaros carpinteros. Así, mientras que *Azteca* controla exitosamente los mejores nudos para la nutrición de los chinches harinosos, el resultado es el aumento de depredación por los pájaros carpinteros. En el grado que éstos disminuyan la tasa de crecimiento y el tamaño de la colonia de las agresivas hormigas *Azteca*, debería favorecer la coexistencia con otras hormigas que anidan en los nudos interiores. Esta hipótesis es difícil de probar en una forma rigurosa ya que es casi imposible encontrar grandes árboles de *Cordia* que estén libres del considerable daño de los pájaros carpinteros.

Aparentemente, las jóvenes reinas *Azteca* tienen una tasa de mortalidad alta durante las primeras etapas de la fundación de la colonia. La frecuencia de las reinas colonizadoras jóvenes de *Azteca* y *Paracryptocerus* sigue el mismo patrón estacional. En los bosques secos de Guanacaste, por ejemplo, su abundancia máxima ocurre durante los dos primeros meses de la estación lluviosa. De una colección de muestras de sesenta y dos reinas jóvenes de *Azteca* y *Paracryptocerus* en los nudos de *Cordia*, se obtuvo los siguientes porcentajes de reinas vivas y muertas. En Guanacaste, 25% de las reinas *Azteca* jóvenes, así como el 52% en Finca La Selva en las tierras bajas del Atlántico, respectivamente, estaban muertas. Sólo se encontraron reinas vivas de *Paracryptocerus*. Si la mayoría

de las reinas jóvenes liberadas de una colonia fallan en establecer exitosamente una nueva, entonces podríamos esperar que las colonias de *Azteca* compensarían esto, produciendo grandes cantidades de reinas colonizadoras. Este no parece ser el caso, ya que sólo el 33 % de los nudos de *Cordia* contienen reinas *Azteca* aladas, mientras que en tales nudos el 53 % contiene reinas aladas de *Paracryptocerus*. Esta situación es similar a la de otra hormiga agresiva común en Costa Rica que tiene hormigueros arbóreos, *Crematogaster brevispinosa*. Estas hormigas también tienen una alta tasa de extinción en las nuevas colonias y, sin embargo, las colonias no llevan la producción total de reinas potenciales a un máximo.

Comparadas con otras especies de hormigas, las especies altamente agresivas pueden tener una tasa de mortalidad excepcionalmente alta en las colonias pequeñas. Tal vez la razón sea que el alimento que regresa con el esfuerzo de forrajeo de cada obrera sea extraordinariamente bajo y por eso las colonias pequeñas de las especies agresivas, con frecuencia son aventajadas en el alimento por otras especies más eficientes. Si esto es cierto, esperaríamos una fuerte selección sobre los siguientes rasgos. En general, las especies agresivas deberían asignar más energía y alimento para el crecimiento de la colonia y no para su multiplicación a través de la producción de reinas. En contraste con otras especies de hormigas, deberíamos esperar que la producción de nuevas reinas se retrase hasta que la colonia se aproxime al máximo esperado. También esperaríamos encontrar una fuerte selección por los rasgos que disminuyan el traslape competitivo del alimento con otras especies. En el caso de las grandes colonias de especies agresivas, esto se logra abiertamente destruyendo los hormigueros de otras especies de hormigas. En el caso de las colonias pequeñas de especies agresivas, la disminución del traslape de alimento se logra cuidando los chinches harinosos dentro de las cavidades de la planta. Si no hay chinches harinosos disponibles, entonces las pequeñas fuerzas de obreras de la colonia incipiente deben enfrentarse a una fuerte competencia difusa de las colonias de otras especies en la vecindad. Así, la presencia o ausencia de los chinches harinosos en la etapa de la fundación de la colonia puede ser el factor más crítico en la supervivencia y el subsecuente ajuste de la colonia.

- Carroll, C. R. 1979. A comparative study of two ant faunas: The stem-nesting ant communities of Liberia, West Africa, and Costa Rica, Central America. *Am. Nat.* 113:551-61.
- Emery, C. 1894a. Estudios sobre las Hormigas de Costa Rica. *Ann. Mus. Costa Rica*, pp. 45-64.
- . 1894b. Studio monografico sul genere *Azteca* Forel. *Mem. Acc. Bologna* 3:119-52.

Bittacus banksi (Bitácido, Bittacid, Hanging Fly)

G. W. Byers

Tres géneros de Bittacidae (Insecta:Mecoptera) se encuentran en Costa Rica: *Bittacus*, *Kalobittacus* y *Pazius*. La única especie medianamente común es *Bittacus banksi* Esben-Peterson, que se encuentra a lo largo de la costa occidental de México, en Yucatán y en la mayor parte de las tierras bajas de América Central. Los siguientes comentarios pertenecen a Bittacidae en general, porque de las nueve especies en Costa Rica (1980), seis todavía no tienen nombre ni se han descrito. No tenemos observación alguna acerca del comportamiento de ninguna especie, casi no hay información detallada del hábitat y ningún conocimiento de las formas inmaduras de cualquier especie centroamericana.

Los bitácidos adultos se encuentran en la hierba o en el crecimiento herbáceo bajo y sombreado, pero a menos de que se les busque en estos hábitats, probablemente sean vistos por la noche alrededor de las luces. Son insectos medianamente grandes con el abdomen delgado y largo, las patas largas y cuatro alas alargadas con muchas venas y a menudo hialinas e iridiscentes. *Bittacus* incluye las especies más grandes y robustas, *B. banksi* (fig. 11.11) tiene cerca de 22 mm de longitud total con una envergadura de aproximadamente 45 mm. En descanso, las especies de *Bittacus* doblan las alas a lo largo del abdomen. La única especie conocida de *Pazius* es grande pero más delgada, cerca de 25 mm de largo y 37 mm de envergadura. Las especies de *Kalobittacus* tienen sólo como 13 mm de longitud con una envergadura de 32 mm; descansan con las alas extendidas hacia los lados. Las patas terminan en una única garra grande que con el último segmento del tarso se dobla hacia atrás contra la parte más basal del tarso para formar un apéndice raptorial. A veces se ven los bitácidos llevando a sus presas de insectos agarrados en una de las patas traseras, ya que éstas son las que con más frecuencia se utilizan para capturarlas.

El bitácido se alimenta insertando su pico delgado (una prolongación de la cabeza que tiene mandíbulas en forma de tijera en la punta) en la presa y consume su contenido dejando el exoesqueleto vacío.

Los bitácidos son lentos y torpes en el vuelo, dando un poco la impresión de un gran zancudo con un par de alas extra. Cuando no están volando, se suspenden de una ramita o de la orilla de una hoja, generalmente por medio de las patas anteriores y medias. Cuando se les sorprende, por lo general vuelan sólo unos pocos metros y regresan a descansar en la vegetación baja (eso es, probablemente no vuelen hacia arriba, a los árboles que están sombreando su hábitat). Los machos ofrecen a las hembras insectos presa como banquete nupcial. También pueden evertir dos vesículas redondas de color pálido que dispersan feromonas desde la parte posterior del abdomen para atraer a las hembras a distancias hasta de varios metros y luego ofrecen la presa nupcial. *Kalobittacus* y *Pazius* son activos

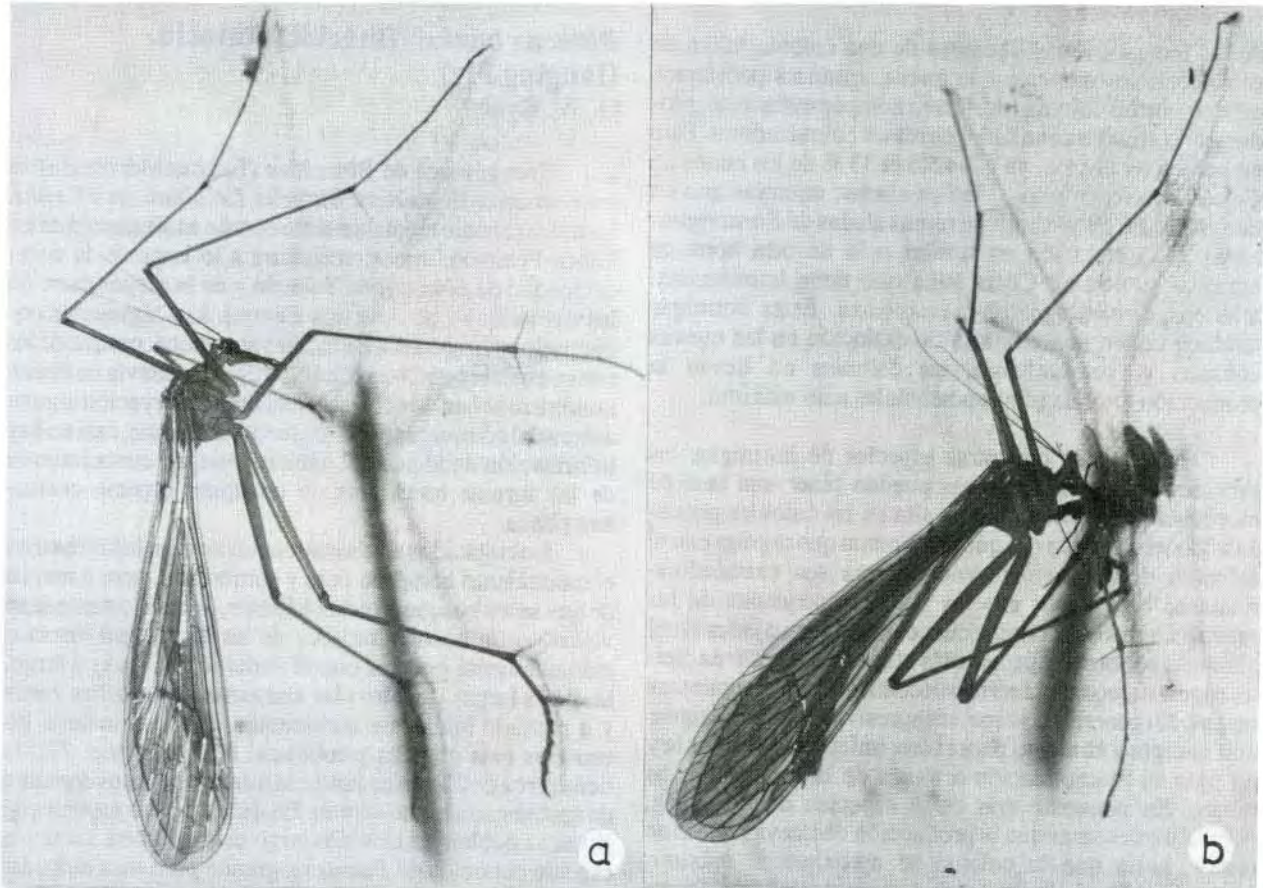


Fig. 11.11 *Bittacus banksi*: a) Adulto descansando (luz negra): ver tarsos posteriores totalmente extendidos. b) Adulto consumiendo una mosca pequeña atrapada con luz negra; ver tarsos posteriores recurvados y en posición de asir su víctima. Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica, junio de 1980 (fotos D. H. Janzen).

principalmente durante el día, mientras que *Bittacus* es particularmente nocturno y puede ascender al follaje de los árboles por la noche.

Hasta donde se sabe, las larvas de los bitácidos son terrestres y saprófagas, alimentándose sobre todo de insectos muertos. Se mueven lentamente buscando alimento por la superficie del suelo y a veces se les captura en trampas por la noche. En parte tienen la apariencia de orugas blancuzcas sucias con proyecciones carnosas y ramificadas desde la mayoría de segmentos del cuerpo. A menudo, estas proyecciones están incrustadas con tierra colocada en ellas por las larvas.

Los registros de bitácidos en Costa Rica son principalmente de las tierras bajas del Pacífico y con menos frecuencia de los ambientes montañosos. Probablemente *Bittacus* y *Kalobittacus* se encuentren en todo el país, pero, hasta el momento, *Pazius* sólo ha sido registrado en Golfito (pero se extiende a través de Panamá hasta el noroeste suramericano). Hay registros de colección de cada mes desde mayo hasta setiembre, con un pico de abundancia bien definido en julio en los tres géneros. Se solicita a los lectores que registren sus observaciones y coleccionen ejemplares de estos insectos hasta donde sea posible y que los pongan a la disposición de los taxónomos de Mecoptera.

Blaberus giganteus (Cucaracha, Giant Cockroach, Giant Drummer, Cockroach of the Divine Face) y *Xestoblatta hamata* (Cucaracha)

C. Schal

Las cucarachas Blattaria son muy variadas en cuanto al comportamiento, a la ecología y a la fisiología, sin embargo, la clasificación más elevada está bien establecida y las relaciones filogenéticas resueltas. Por lo tanto, el grupo se presta a los estudios comparativos y evolutivos. De las aproximadamente cuatro mil especies de cucarachas descritas, un porcentaje muy bajo comparte el domicilio del hombre. La gran mayoría se encuentra en los trópicos donde en algunos hábitats, no se han descrito las especies más abundantes (Fisk y Schal 1981). Al igual que otros animales y plantas, están experimentando una reducción en su ámbito y posiblemente también su extinción conforme el hombre amplía su penetración en los bosques tropicales.

He escogido presentar un enfoque comparativo de dos especies costarricenses. El lector debe tener en mente que aunque la literatura de la fisiología y del comporta-

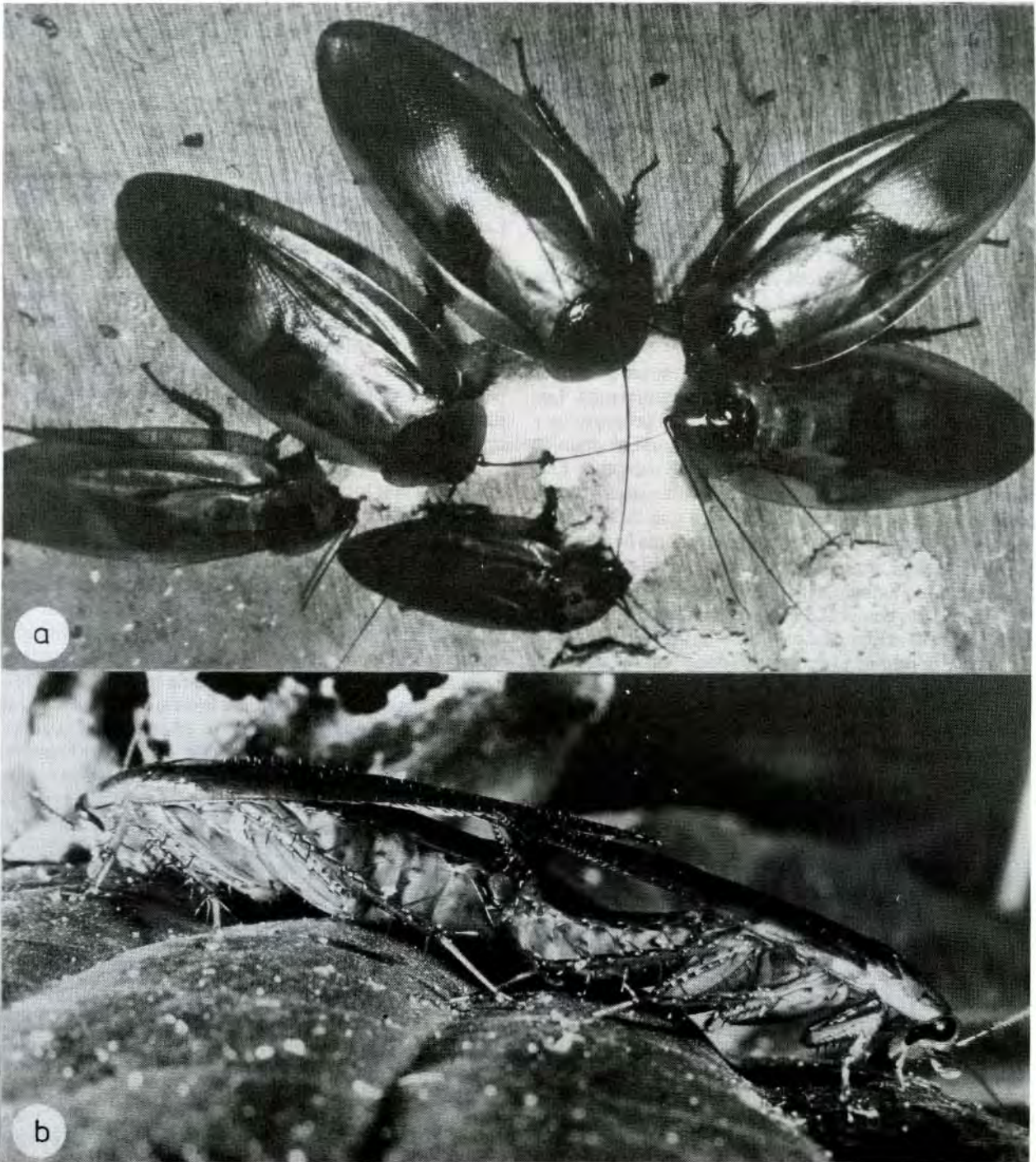


Fig. 11.12 a) *Blaberus giganteus*, alimentación de adultos. b) *Xestoblatta hamata*, aglomeración de adultos. Finca La Selva, Distrito de Sarapiquí, Costa Rica (fotos, C. Schal).

miento basada en los estudios de laboratorio es bastante grande, los datos ecológicos de campo son escasos y limitados a los hábitats naturales cerrados como cuevas, troncos huecos y madera en descomposición.

Blaberus giganteus (= *B. colosseus*) es una cucaracha grande (fig 11.12 a) que ha sido colectada ampliamente en las siete provincias de Costa Rica. Ella y su

pariente cercano *Archimandrita* sp. probablemente sean, por peso, las cucarachas más grandes del Neotrópico. *B. giganteus* es un insecto nocturno que a veces se encuentra en las luces artificiales. En la estación experimental de Finca La Selva, en La Pacífica y en Santa Rosa, en Guanacaste, se le encuentra generalmente en los árboles huecos compartiendo este hábitat con murciélagos, zari-

güeyas y diversos artrópodos. Dentro del árbol, las cucarachas se estratifican verticalmente a lo largo de gradientes micrometeorológicos. Las pequeñas ninfas se encuentran en el excremento de los murciélagos en la base de los árboles. En las noches son activas sobre el suelo en las secciones húmedas expuestas, pero, durante el día, se retiran a la parte más seca y protegida del sustrato. Son expertas en excavar (Crawford y Cloudsley-Thompson 1971), un comportamiento de un valor adaptativo importante en vista de las incursiones periódicas de hormigas arrieras a estos árboles. Los estadios más grandes se encuentran más alto en el árbol y los adultos ocupan perchas sobre ellos. Tanto los adultos como las ninfas grandes se esconden durante el día en las grietas en la pared interna del árbol.

Los machos de *B. giganteus* muestran un interesante comportamiento hacia los olores atrayentes. Los machos participan en combates agnósticos progresivos y aumentan la búsqueda en el piso de la jaula, cuando se introduce una hembra virgen sexualmente receptiva. Este comportamiento puede relacionarse con la estratificación ecológica en los grupos de edades. Ya que las ninfas se encuentran debajo de los machos adultos, una hembra que acaba de mudar probablemente se aproxime al macho desde abajo. También, ya que el desove ocurre en el excremento, las hembras receptivas después de desovar se mueven hacia arriba desde la base del árbol. El macho aumenta la oportunidad de encontrar hembras receptivas al dirigir su búsqueda hacia abajo. No se sabe nada acerca de la variación diurna en los perfiles micrometeorológicos que puedan producir un flujo de aire direccional para realizar la comunicación química (como en los hábitats boscosos, Schal 1982; ver abajo).

El comportamiento social de *B. giganteus* ha sido examinado tanto en el laboratorio como en el campo (Gautier 1974 a, b; obs. pers.). La estructura social es plástica, describiendo una continuidad entre la territorialidad y la jerarquía. A bajas densidades, la mayoría de los machos ocupan perchas sin cambios temporales o espaciales. Conforme aumenta la densidad y disminuye el número de sitios preferidos sin ocupar, surge un sistema territorial y jerárquico con más machos que deambulan sin un sitio específico. A densidades aún mayores, los machos, las hembras y las ninfas grandes se agrupan juntos en áreas preferidas, dejando grandes regiones sin ocupar. Los machos de más alto rango se distinguen por su postura erecta y su agresividad.

Las hembras sexualmente receptivas que pasan cerca de los grupos de machos rompen la estructura territorial o jerárquica. El comportamiento agresivo se eleva y los machos se ocupan en el amontonamiento, una combinación de exhibiciones sexuales dirigidas a la hembra y de actos "acrobáticos" dirigidos hacia otros machos.

Estudios recientes han tratado de delinear el sistema social de los machos con respecto a las correlaciones ontogenéticas y fisiológicas del comportamiento acrobático. Sin embargo, no se sabe si las jerarquías y los

territorios en esta especie conceden más éxito en el apareo al macho dominante, como en el caso de la cucaracha *Nauphoeta cinerea* (Schal y Bell 1982b).

Contrastando con *Blaberus*, *Xestoblatta hamatta* (fig 11.12 b) es una cucaracha costarricense que reside en el bosque. Es similar en tamaño y apariencia a *Periplaneta americana* aunque no se le ha encontrado fuera del bosque tropical. Al igual que *Blaberus*, esta especie muestra estratificaciones por edad y por sexo y altura (Schal 1982). Las ninfas se encuentran en la hojarasca; los adultos migran desde aquí para ocupar perchas nocturnas en el sotobosque y después regresan al piso del bosque antes del amanecer. En un estudio intensivo, en la estación experimental en Finca La Selva, encontré que los machos se orientaban por señales químicas (feromonas) emitidas por las hembras. Los datos acerca de las temperaturas y de los perfiles de vientos proporcionan evidencias de una columna ascendente de aire desde el sotobosque. Así, el transporte direccional de las moléculas de feromonas acarreadas por el aire podría explicar la estratificación sexual observada con los machos, que ocupan perchas más altas que las hembras (Schal 1982).

A diferencia de *Blaberus*, una cucaracha ovovivípara que incuba internamente cerca de cuarenta huevos durante 60 días, la hembra ovípara *Xestoblatta* es una eficiente máquina reproductora, poniendo aproximadamente veinticinco huevos cada 8 ó 10 días. Las hembras *Xestoblatta* cuentan con dos clases de recursos alimenticios además del hábito oportunista en la alimentación que les permite explotar "alimentos estacionales" (frutas, semillas, flores; *Blaberus* tiene un recurso alimenticio super abundante en el guano de murciélagos). Una fuente alimenticia es también la corteza desprendida de la leguminosa, *Inga coruscans*. En La Selva, las hembras marcadas regresan a los árboles exfoliantes de *Inga* a intervalos regulares bien correlacionados con las etapas tempranas del ciclo ovárico inmediatamente después del desove. El análisis químico indica que la corteza tiene un contenido bajo de nitrógeno y alto en lípidos. De aquí, *Inga* puede proporcionar reservas energéticas y materiales para que las hembras de *Xestoblatta* las utilicen en la vitelogénesis (para dotar reservas alimenticias a los huevos). Estos materiales se adquieren en los 4 días siguientes al desove. En otras etapas del ciclo ovárico, las hembras toman otros alimentos, dependiendo de su composición química; así prefieren los lípidos al comienzo del ciclo gonadotrófico, luego toman proteínas y seleccionan los carbohidratos antes del desove.

Los machos proporcionan una importante fuente de nitrógeno. Después de la cópula (en la cuarta noche del ciclo ovárico), el macho vierte el contenido de sus glándulas sexuales accesorias úricas dentro de su región genital y la hembra se alimenta de este material. El ácido úrico rotulado que se inyecta a los machos es recuperado en los huevos de la hembra después de copular; esto es, el material del padre es utilizado para el desarrollo de las ninfas (Schal y Bell 1982 a). La cantidad de ácido úrico

tomado por las hembras y traspasado en los huevos depende del estado nutricional de la hembra. Se recupera más ácido úrico derivado del macho de las hembras con dietas deficientes en nitrógeno que de las hembras con dietas altas en proteínas (Schal y Bell 1982 a).

A diferencia de la mayoría de las cucarachas, las hembras *Xestoblatta* copulan repetidamente durante su vida adulta. La contribución de los ácidos úricos del macho a la hembra probablemente constituye un factor importante en la evolución de este sistema de copulación.

Blaberus y *Xestoblatta* son muy diferentes en sus nichos ecológicos, sistemas de apareo, estructuras sociales, requisitos nutritivos y en la morfología. Los bosques y plantaciones de Costa Rica contienen una gran diversidad de cucarachas: las miméticas de las avispas y los escarabajos de coloración brillante, las especies activas diurnas, las especies que se comunican acústicamente, las especies semiacuáticas en las charcas efímeras de las bromelias, las especies que poseen defensas químicas dañinas, otras que comparten los nidos de las hormigas y termitas, los habitantes de cuevas con antenas varias veces más largas que su cuerpo, las especies aplanadas adaptadas para la vida debajo de la corteza de los árboles y las especies saltatorias que constituyen un serio reto para la variada herpetofauna del bosque que se alimenta de ellas. Reproductivamente las cucarachas son representantes ovíparas, ovovíparas, vivíparas y partenogénicas que se adaptan bien a las clasificaciones de estrategias ecológicas de reproducción de las especies de selección r y K.

Crawford, C. S., and Cloudsley-Thompson, J. L. 1971. Concealment behavior of nymphs of *Blaberus giganteus* L. (Dictyoptera: Blattaria) in relation to their ecology. *Rev. Biol. Trop.* 18:53-61.

Fisk, F. W., and Schal, C. 1981. Notes on new species of epilamprine cockroaches from Costa Rica and Panama (Blattaria: Blaberidae). *Proc. Ent. Soc. Washington* 83:694-706.

Gautier, J. Y. 1974a. Processus de différenciation de l'organisation sociale chez quelques espèces de Blattes du genre *Blaberus*: Aspects écologiques et éthologiques. Doctoral diss., University of Rennes.

———. 1974b. Etude comparée de la distribution spatiale et temporelle des adultes de *Blaberus atropos* et *Blaberus colosseus* (Dictyoptères) dans quatre grottes de Trinidad. *Rev. Comp. Anim.* 9:237-58.

Schal, C. 1982. Intraspecific vertical stratification as a mate-finding mechanism in tropical cockroaches. *Science* 215:1405-7.

Schal, C., and Bell, W. J. 1982a. Ecological correlates of paternal investment of urates in a tropical cockroach. *Science*, in press.

———. 1982b. Determinants of dominant-subordinate interactions in males of the cockroach *Nauphoeta cinerea*. *Biology of Behavior*, in press.

Blastophaga y otras Agaonidae (Avispita del Higo, Fig Wasp)

D. H. Janzen.

Las flores de los higos (*Ficus* spp.) son polinizadas por las avispas Agaonidae (Hymenoptera calcidoides parasíticas) de 1 ó 2 mm de largo. La familia Agaonidae en todo el mundo está dividida en muchos géneros (Wiebes 1979), aunque muchos de los miembros costarricenses son *Blastophaga*. Un ciclo de vida generalizada para *Blastophaga* (cf. Janzen 1979a) es aquel donde una avispa hembra vuela a una especie de *Ficus* en particular en el momento en que tiene una cosecha de higos inmaduros muy pequeños (llamados siconos en la literatura del higo). Cada uno de estos higos inmaduros es una esfera hueca. En realidad, el sicono esferoide es un receptáculo invaginado compuesto y gruesamente forrado con cientos de florecillas pistiladas, cada una con un estigma receptivo bien desarrollado. La hembra entra a través de un hueco natural (ostiolo) en el extremo distal del higo. Sin embargo, el ostiolo está densamente tapado con escamas traslapadas (fig. 11.13 b) y ella tiene que empujar y abrirse camino a través del tapón. Después de que ha entrado, a veces una segunda o tercera hembra que trata de entrar muere pegada en el tapón. En el proceso de la entrada, la avispa exitosa se despoja de sus alas y probablemente de la mayor parte de polvo, de las esporas de hongos y de contaminantes bacterianos. El polen que transporta, no es removido porque está guardado en dos pequeñas bolsas de su tórax. El ajustado tapón de escamas en el ostiolo restringe la entrada a un pequeño número de hembras (aunque la entrada repetida a veces forma un túnel evidente a través del ostiolo, permitiendo la entrada de muchas hembras; Janzen 1979 b). Después de la polinización y el desove la hembra muere en el sicono.

Una vez dentro del sicono, ella se mueve de estigma en estigma polinizándolos. Se cree que un solo grano de polen se usa para cada estigma. Al mismo tiempo de la polinización, ella escudriña el estilo con su aguijón. Si el estilo es corto, hace contacto con el ovario de un solo óvulo y pone un huevo al lado de éste. Si el estilo es tan largo que no alcanza el óvulo, no deposita ningún huevo. Sin embargo, éstos son informes relativos, ya que un aumento en el número de avispas en el sicono puede conducir al desove en casi todas las florecillas femeninas. Algunas especies de agaónidas son parásitas del sistema, poniendo los huevos en la misma forma pero, sin polinizar las flores. Por lo tanto dependen de alguna otra especie de Agaonidae que polinice las flores en el higo joven (un higo en desarrollo que no sea polinizado es abortado por el árbol progenitor). Las agaónidas y sus parásitos (ver abajo) generalmente matan de 30 a 80% de los óvulos en un sicono, por lo que un sicono generalmente produce de cincuenta a doscientas avispas (Janzen 1979 c).

Después de cerca de un mes emergen los machos agaónidos, sin alas, de una pequeña cantidad de florecillas firmemente apretujadas y se arrastran o escarban en medio de ellas buscando las que contengan las hembras. El macho

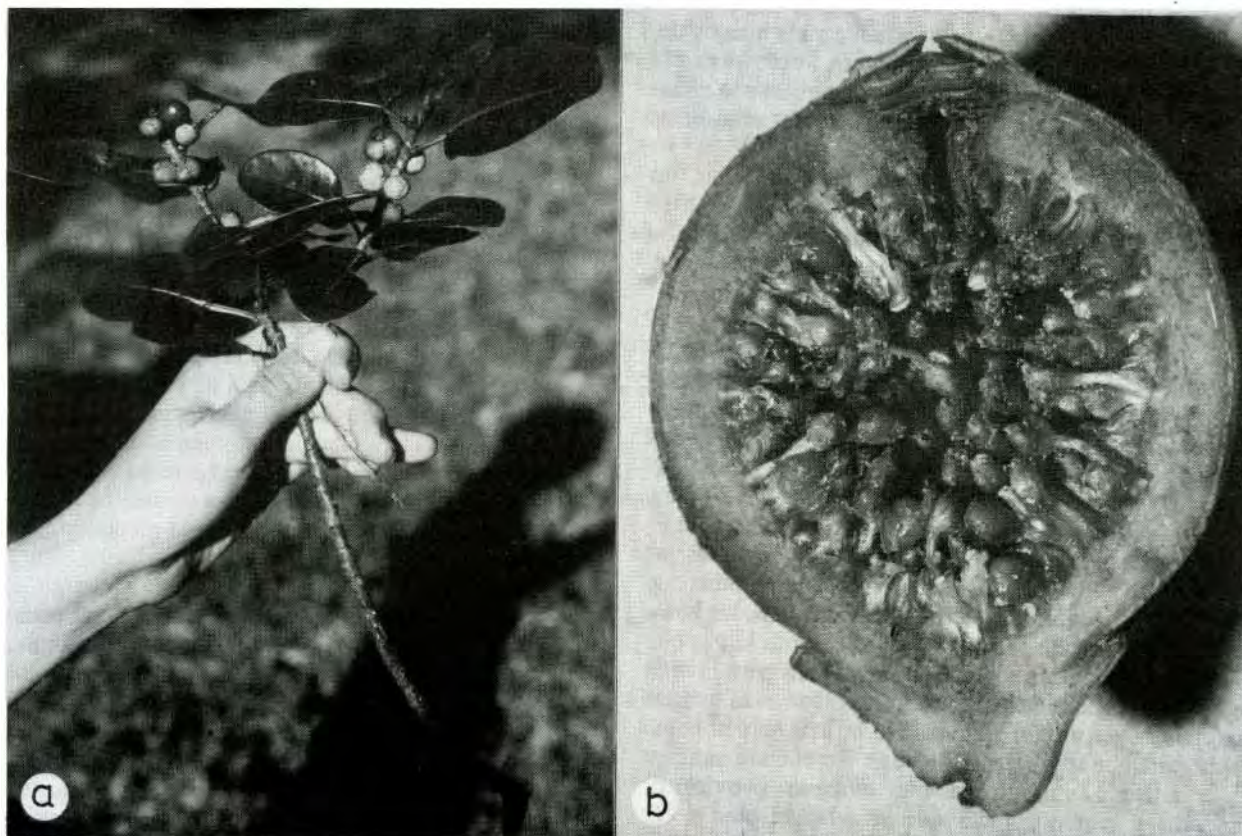


Fig. 11.13 *Blastophaga* y otros miembros de la familia Agaonidae. a) Frutos maduros de *Ficus* (color oscuro) y en proceso de maduración de donde han salido las avispidas. b) Corte transversal que muestra el ostiolo (cavidad superior) y semillas de donde salieron las avispidas (al centro con hueco pequeño de salida). c) Arbol adulto de *Ficus cotinifolia* (ver hombre en la copa para calcular la escala). d) ramas del árbol. e) con frutos (frutos polinizados quizás la semana anterior). Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica (fotos D.H. Janzen).

abre un hueco en el costado de la florecilla e inserta su abdomen extensible y copula con la hembra que está adentro. Estos machos también pueden pelear a muerte entre ellos estando dentro del higo y en algunas especies hay dos formas masculinas muy diferentes, una de las cuales se especializa para la pelea (Hamilton 1979). Las hembras recién apareadas emergen (o son ayudadas a salir de la florecilla) en un período de 1 ó 2 días y van directamente a las anteras dehiscentes de las florecillas masculinas recientemente maduradas y rellenan sus bolsas torácicas con polen. En este momento los machos, al parecer en concierto, cortan un hueco de salida a través del ostiolo o de la pared del higo y mueren, a menudo al caer al suelo. Las hembras salen por el túnel sin dañar sus alas y vuelan en busca de un árbol con una nueva cosecha de higos que acaban de hacerse receptivos a las avispidas, completando así el ciclo. Entonces, el higo madura en unos pocos días y lo consumen los vertebrados. Por lo tanto, las frutas consumidas tienen tantas semillas intactas como muertas (cf. Janzen 1979a).

Si solo una avispa entra en el sicono, el conjunto resultante de agaónidas contiene solo hermanos y hermanas y así todo el apareo es entre congénitos. El grado de parentesco de las avispidas de un higo es pertinente para comprender por qué los machos cooperan para cavar el túnel

a través del costado del higo. Sin embargo, hay una segunda presión de selección fuerte en la cooperación. Si un macho no es lo suficientemente fuerte para hacerlo, los otros deben cooperar o sus compañeras no escapan, independientemente del grado en que los machos estén emparentados. EL número de agaónidos promedio que entra en un sicono individual varía desde 1.5 hasta 7 en una sola cosecha de un higerón (los siconos que no reciben una avispa polinizadora son abortados por el higerón, excepto por las variedades comerciales de higos). La distribución de las hembras que entran en los siconos es tal que parece que evitan los siconos que ya contienen una avispa en ellos hasta que la mayoría contengan una (Janzen 1979b).

La rigurosa sincronización en el desarrollo del sicono dentro de la copa de un higerón generalmente se cree que previene el entrecruzamiento de *Ficus*, ya que las avispidas emergentes deben volar a otro árbol para encontrar siconos receptivos. Sin embargo, no se sabe si los higos silvestres podrían producir semillas fértiles con su propio polen si estuvieran presentes, simultáneamente, en un árbol los siconos de diferentes edades. La autopolinización parece probable en las poblaciones en las islas que carezcan de sincronización entre las copas en el desarrollo de siconos (Ramírez 1970) y en el Parque Nacional Santa



Rosa hay árboles de *Ficus ovalis* que tienen frutos en desarrollo como por tres meses (de junio a agosto) (Janzen 1979 c). En este último caso, en el momento que emerge la primera generación de avispas, las mismas ramas tienen siconos receptivos en donde están penetrando avispas. Sin embargo, es posible que las hembras emergentes tengan una respuesta de comportamiento para volar grandes distancias antes de ser atraídas hacia los higos receptivos y que por lo tanto no intenten la autopolinización. Un higuero puede producir varias cosechas al año pero separadas por varios meses. Aunque, no ha sido demostrado, se cree que las avispas del higo viven sólo unos pocos días después de salir del sicono.

Las avispas del higo adultas víctimas de aquellos depredadores que cazan cualquier clase de insectos pequeños (arañas, hormigas, libélulas adultas, mosqueros, vencejos, golondrinas y tampus tipo Malaise). No hay pruebas de que los siconos jóvenes en desarrollo que contengan avispas sean comidos por algún animal. Sin embargo, los chinches ligueidos se alimentan de higos tanto en el árbol progenitor como en el suelo (cf. Slater 1972) y yo sospecho que ellos perforarían y chuparían el contenido de los ovarios con larvas o sin ellas. Los gorgojos curculiónidos (*Ceratopus* spp.) ponen huevos en los higos (fig. 11.13 a) de muchas especies mientras que éstos se encuentran en el árbol. La larva del gorgojo perfora a través de las florecillas en desarrollo y por lo general han destruido la mayoría de éstas para cuando el higo caiga. Las larvas de varias especies de polillas pirálidas también se alimentan de los higos casi maduros y muchos se alimentan de los higos una vez que han caído al suelo. Sin embargo, si para ese momento las avispas no han salido, de todas maneras están destinadas a morir en el higo sin abrir (cuando hay avispas en los higos caídos esto por lo general significa que los machos no tuvieron éxito para abrir un hueco de salida a través de la pared del sicono).

Los agaónidos son parasitados por una diversidad de géneros de avispas torímidas, que ponen sus huevos a través de la pared del sicono mientras la larva agaónida se está desarrollando adentro. Las hembras de estas avispas se distinguen con facilidad de las agaónidas porque, generalmente, tienen agujones mucho más grandes que sus cuerpos para poder penetrar las gruesas paredes del sicono. Los parásitos (parasitoides) salen a través del hueco hecho por los machos agaónidos y pueden haber tantos individuos como agaónidos. Sin embargo, si hay demasiados parasitoides puede que no hayan suficientes machos agaónidos para cortar un hueco de salida, ya que sustancialmente hay más hembras que machos en un higo.

Las higueras y por lo tanto las avispas del higo, se encuentran en Costa Rica desde el nivel del mar hasta cerca de los 2500 m de elevación (como en el resto de los trópicos) y en todos los hábitats menos en los manglares (sin embargo, incluso pueden encontrarse ahí como pequeños arbustos epifitos). Probablemente, hay por lo menos una especie de agaónido polinizador por cada especie de higo en Costa Rica. La monografía de Burger (1977) sobre los higos de Costa Rica registra cerca de

sesenta y cinco especies y hay cerca de novecientas especies de higos descritas en el mundo (y por lo tanto, aproximadamente tantas especies de agaónidos). Ya que cada especie de higo tiene su propia especie de agaónido polinizador, parece que los higueros se encuentran libres de la competencia interespecífica por polinizadores. Esta puede ser una explicación parcial de por qué generalmente hay más especies de *Ficus* que de otros géneros de árboles en un hábitat dado en Costa Rica (hay de cuatro a ocho especies de *Ficus* en la mayoría de los hábitats costarricenses).

Algunas preguntas de fondo acerca de las avispas del higo que permanecen sin investigar son: ¿qué fracción de aquellas que llegan a un árbol son de la especie polinizadora adecuada?, ¿cuánto tiempo viven las hembras después de emerger del sicono?, ¿cuán sincronizadas están las cosechas dentro de la copa y dentro de la población y como varía esto con el hábitat?, ¿cuáles son las relaciones congénitas de las avispas de un higo?, ¿pueden hibridizarse los higos y lo harán? Hay un conjunto de preguntas aún más complejas acerca de los mismos higos (Janzen 1979 a).

Burger, W. 1977. *Moraceae. Fieldiana, Bot.* 40:94–215.

Hamilton, W. D. 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. In *Reproduction, competition and selection in insects*, ed. M. S. Blum and N. A. Blum. New York: Academic Press.

Janzen, D. H. 1979a. How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:13–51.

———. 1979b. How many parents do the wasps from a fig have? *Biotropica* 11:127–29.

———. 1979c. How many babies do figs pay for babies? *Biotropica* 11:48–50.

Ramirez, W. 1970. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution* 24:680–91.

Slater, J. A. 1972. Lygaeid bugs (Hemiptera: Lygaeidae) as seed predators of figs. *Biotropica* 4:145–51.

Webes, J. T. 1979. Figs and their insect pollinators. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:1–12.

***Bombus ephippiatus* (Chiquizá de Montaña Bumblebee)**

R. Heithaus

Esta es la abeja más común (fig. 11.14) en las grandes alturas de Costa Rica. Abunda especialmente en los bosques de roble del Cerro de la Muerte. Puede encontrarse a alturas sobre los 3.400 m o tan bajo como a 1.000. También se encuentra en Panamá y El Salvador (Bernhardt y Montalvo 1979) aunque se desconocen los límites de su distribución. Al igual que la mayoría de las otras especies de *Bombus*, básicamente *B. ephippiatus* está adaptada a los climas frescos y no se encuentra en las tierras bajas tropicales.



Fig. 11.14 *Bombus ephippiatus*: Reina. San Gerardo de Dota, Cerro de la Muerte, Costa Rica (2.450 m) (foto D. H. Janzen).

Las obreras tienen la típica forma de un chiquizás peludo. Básicamente son negras con pelos amarillos a los lados del tórax y dos franjas amarillas longitudinales que se extienden hasta la mitad del abdomen. Hay mucha variación en el tamaño y la longitud del cuerpo varía entre 10 y 17 mm. Los machos se asemejan a las obreras en el color y el tamaño pero pueden tener un poco de amarillo en la cara, justamente sobre las mandíbulas. Los machos también carecen de las cerdas que tienen las hembras en sus patas anteriores para transportar el polen. Las reinas son bastante diferentes de los machos y de las obreras y pueden ser confundidas por una “nueva” especie para el observador fortuito. Son el doble de largo y de ancho que las obreras y tienen más amarillo y anaranjado.

Las obreras pueden encontrarse durante todos los meses del año y se puede ver a los reproductores durante la mayoría de los meses. La producción de castas reproductoras es un poco estacional ya que las reinas y los machos son bastante comunes durante agosto en el Cerro de la Muerte (Heithaus, datos inéditos). Al igual que la mayoría de los otros chiquizás, *Bombus ephippiatus* es parcialmente endotérmico y con frecuencia es activo cuando los otros insectos que se alimentan de néctar no están forrajeando. Esto probablemente contribuya a su gran éxito en los hábitats de las grandes alturas comparado con otros tipos de abejas. En los días con niebla y temprano en la mañana, se puede ver a las obreras caminando o descansando sobre las flores.

Esta abeja es el polinizador potencial más abundante y el polinizador más eficaz de muchas especies de plantas en las tierras altas. En el Cerro de la Muerte visita a casi todas las plantas que son polinizadas por animales, incluyendo a las que están “adaptadas” a la polinización por colibríes o moscas. El escogimiento de plantas por las obreras en gran medida se correlaciona con la abundancia de flores y con la cantidad de néctar que producen. Aunque

la especie es bastante amplia en su alimentación, las obreras tienden a visitar sólo una o dos especies de flores. Hay algunas pruebas de que la “constancia de las flores” es más baja para los individuos de *B. ephippiatus* que para los chiquizás de las zonas templadas (Heithaus, datos inéditos). En el Cerro de la Muerte, las principales plantas alimenticias de *B. ephippiatus* son *Senecio oerstedianus*, *S. andicola*, *Cirsium subcoriaceum* (todas Compositae), *Pernettya coriacea*, *P. prostrata* (Ericaceae), *Hypericum irazuense* (Hypericaceae), *Lobelia irazuensis* (Lobeliaceae) y *Myrrhidendron donnell-smithii* (Umbelliferae). Los colibríes y las moscas taquíidas también visitan estas flores extensivamente. No ha habido estudios experimentales que demuestren la competencia entre estos grupos pero, los colibríes (*Eugenes fulgens*) muestran un comportamiento de interferencia hacia las obreras de *B. ephippiatus*. Las aves espantan a las obreras de las flores de *Cirsium* y se les ha observado atrapar a las obreras en sus picos y lanzarlas al suelo.

Algunas de las referencias dadas abajo proporcionan un acceso sobre el extensivo trabajo en la ecología del género *Bombus* y son muy pocos los trabajos sobre *Bombus ephippiatus*. De estos estudios pueden surgir muchas preguntas interesantes sobre esta especie “tropical” de un género de abejas que ha tenido éxito principalmente en los hábitats de las zonas templadas.

- Bernhardt, P., and Montalvo, E. A. 1979. The pollination ecology of *Echeandia macrocarpa* (Liliaceae). *Brittonia* 31:64–71.
- Heinrich, B. 1976a. Resource partitioning among some eusocial insects: Bumblebees. *Ecology* 57:874–89.
- . 1976b. The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecol. Monogr.* 46:105–28.
- Michener, C. D., and Amir, M. 1977. The seasonal cycle and habitat of a tropical bumblebee. *Pacific Insects* 17:237–40.
- Richards, K. W. 1978. Nest selection by bumblebees (Hymenoptera: Apidae) in southern Alberta. *Canadian Ent.* 110:301–18.

***Brentus anchorago* (Bréntido, Brentid Beetle)**

L. K. Johnson

La familia Brentidae (Coleóptera: Curculionioidea) es un grupo de gorgojos que se encuentra en los bosques tropicales y subtropicales. Algunas especies son mirmecofílicas pero la mayoría de las aproximadamente mil trescientas especies son taladradoras de la madera, cuyas larvas se desarrollan dentro de ésta en los árboles hospederos muertos o moribundos.

Uno de los bréntidos más comunes y más extendidos en el Neotrópico es *Brentus anchorago* L. que se extiende desde el sur de Florida y Baja California, a través de América Central y América del Sur hasta Uruguay y

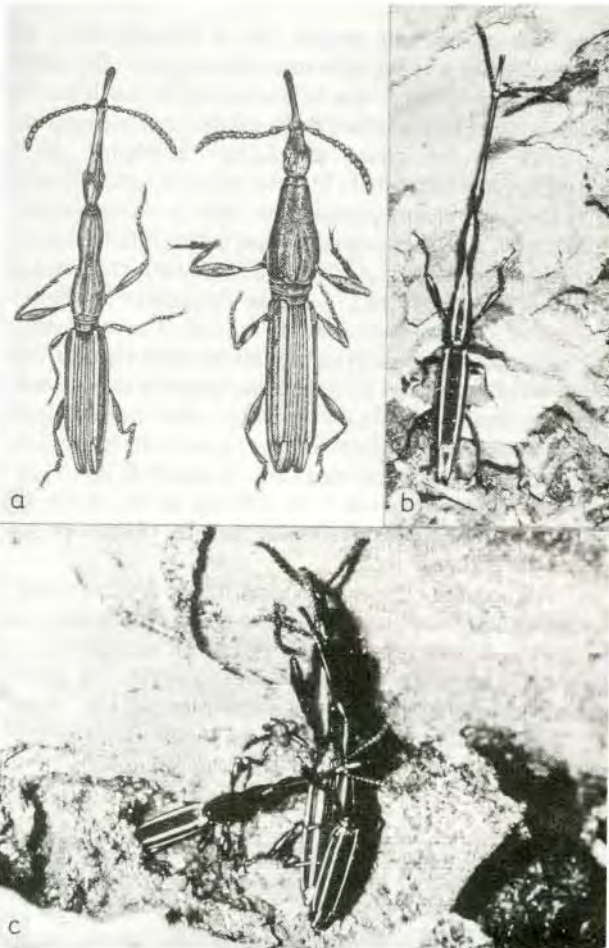


Fig. 11.15 *Brentus anchorago*: a) Adultos de ambos sexos de 18 mm de largo. La hembra (derecha) es más ancha y su rostro es más corto y curvado hacia abajo, y sus antenas están colocadas hacia atrás para que pueda excavar sus hoyos de oviposición con más facilidad. El macho (izquierda) tiene el rostro proporcionalmente más largo (dibujo de S. Abbott). b) Un macho reluciente y delgado. La sección media del protórax que se va angostando es típico de la especie (foto A. Forsyth). c) Un macho de tamaño mediano copulando con una hembra grande que, a su vez, empuja el rostro de un macho intruso con una de sus patas protorácicas. Costa Rica (foto A. Forsyth).

Argentina. En Costa Rica, se encuentra en el bosque seco y en el bosque muy húmedo de las tierras bajas y a elevaciones hasta los 2.100 m en el volcán Irazú.

Un árbol hospedero preferido tanto en Florida como en Costa Rica, es *Bursera simaruba* (Burseraceae). En Costa Rica también se encuentra en *Bursera tomentosa*, en *Pseudobombax septinatum* (Bombacaceae) y en madera de aserradero; en Panamá se procrea en *Cavanillesia platanifolia* (Bombacaceae), y en Paraguay en *Pentapanax warmingiana* (Araliaceae). Con frecuencia los gorgojos adultos se encuentran en densidades de hasta cuatrocientos por metro cuadrado.

Los adultos de *B. anchorago* son largos y delgados con el prorrostró alargado y con mandíbulas pequeñas en el extremo. La cutícula es negra y brillante con franjas amarillas delgadas a lo largo de los élitros, que tienen

ranuras longitudinales. La variación del tamaño en los adultos es tal vez insuperable en cualquier otro coleóptero ya que las hembras varían desde 8 a 27 mm y los machos de 9 a 52 mm. El dimorfismo sexual es marcado como en cualquier otro bréntido: la hembra para su longitud es más ancha y con un rostro más corto y más curvado hacia abajo, mientras que el macho tiene un rostro largo y recto con las antenas más cerca de la extremidad (fig. 11.15 a). *Brentus anchorago* difiere de otros bréntidos similares en Costa Rica por ser más brillante y más delgado. El macho, además, puede distinguirse por una depresión acinturada pronunciada cerca de la mitad del protórax (fig. 11.15 b).

El ciclo de vida comienza cuando una hembra de *B. anchorago* que va a desovar, abre con sus mandíbulas un pequeño hueco en la madera descubierta de un árbol en descomposición y metiendo el rostro hasta la profundidad de inserción de las antenas. En el hueco deposita un huevo elíptico de 1 a 2 mm de largo con bastante vitelo, dependiendo del tamaño de la hembra. La larva que emerge es larga y relativamente delgada, con la cabeza esclerotizada y diminutas patas torácicas. Con las mandíbulas esclerotizadas, la larva mastica una galería por debajo del cambium, donde al parecer se alimenta de savia o del micelio de los hongos. Las diferentes galerías larvales de *B. anchorago* se encuentran hacinadas unas junto a otras pero se cree que tienen contacto entre sí. Hay indicios de que la vida larval puede durar un año.

Como adultos, los coleópteros pueden sobrevivir por más de una estación reproductora. Durante la estación seca en el bosque seco de Guanacaste aparecen para sufrir una diapausa reproductora.

Durante este período los adultos se mantienen alimentándose de savia o visitando las flores. Insertan el rostro en las flores de *Cordia curassavica*, *Cordia inermis* (Boraginaceae) y *Casearia corymbosa* (Flacourtiaceae) y se le ha encontrado en *Calycophyllum candidissimum* (Rubiaceae) en cantidades hasta de veinte o treinta por rama.

En Florida meridional, en abril y mayo, al comienzo de la estación lluviosa, los gorgojos adultos se acumulan en *Bursera simaruba*. En Guanacaste, aparecen en *Bursera* en descomposición durante toda la estación lluviosa. Los árboles sanos no son utilizados pero los gorgojos llegan rápidamente a una rama caída, sugiriendo que se ven atraídos por señales químicas que indican el ataque inicial de la podredumbre. Un leño de *Bursera* se hace menos atractivo conforme progresa la pudrición y para cuando la madera está perdiendo su forma, ya los gorgojos se han ido.

En las trozas de madera los gorgojos viven debajo de la corteza suelta y en los huecos hechos en la albura. El apareo y la puesta ocurren en las superficies expuestas durante el día, siempre que la madera no esté mojada por la lluvia o calentada directamente por el sol del mediodía. El macho deambula por la superficie de la troza y cuando encuentra a una hembra taladrando, coloca su rostro por encima de ella y la cuida, copulando a intervalos como de 1 min hasta que el hueco del desove esté listo y la hembra empiece a poner los huevos.

La rivalidad, entre machos, se da en esta especie y probablemente explique su hocico alargado. Mientras cuida a la hembra, el macho periódicamente barre su rostro sobre ella, dándole vueltas a las antenas. Si en su barrido, detecta el hocico de un segundo macho, los dos empiezan a luchar con sus rostros. Generalmente el más pequeño es derrotado, ya que el rostro más largo tiene más velocidad y más palanca. Si los dos machos son de la misma longitud, la pelea se hace más complicada. Se amontonan cabeza con cola y uno al otro se muerden los genitales con sus diminutas mandíbulas, mientras que tratan de protegerse los suyos con los tarsos posteriores. La intervención por parte de un rival probablemente ocurra durante la cópula, cuando el macho residente tiene menos defensas (*fig 11.15 c*).

Las hembras también pelean unas con otras cuando una hembra dada a veces interrumpe a otras ocupadas en las actividades reproductoras. Con frecuencia, la atacante se mete por debajo del hocico de una hembra taladradora y la empuja hacia arriba, extrayéndola de su hueco de puesta. En ese momento, puede ocurrir una pelea con empujones, golpes fuertes o mordiscos mutuos en los genitales. Como con los machos, por lo general es la más pequeña la que eventualmente huye. Parece que las hembras no pelean por el hueco para la puesta, aunque éste tome un cuarto de hora o más en prepararse. Más bien, las hembras pueden estar ahuyentándose unas a otras de las áreas adecuadas para la puesta en una forma a veces observada en las hembras parasitoides himenópteras en los árboles llenos de larvas de hospederos. El acontecimiento del comportamiento agresivo entre las hembras sugiere la posibilidad de la competencia larval en *B. anchorago*.

A veces, también se observa el comportamiento agresivo entre los sexos. Un macho puede golpear con fuerza a una hembra tratando de levantar con una palanca el hocico de la que está vigilando, o incluso puede atacar a una que solamente esté taladrando en los alrededores de su pareja. Por su parte, una hembra puede comportarse agresivamente hacia un macho cortejante. La primera táctica de rechazo de ella es dejar el hueco que está escarbando y empezar a caminar. Esto dificulta que el macho se mantenga en posición de cópula en su dorso resbaladizo. Si él permanece en su lugar, ella puede intentar quitárselo al caminar debajo de la corteza.

Finalmente la hembra puede voltearse simplemente hacia el macho y golpearlo. Las hembras tienden a reservarse el comportamiento de rechazo hacia los machos de su propio tamaño o más pequeños, pero si la hembra acaba de poner los huevos, ella tiende a rechazar cualquier manifestación de interés por parte del macho.

Después de un período lluvioso, los gorgojos están llenos de ácaros. Tratan de quitárselos con las patas anteriores, pero los ácaros desalojados por las raspaduras (o por las peleas entre los gorgojos) no tienen dificultad para subirse de nuevo a sus hospederos. Un problema más serio es la depredación. En Guanacaste, las lagartijas *Anolis* y los pájaros carpinteros *Phloeocastes* se alimentan de *B. anchorago*, las lagartijas cazando a hurtadillas y los

pájaros carpinteros que se precipitan de pronto para agarrar a los individuos grandes. Probablemente como resultado de la depredación. Los gorgojos, estudiados durante el transcurso de una estación lluviosa, se pusieron notablemente más hostiles ante el acercamiento de un observador humano; los gorgojos más grandes fueron los más aptos para retirarse debajo de la corteza, un patrón que se acentuó más con el tiempo, sugiriendo que los mayores gorgojos con sus ojos más grandes ven mejor el peligro y aprenden a evitarlo más pronto, por ser el blanco preferido de los depredadores grandes. También un gorgojo puede congelarse en respuesta al movimiento de un observador humano, caerse del tronco si éste es vertical y “hacerse el muerto”. Este gorgojo permanecerá inmóvil por uno o dos minutos. Se cree que la combinación refleja de caerse y de la catalepsia, confunde a los depredadores, aunque esto debe comprobarse.

En contraste con los vertebrados, las hormigas son depredadoras ineficientes de *B. anchorago*, ya que tienen dificultad para asir los cuerpos cerosos y los gorgojos se les escapan ilesos. Incidentalmente, la cualidad de que los bréntidos sean resbaladizos, está mejor desarrollada en aquellas especies que son saqueadoras de hormigas.

Beyer, G. 1904. A few notes on Brentidae. *J. N.Y. Ent. Soc.* 12:168–69.

Haedo Rossi, J. A. 1961. Bréntidos Argentinos (Brentidae, Coleoptera). *Opera Lilloana* 6:1–317.

———. 1967. Bréntidos del Paraguay (Col. Brentidae). *Acta Zool. Lilloana* 22:157–83.

Johnson, L. K. 1982. Sexual selection in a brentid weevil. *Evolution*, in press.

Kleine, R. 1923. Neuere biologische Beobachtungen bei Brentiden. *Deutsch. Ent. Zeitschr.* 1923:619–23.

———. 1927. Über die Brentidenfauna von Costa Rica. *Stett. Ent. Zeit.* 88:288–96.

———. 1931. Die Biologie der Brentidae. *Ent. Rdsch.* 48:149–53, 164–67, 173–76, 189–94.

———. 1933. Weitere biologische Mitteilungen über Brentiden. *Ent. Rdsch.* 50:25–28, 49–50.

Sharp, D. 1895. Brentidae. *Biol. Centr.-Amer.* 4:1–80.

Caligo memnon (Buhito Pardo, Caligo, Cream Owl Butterfly)

P. J. DeVries

Esta espectacular especie de mariposas “búho” (*fig. 11.6*) se extiende desde México hasta Colombia. En Costa Rica, se encuentra en los bosques, los cafetales y los bananales desde el nivel del mar hasta alrededor de 1500 m de elevación. Aunque se encuentra en ambos lados del país, es más abundante en la vertiente del Pacífico y parece incapaz de tolerar las áreas muy húmedas como La Selva (obs. pers. en el campo y en los viveros). Los adultos tienen una envergadura de alrededor de 13 cm, siendo una de las mariposas más grandes del mundo. *C. memnon* (Satyridae:

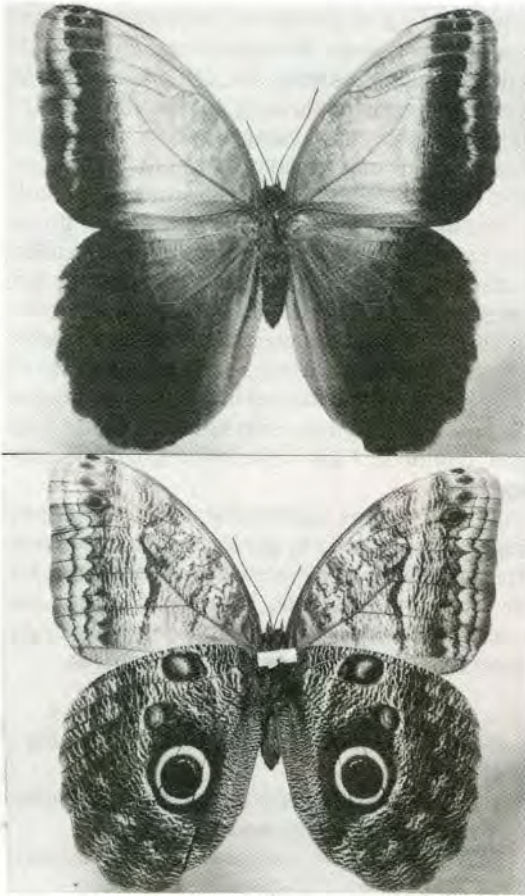


Fig. 11.16 *Caligo memnon*: Vista dorsal (*superior*) y ventral. Costa Rica (fotos P. J. DeVries).

Brassolinae) se distingue de una especie similar por su color gris azulado opaco en la parte superior con un parche amarillo crema mal definido en el dorso del ala anterior. La parte ventral es negra y gris manchada con dos grandes "ojos de búho" en el ala posterior, característicos del género.

Las plantas hospederas son *Musa sapientum* (Musaceae) y *Heliconia* spp. (Heliconiaceae). La larva adulta es muy grande (11 cm de longitud), puede pesar hasta 15 g, es pardo clara con finas estriaciones pardas a lo largo del dorso y tiene una vigorosa cola ahorquillada. La cápsula cefálica es rojiza con una invaginación dorsal y una corona de vigorosos cuernos. La crisálida es de verde claro a pardo claro y algo aovada con las almohadillas de las alas formando un pequeño pecho. Las larvas letárgicas se alimentan gregariamente y tienen una glándula eversible anterior al primer par de patas que puede funcionar como defensa contra las hormigas. La larva de otra especie, *C. eurilochus*, que también tiene esta glándula, no fue atacada por un enjambre invasor de *Eciton birchelli* (Formicidae) cuando fue colocada en una columna invasora (DeVries, datos inéditos), probablemente debido a las secreciones glandulares.

Los adultos son crepusculares o activos durante el día en la espesa sombra del bosque. Si se les molesta vuelan

una corta distancia y se detienen en el costado de un tronco vertical desplégando uno de los "ojos de búho" y no dos como se ilustra en los trabajos populares. Se ha sugerido que estos "ojos" imitan los ojos de grandes vertebrados (¿búhos?) y funcionan como defensa contra los depredadores. Otra teoría sugiere que la mancha ocular puesta contra el patrón jaspeado del vientre imita a una gran rana arborícola de mal sabor (Strandling 1976). No es poco común encontrar adultos con marcas de pico en la porción del ojo del ala posterior, lo que me hace sospechar que estas manchas oculares pueden actuar como blanco para los depredadores y permitir que la mariposa se escape con solo un pedazo del ala sacrificado. Las marcas de picos son muy comunes en las porciones en los "ojos" de las mariposas satíridas, que aparentemente actúan como blanco (obs. pers.). Los adultos se alimentan de una variedad de frutas en descomposición: bananos, mangos, *Manilkara* spp. (Sapotaceae), *Annona* spp. (Annonaceae), *Spondias* spp. (Anacardiaceae), piñas (Bromeliaceae), de la savia de las heridas de los árboles, bejucos, hongos, estiércol y carroña. No se sabe qué visiten las flores pero yo tengo un ejemplar del Parque Nacional Santa Rosa con los polinios de una orquídea (probablemente *Epidendrum stanfordianum*) en la punta de la proboscis. Este puede ser un hecho común y podría ser pasado por alto a menos de que la proboscis esté desenrollada. En los hábitats del bosque seco a veces se encuentran algunos individuos con la proboscis fuertemente infestada de ácaros. No se sabe nada acerca de la biología de estos ácaros y de las mariposas con las que interactúan. Las urracas enjauladas en La Pacífica de buena gana se comen a los adultos y yo no encontré ningún sabor desagradable cuando comí varias. En ciertos momentos *C. memnon* puede convertirse en una plaga seria en los banales y ha estado sujeta al control biológico (Harrison 1962, 1964).

- Harrison, J. O. 1962. The natural enemies of some banana pests in Costa Rica. *J. Econ. Ent.* 56:282-85.
 ———. 1964. Factors affecting the abundance of Lepidoptera in banana plantations. *Ecology* 45:508-19.
 Strandling, D. J. 1976. The nature of the mimetic patterns of the brassolid genera, *Caligo*, and *Eryphanis*. *Ecol. Ent.* 1:135-38.

***Callionima falcifera* (Mancha de Plata, Silver-Spotted Sphinx)**

W. A. Haber y G. W. Frankie

Este esfíngido (*fig 11.17*) es una especie comúnmente difundida que probablemente se encuentra en todo el territorio de Costa Rica, excepto a grandes elevaciones. Los machos fácilmente se ven atraídos por las luces ultravioletas pero las hembras rara vez lo son. Los adultos son de tamaño medio (envergadura de 6 a 7 cm) y de cuerpos muy vigorosos. El color del fondo es de pardo rojizo a gris carbón con marcas beige y pardo oscuro. Una

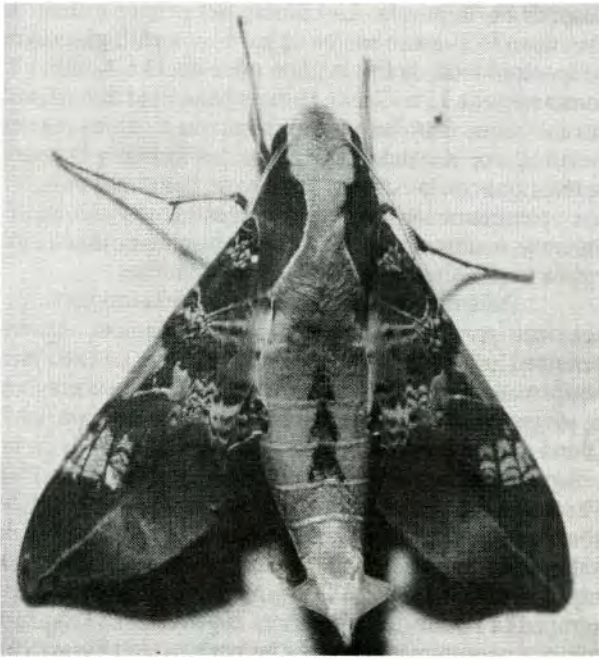


Fig. 11.17 *Callionima inuus*: Macho adulto sobre luz negra. Esta palomilla es muy parecida a *C. falcifera*, aunque en ésta el extremo del ala delantera tiene forma de gancho y la línea que la bisecta es curva. Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica, junio de 1980. (foto D. H. Janzen).

buena marca de campo es la marca plateada brillante en el ala anterior en forma de una ballena con su cola en el aire (aunque dos congéneres menos frecuentes tienen marcas de ballena similares). Las alas posteriores de ambos sexos son de un pardo rojizo intenso (color leonado). El abdomen de la hembra remata en punta, pero el del macho termina en un cepillo de escamas pilosas densas que se expande lateralmente en una cola en forma de V (de función desconocida).

Esta especie se extiende desde el sur de Estados Unidos a través de Centro América. En Sur América es reemplazada por una especie congénita, *C. parce* (R. Seifert, com. pers.). En Costa Rica es común en las tierras bajas, tanto del Atlántico como del Pacífico, y llega hasta Monteverde y otros sitios a elevaciones medias. Los adultos se encuentran durante todo el año aún en las tierras bajas y secas del Pacífico en la provincia de Guanacaste.

Los adultos son estrictamente nocturnos pero pueden observarse visitando las flores poco después del atardecer (18:30 h). Son activos durante la noche, pero nada se sabe acerca de cuando se alimentan de néctar, del cortejo y apareo y de la puesta de los huevos. *Callionima falcifera* tiene una lengua muy corta (para un esfíngido) de 14 a 16 mm. Por lo tanto está adaptada para visitar a muchas especies de flores con los tubos cortos o las corolas abiertas y el néctar expuesto especialmente para mariposas nocturnas.

Las plantas hospederas de las larvas son especies de *Stemmadenia* (Apocynaceae), árboles de tamaño pequeño

a mediano con brillantes hojas opuestas y abundante savia blanca rica en alcaloides. El fruto "huevos de caballo", es una cápsula doble y dehiscente empacada con semillas cubiertas individualmente con un arilo rojo brillante o anaranjado atractivo para las aves. Como en la mayoría de las especies de esfíngidos, las hembras ponen los huevos, de color verde pálido y de 1.5 x 1.3 mm individualmente debajo de las hojas.

Las larvas se presentan en dos formas distintas de color: una es verde, lisa y sin marcas, excepto por una franja blanca a cada lado de la cabeza; la segunda forma es pardo chocolate con una montura amarillo crema en el medio del cuerpo. Las larvas perforan en el suelo para pupar.

Los huevos necesitan cerca de catorce días para eclosionar; las larvas completan el desarrollo en otras 2 ó 3 semanas y las pupas duran como 4 semanas, resultando el tiempo generacional en 10 semanas. En Monteverde, las generaciones son continuas y se traslapan de mayo a noviembre. Como en la mayoría de los esfíngidos adultos de Costa Rica, hay dos picos de abundancia: de mayo a junio y de setiembre a octubre, éstos corresponden a los dos picos anuales de lluvia. En las áreas muy estacionales, como en las tierras bajas del Pacífico, algunos esfíngidos pasan la estación seca estivando en la tierra como pupas, mientras que otras tal vez emigren a los hábitats más húmedos en las montañas adyacentes o aún a los bosques de la cuenca del Atlántico.

Probablemente, los adultos crípticos tengan un sabor agradable para los pájaros, aunque las larvas se alimenten de plantas ricas en alcaloides tóxicos. El color pardo rojizo de las alas posteriores de los adultos puede funcionar como un color de alarma cuando las agitan bruscamente para ahuyentar a las aves. Cuando descansan en el mantillo del bosque, los adultos de *C. falcifera* son virtualmente invisibles a menos que se muevan. En el adulto las formas de color gris y pardo también pueden funcionar para forzar a las aves a mantener dos imágenes de búsqueda.

Además del camuflaje, las larvas tienen defensas sobresalientes. Dan un chillido o estridulan cuando son molestadas (un sonido que se escucha como hasta los 30 cm) y secretan una espuma tóxica desde las glándulas detrás de la cabeza en el primer segmento torácico. Esta espuma amarilla tiene un sabor amargo pero no ha sido analizada. Puede que contenga alcaloides adquiridos en la planta hospedera.

En la actualidad, nuestro conocimiento acerca de la ecología y del comportamiento de los esfíngidos tropicales es, sin embargo, escaso, ya que los esfíngidos constituyen un componente grande y numeroso de la fauna tropical y probablemente estén implicados en relaciones significativas con las plantas, como polinizadores y como herbívoros.

Hodges, R. W. 1971. *The moths of America north of Mexico*. Fasc. 21. *Sphingoidea*. London: E. W. Classey.

Calynda bicuspis (Palito Andando, Juanpalo, Guanacaste Stick Insect)

D. M. Windsor y A. Massey

Calynda bicuspis Stal. (fig 11.18) es el único juanpalo realmente común de los hábitats de sabana en la provincia de Guanacaste. Este insecto, grande y conspicuo, rara vez se ve durante el día pero en la noche se encuentra con facilidad en muchas especies de arbustos bajos. Conforme se acerca la noche, los insectos abandonan sus posturas inmóviles diurnas y reasumen sus actividades generales —la alimentación y el apareo.

Las ninfas y los adultos de ambos sexos pueden presentarse en fases de color pardo y verde con innumerables variaciones en el patrón. Como adultos ambos sexos carece de alas. El abdomen de la hembra termina en un aguijón similar a una batea usado para lanzar los huevos. Desde el extremo del abdomen del macho se proyectan dos apéndices que en los juveniles no tienen función aparente, pero que en los machos maduros son abrazaderas en forma de hoz para asir a las hembras. La madurez sexual en éstas no se puede determinar fácilmente. Un signo infalible de madurez es un abdomen abultado por los huevos, pero no todas las hembras adultas muestran este abultamiento. Las hembras en cópula medidas en el campo, tenían cuando menos 12.5 cm de largo. Por lo general, los aguijones de las hembras maduras se extienden hasta 1 cm más allá de la extremidad del abdomen.

Las hembras maduras de *Calynda* parece que continuamente producen y dispersan los huevos, lanzándolos individualmente a 1 ó 2 m de manera que la mayoría probablemente descansen en el suelo debajo de la planta alimenticia donde el insecto acaba de estar alimentándose. Las tasas de desove para las hembras capturadas con comida variaron entre uno y doce huevos por día. La mayoría de los adultos mantenidos en cautiverio vivieron más de 6 meses y algunos hasta casi un año.

Los huevos de *Calynda* son asombrosamente similares a semillas: son de 1 a 2 mm de longitud, ovoides, grises o pardos, con una tapa en un extremo y rayados longitudinalmente en la "placa micropilar". La eclosión puede ocurrir en cualquier momento entre los 70 y 150 días

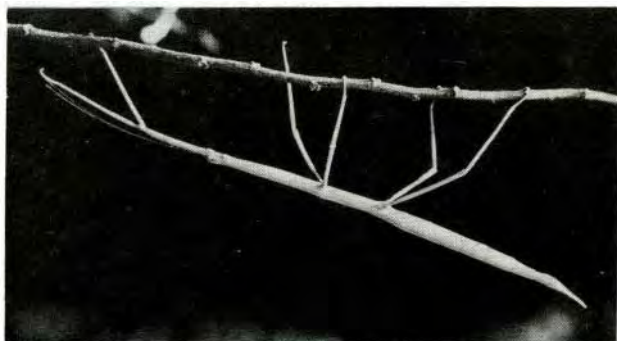


Fig. 11.18 *Calynda bicuspis*: Hembra adulta colgada de una rama. Hacienda Palo Verde, cerca de Bagaces, provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto D. H. Janzen).

después de la puesta. Las ninfas del primer estadio se clasifican fácilmente en una de las dos morfologías según su longitud total; la forma corta mide de 11 a 12 mm y la forma larga de 15 a 17 mm. Esto no parece ser dimorfismo sexual ya que tanto los machos como las hembras pueden desarrollarse de cualquiera de las dos formas y tampoco se relaciona con la estación del desove. Las ninfas masculinas aparentemente mudan dos veces menos que las femeninas, madurando de 60 a 70 días después de la eclosión y no a los 90 días requeridos por las hembras.

Mientras que muchas especies de fásmidos se caracterizan por sus tendencias partenogenéticas, aparentemente *Calynda* se reproduce sexualmente. Las hembras no apareadas pusieron sólo huevos estériles y en la mayoría de los grupos de tamaños inmaduros en la población había tantos machos como hembras. En enero de 1977, en un censo exhaustivo frente a la estación experimental de Palo Verde, los machos reproductivos eran casi dos veces más abundantes que las hembras. Aproximadamente el 75% de todas las hembras maduras observadas estaban "in copula" y la mayor parte de la población masculina estaba agrupada a 1 ó 2 m de las hembras, sugiriendo una rigurosa competencia entre machos por las parejas femeninas (Sivinski 1978). Una vez que un macho había asido a una hembra, parecía no estar dispuesto a abandonar su posición por varios días, "andando a cuestas" y aún alimentándose desde esta posición en la espalda de la hembra. El asidero del macho en los sextos y séptimos segmentos abdominales de la hembra es aún más seguro debido a unos ganchos pequeños y punzantes en el segmento abdominal terminal del macho que parece que penetran en las membranas intersegmentales de la hembra. Se encontró que el apareo era proporcionado, eso es, las hembras más grandes tenían tendencia a aparearse con los machos más grandes.

Los fásmidos son herbívoros y la literatura existente indica que tienden a preferir plantas específicas (Bedford 1978). En este aspecto *Calynda* parece excepcional, pues los hemos visto alimentándose cuando menos en una docena de plantas hospederas diferentes y sospechamos que se podrían agregar muchas especies más a esta lista. Las plantas favoritas incluyen a *Cassia biflora*, *Lonchocarpus minimiflorus*, *Indigofera* sp., *Guazuma ulmifolia*, *Mimosapi-gra* y *Gliricidia sepium*. A menudo se observó a *Calynda* alimentándose del cornizuelo de las hormigas *Acacia collinsii* pero nunca se le observó alimentarse de *A. farnesiana*, que no tiene hormigas.

Aunque *Calynda* parece activo durante todos los meses del año, su abundancia desciende considerablemente hacia el final de la estación seca y sólo unas cuantas hembras adultas sobrevivieron hasta la llegada de las lluvias a fines de abril o principios de mayo. *Calynda* puede estudiarse con facilidad al comienzo de la estación seca porque la población se concentra alrededor de las restantes islas de vegetación verde. En los primeros meses de la estación lluviosa, la población crece rápidamente, como lo prueba la abundancia de individuos inmaduros, pero éstos están dispersos y son menos visibles que al comienzo de la estación seca.

Bedford, G. O. 1978. Biology and ecology of the Phasmatodea. *Ann. Rev. Ent.* 23:125-49.

Sivinski, J. 1978. Intrasexual aggression in the stick insects *Diaperhomeria veliei* and *D. covilleae* and sexual dimorphism in the Phasmatodea. *Psyche* 85:395-405.

Catantixia teutilla (Paracaída, Teutilla)

P. J. DeVries

Esta especie (fig 11.19) se extiende desde México hasta Colombia; el género es principalmente de las grandes alturas de los Andes. En Costa Rica, *C. teutilla* se encuentra en los bosques muy húmedos a alturas desde los 900 a los 3.800 y probablemente sea la *Catantixia* más abundante en el país. Los sexos son dimórficos. Las hembras tienen en la superficie dorsal, una franja anaranjada sobre el color negro del fondo y en los machos es blanca sobre el negro. Los machos de *C. teutilla* pueden distinguirse de *C. flisa*, una especie similar, por tener mucho más cuadros amarillos ventralmente.

La planta hospedera es un muérdago, *Dendrophthora costaricensis* (Loranthaceae), una parásita epifita de ciertos árboles forestales (DeVries, datos inéditos). Los huevos son puestos en grupos de veinte a noventa en el envés de las hojas jóvenes de la planta hospedera, por lo general, en el apéndice del vástago. Las larvas eclosionan simultáneamente y se alimentan gregariamente; su color de fondo es verde moteado, son moderadamente peludas y tienen la cápsula cefálica y el segmento posterior negros, dando la apariencia de dos cabezas. Cuando se les molesta, levantan la cabeza y exudan por la boca una gota de un líquido verde oscuro, que supongo es una defensa. La etapa pupal ocurre fuera de la planta hospedera en la corteza de un árbol, en las hojas o en el líquen. La crisálida es moteada de negro y verde y se asemeja al excremento de las aves. Los adultos emergen de la crisálida en la mañana.

Los adultos forrajean y cortejan activamente durante las horas soleadas de la mañana. Los machos descansan en la parte superior de los árboles y arbustos y persiguen a todas las mariposas que pasan cerca. Las hembras en desove son activas desde cerca de las 1000 hasta las primeras horas de la tarde, volando alrededor de los árboles solitarios en los potreros y a lo largo de los cortes en los caminos. El vuelo de ambos sexos es agitado y errático, similar al de las polillas de mal sabor que vuelan durante el día. No se sabe si *C. teutilla* está protegida por sustancias químicas. Los adultos visitan las flores de numerosas compuestas, *Eupatorium* spp. Onagraceae, *Symphonia* (Guttiferae) e *Inga* (Leguminosae).

Los principales hábitats para *C. teutilla* en Costa Rica son los bosques muy húmedos de las grandes alturas (Cerro de la Muerte, Talamanca, Volcán Irazú) adonde el número promedio de horas de sol es muy bajo y muy ocasionalmente la especie se encuentra en hábitats de menor altura (Turrialba, San José). El que los adultos se vean restringidos en la actividad por el número de horas de sol

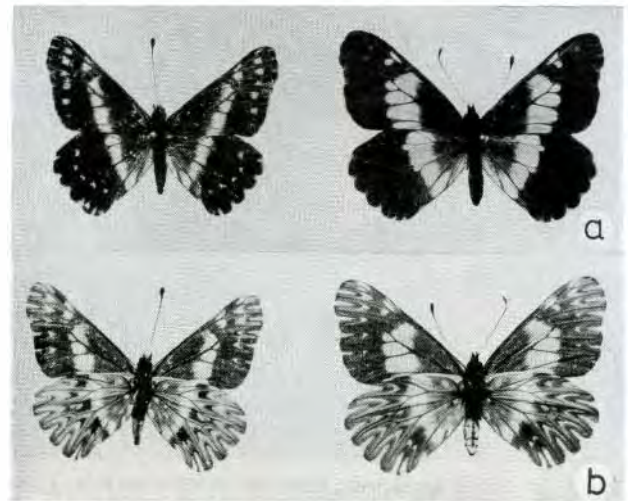


Fig. 11.19 *Catantixia teutilla*: a) Vista dorsal del macho (izquierda) y de la hembra (derecha). b) Vista ventral del macho (izquierda) y de la hembra (derecha). Costa Rica (fotos P. J. DeVries).

por día hace que surja la pregunta de cómo se adaptan a un período de clima nublado y lluvioso, común en estos hábitats. En las horas de la mañana, los adultos descansan en los tallos del pasto y se asolean; supongo que es para elevar la temperatura corporal y facilitar el vuelo. En *Papilio polyxenes* (Papilionidae) los insectos son incapaces de volar hasta que alcancen una temperatura corporal crítica (Rawlins y Lederhouse 1978) y encuentro que ocurre lo mismo en *C. teutilla* temprano en la mañana, antes que haya calentado el sol.

Rawlins, J. E., and Lederhouse, R. C. 1978. The influence of environmental factors on roosting in the black swallowtail, *Papilio polyxenes asterius* Stoll (Papilionidae). *J. Lep. Soc.* 32:145-59.

Centris aethyctera y *C. fuscata* (Abejas Antofóridas, Anthophorid Bees)

G. W. Frankie, S. B. Vinson y P. A. Opler

Las abejas *Centris* son polinizadoras importantes de muchos árboles y bejucos en el bosque seco de las tierras bajas de Costa Rica (Frankie y Coville 1979; Frankie, Opler y Bawa 1976; Frankie *et al.* 1980). Estas abejas, de hábitos solitarios, son especialmente activas durante la estación seca (P. A. Opler, observaciones de campo). Dos especies comunes en este bosque son *Centris aethyctera* (fig. 11.20) y *C. fuscata*.

Los machos y las hembras de *C. aethyctera* se reconocen fácilmente por la secuencia repetida de bandas amarillas, pardo anaranjadas y pardo oscuras en la superficie dorsal del abdomen y por la coloración pardo anaranjada en la superficie ventral. (La secuencia se observa mejor cuando el abdomen está completamente extendido).



Fig. 11.20 *Centris aethyctera*: Macho adulto sobre una hoja. Costa Rica (fotos G. W. Frankie).

Los pelos torácicos son muy tupidos y de color pardo claro. Ambos sexos tienen una longitud promedio de alrededor de 14 mm.

El abdomen de los machos y de las hembras de *C. fuscata* es liso y pardo rojizo. Los pelos torácicos son densamente tupidos y pardo claros. Ambos sexos tienen una longitud promedio de unos 14 mm. Los machos y las hembras de *C. fuscata* pueden confundirse con *C. heithausii*, que es similar en tamaño y coloración. Sin embargo, *C. heithausii* puede separarse de *C. fuscata* por sus pelos torácicos grises. Además las hembras de *C. heithausii* tienden a ser aproximadamente 2 cm más grandes que las de *C. fuscata*. En Snelling (1974) pueden encontrarse descripciones detalladas de las tres especies de *Centris* aquí mencionadas.

Tanto *C. aethyctera* como *C. fuscata* son especies solitarias que anidan en el suelo. Aunque poco se conoce acerca de la biología de nidificación de *C. fuscata* existe una cantidad considerable de información acerca de la nidificación de *C. aethyctera* (Vinson y Frankie 1977).

Los nidos de *C. aethyctera* han sido encontrados en los sitios completamente expuestos en la sabana secundaria y en los parches de bosque muy perturbados. Los suelos en estas áreas consisten respectivamente de arcilla oscura de partículas finas y de una mezcla de arena y arcilla. El primero es muy común en la provincia de Guanacaste, donde se seca y se fractura en grandes bloques durante la estación seca y se "disuelve" en una masa pegajosa durante la estación lluviosa.

Las entradas al nido son inconspicuas y no tienen ni torres ni montículos alrededor de las aberturas. Los túneles excavados, que no se ramifican, miden 0,9 x 1,1 cm y cada uno contiene de cuatro a siete celdas en forma de urna, están colocadas linealmente. En las celdas aprovisionadas, la porción inferior está abastecida con polen y la porción superior con néctar. Un huevo elongado y ligeramente curvado (0,4 x 0,99 cm) es depositado en el polen debajo de la provisión de néctar. Al parecer, la larva en desarrollo

consume principalmente el néctar antes de utilizar el polen. La celda superior, última en ser construida, sólo está parcialmente abastecida y no contiene crías de *C. aethyctera*. Se cree que esta falsa celda puede constituir una adaptación para confundir o distraer a las abejas parásitas de los géneros *Mesoplia* y *Mesocheira*, de las que hay varias especies en Guanacaste.

C. aethyctera anida solo durante la estación seca y parece que cada año hay más de una generación de abejas.

Los adultos de *C. aethyctera* forrajean activamente desde diciembre hasta abril, mientras que *C. fuscata* se ve restringida en su forrajeo desde enero hasta marzo (Frankie y Opler, colecciones de campo). Ambas abejas visitan una gran variedad de especies de plantas (árboles principalmente y en menor grado bejucos y trepadoras) para obtener polen o néctar o ambos. Ejemplos de las plantas comúnmente visitadas por ambas abejas incluyen las siguientes: *Andira inermis*, *Byrsonima crassifolia*, *Cochlospermum vitifolium*, *Cydista heterophylla*, *Dalbergia retusa*, *Gliricidia sepium*, *Lonchocarpus costaricensis*, *Securidaca sylvestris*, *Tabebuia ochracea*, *T. impetiginosa* y *T. rosea*.

Se puede considerar a *C. aethyctera*, *C. fuscata* y a muchas otras especies de *Centris* del bosque seco como habitantes del dosel, ya que la mayor parte de su forrajeo se lleva a cabo ahí (Frankie y Coville 1979). Esto se debe en parte a la falta de recursos florales adecuados en el sotobosque. Un reciente estudio experimental en Guanacaste indicó que cuando se les daba a escoger el mismo recurso en el dosel y en el sotobosque, la mayoría de *Centris* aún preferían las flores del dosel superior (Frankie y Coville 1979). (Ejemplares en flor del arbusto *Cassia biflora* del crecimiento secundario fueron transplantados a unas cajas de madera y se les colocó en la parte superior y en la base de unas torres de madera de 4,5 m de alto en el bosque de crecimiento secundario.) Asombrosamente sólo *C. fuscata* y unas pocas otras especies de *Centris* mostraron tendencias a forrajear en el sotobosque.

Se sabe que los machos de *C. aethyctera* y de *C. fuscata* establecen pequeños territorios en ciertas especies de árboles y alrededor de ellos durante la mañana. Una vez que una abeja territorial selecciona un sitio apropiado, regularmente rondará alrededor de un punto central, en un radio entre 0,5 y 2 m. La mayoría de los intrusos serán perseguidos vigorosamente y examinados a corta distancia. Las hembras de otras especies y las coespecíficas casi siempre serán ignoradas una vez que se ha realizado el examen inicial. Sin embargo, el encuentro con un macho de la misma especie resulta en una interacción más vigorosa, donde un individuo es perseguido activamente. Parece que el comportamiento inicial tiene una función de apareo, pero, no está exactamente definido cómo es que ayuda al apareo ya que los apareos manifiestos en los árboles han sido observados sólo en raras ocasiones (Frankie 1976; Frankie y Baker 1974; Frankie, Vinson y Coville, en prep.).

En los encuentros entre las abejas territoriales y los individuos de otras especies así como con las hembras de

la misma especie, generalmente el intruso es desplazado hacia otro lado de la planta o excluido por completo. Los desplazamientos de ambos tipos pueden observarse en árboles pequeños de *Cochlospermum vitifolium*. Parece probable que los desplazamientos desde un árbol determinado aumentan las oportunidades de la polinización cruzada, ya que las abejas desplazadas, generalmente, visitan cuando al menos unas pocas flores antes de ser descubiertas (Frankie 1976; Frankie y Baker 1974; Frankie, en prep.).

Frankie, G. W. 1976. Pollination of widely dispersed trees by animals in Central America, with an emphasis on bee pollination systems. In *Tropical trees: Variation, breeding and conservation*, ed. J. Burley and B. T. Styles, pp. 151–59. London: Academic Press.

Frankie, G. W., and Baker, H. G. 1974. The importance of pollinator behavior in the reproductive biology of tropical trees. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México* 45, ser. Bot., 11:1–10.

Frankie, G. W., and Coville, R. 1979. An experimental study on the foraging behavior of selected solitary bee species in the Costa Rican dry forest. *J. Kansas Ent. Soc.* 52:591–602.

Frankie, G. W.; Haber, W. A.; Opler, P. A.; and Bawa, K. S. 1980. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. *Biotropica*, in review.

Frankie, G. W.; Opler, P. A.; and Bawa, K. S. 1976. Foraging behavior of solitary bees: Implications for outcrossing of a Neotropical forest tree species. *J. Ecol.* 64:1049–57.

Snelling, R. R. 1974. Notes on the distribution and taxonomy of some North American *Centris* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Los Angeles County Mus. Contrib. Sci.* 259:1–41.

Vinson, S. B., and Frankie, G. W. 1977. Nests of *Centris aethyctera* (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae) in the dry forest of Costa Rica. *J. Kansas Ent. Soc.* 50:301–11.

Chelobasis bicolor (Abejón de Platanillo, Rolled-Leaf Hispino)

D. R. Strong

Este escarabajo es un hispino de platanillo (fig. 11.21). Hispinae es una subfamilia de la familia de coleópteros Chrysomelidae (o Hispidae de la superfamilia Chrysomelidae en la literatura europea antigua). Todos los crisomélidos son virtualmente herbívoros. Hay relativamente pocas especies hispinas en las grandes latitudes y la mayoría taladran como larvas en los tejidos del hospedero. En el trópico del Nuevo Mundo su número es aún mayor y tanto las larvas minadoras de las hojas como las que se alimentan en la superficie son comunes. Todos los abejones de platanillo tienen larvas que se alimentan en la

superficie. En realidad, el abejón de platanillo se distingue morfológicamente aún de otros hispinos tropicales que se alimentan en la superficie. Los adultos son extremadamente planos y, lo más interesante es que son lisos (contrario a su nombre, **hisp**, “espina”). Las larvas son extremadamente planas (fig. 11.21 a) y no se parecen en nada a la mayoría de las larvas de los escarabajos. Los individuos pequeños se parecen a las “moscas blancas” inmaduras (Aleyrodidae, Homoptera) y las larvas grandes recuerdan a las larvas acuáticas de los escarabajos en la familia Psephenidae, comunes en los arroyos de Norte América. Los adultos lisos y la extraña morfología de las larvas probablemente califiquen a estos abejones como una nueva subfamilia de crisomélidos cuando algún filogenetista morfológico “descubra” al grupo. Obviamente la taxonomía de insectos en el trópico está muy atrasada con respecto a otros grupos como los árboles o los vertebrados. En el Nuevo Mundo, los abejones de platanillo están restringidos casi exclusivamente a las plantas del orden Zingiberales. La única excepción que se conoce es una especie aún no descrita que se alimenta y vive sobre *Cyclanthus bipartatus* tanto en su estadio larval como de adulto. Sin embargo, hay abejones similares, planos y con larvas parecidas a las larvas acuáticas de los escarabajos Psephenidae, en las palmeras del trópico del Nuevo Mundo. En el trópico del Viejo Mundo puede que la restricción no sea tan grande, pero, a partir del trabajo de G. L. Gressitt por lo menos sabemos que unos escarabajos similares al abejón de platanillo y con larvas también similares, atacan a los jengibres de Nueva Guinea.

En América Central, todas las familias de Zingiberales mantienen poblaciones reproductoras de abejones de platanillo, excepto Musaceae (bananos y plátanos) que no son nativas, y Cannaceae. Todos los géneros de abejones de platanillo atacan a las *Heliconia*, el único género de Heliconiaceae. Otras familias (Zingiberaceae = jengibres, Costaceae y Marantaceae) son atacadas por sólo un género de abejones de platanillo, *Cephaloleia*.

Los géneros de abejones del platanillo se dividen en dos grupos. El primero está formado por *Cephaloleia*, el más grande con alrededor de treinta especies biológicas en América Central. En un solo sitio, generalmente, todas las especies se distinguen por el tamaño del adulto o por el patrón de colores o por ambos. La afiliación al hospedero también es una herramienta taxonómica útil en las primeras etapas cuando se comienza a conocer a estos escarabajos. Entre los sitios hay una gran variación dentro de las especies de abejones de platanillo, y cualquier juicio acerca de la sistemática se vuelve mucho más subjetivo. El segundo grupo de géneros comprende a *Arescus*, *Nympharescus*, *Xenarescus* y *Chelobasis*. Los adultos de las especies en este grupo son más grandes, más gruesos y más polimórficos que *Cephaloleia* en los diferentes sitios.

En América Central, *Heliconia* tiene más especies de abejones de platanillo que otros miembros del orden Zingiberales. Aunque la taxonomía formal de *Heliconia* está todavía inédita, Gary Stiles descubrió la mayoría de los diferentes taxones en Costa Rica y asignó nombres

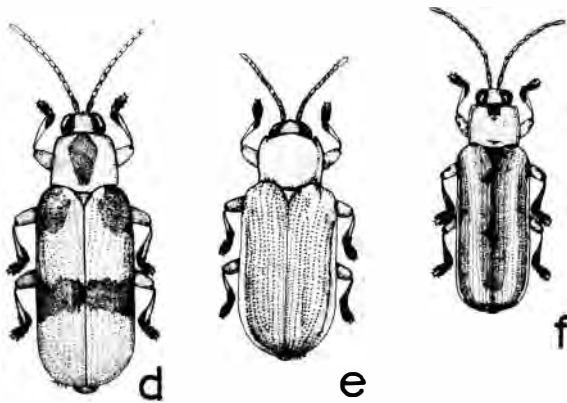
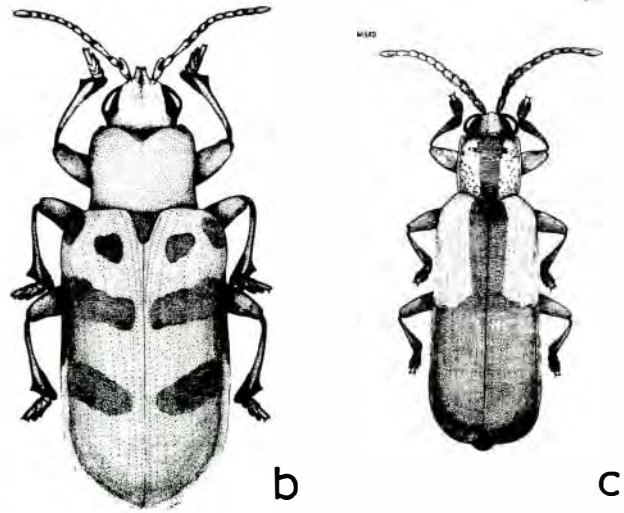
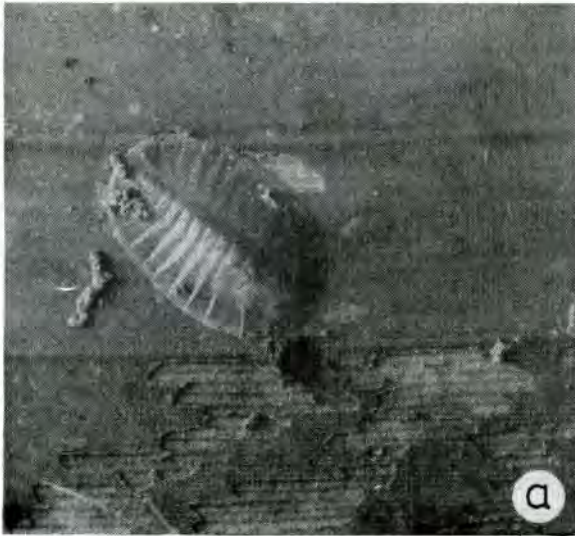


Figura 11.21 Crisomélidos hispinos: a) larva de *Cephaloleia consanguinea* alimentándose en la superficie de una hoja de *Heliconia imbricata* (Finca La Selva, Distrito de Sarapiquí, Costa Rica). b) *Chelobasis bicolor* se alimenta de *Heliconia latispatha* en la vertiente del Pacífico de Costa Rica y de *Heliconia tortuosa* en la vertiente del Atlántico. c) *Cephaloleia instabilis* se alimenta de *Heliconia latispatha* y de *H. difficilis* en la vertiente del Pacífico de Costa Rica. d) *Cephaloleia nigripicta* se alimenta de muchas especies de *heliconia* en la mayor parte de Costa Rica. e) *Cephaloleia puncticollis* se alimenta de las flores de *Heliconia imbricata* en donde se encuentra esta planta en Costa Rica. f) *Cephaloleia vicina* se alimenta de muchas especies de *heliconia* en todo el territorio de Costa Rica.

apropiados a la mayoría de ellos. No se necesita una taxonomía formal para empezar un trabajo con estas plantas, ya que los taxones son morfológicamente muy distintos, especialmente en los diferentes sitios. En el cuadro 11.1 aparecen los abejones de platanillo de las *Heliconia* en las bajuras de Costa Rica.

Los adultos se encuentran casi exclusivamente en las hojas tiernas apergamizadas y arrolladas que brotan de las axilas de las plantas hospederas. Al principio, sólo la punta de la hoja tierna sobresale desde la axila y en esta etapa inicial el interior de la hoja no es accesible a los abejones. Después de un período de días o semanas, según la especie y la estación, la hoja enrollada se alarga desde la axila lo suficiente para que la punta se despliegue, exponiendo el interior hueco. Las hojas permanecen encogidas desde varios días hasta una semana después de que la punta se ha abierto y los abejones adultos entran y salen del interior y los adultos vuelan alrededor de las hojas. Con frecuencia, no se quedan dentro de un sólo pergamino hasta que éste se despliegue. Hay mucho tránsito entra y sale, excepto durante la estación seca cuando el número de hojas arrolladas es muy escaso. Aun en los períodos de lluvia, las especies grandes de *Heliconia* producen hojas arrolladas con poca frecuencia; los tallos individuales pro-

ducen hojas sólo una vez en varios meses, por lo tanto, su número en las poblaciones hospederas generalmente es sólo una fracción del número de tallos. Esto no es así en las poblaciones hospederas jóvenes, compuestas por plantas de rápido crecimiento.

Los adultos de la mayoría de las especies de abejones de platanillo se alimentan sólo de las hojas arrolladas. En Centro América, la excepción es *Cephaloleia puncticollis* (pequeños abejones anchos, rojos o anaranjados) que se alimentan y viven dentro de las brácteas de las inflorescencias de *Heliconia* durante la temporada de florecimiento (ver también a Seifert y Seifert 1979). En Venezuela y Trinidad, *C. puncticollis* es reemplazado por *C. neglecta*. No todas las especies de *Heliconia* son atacadas por *C. puncticollis*, sino sólo aquellas con la inflorescencia erecta, que recogen agua en sus brácteas en forma de copa. Las especies con inflorescencias colgantes tienen brácteas que están secas por dentro y que no mantienen a las larvas de *C. puncticollis*. Durante la temporada sin flor, *C. puncticollis* vive y se alimenta de las hojas arrolladas de *Heliconia* como cualquier otra especie.

Los abejones adultos de platanillo viven un largo tiempo y es importante que no sean colectados ni que se rompan las hojas arrolladas. Demográficamente, son los

Rolled-leaf Hispine Tribes and Genera	Described Species ^a	Known Hosts	Known Geographic Range
Cephaloliini <i>Cephaloleia</i>	182 (65)	All families of Middle American Zingiberales except Cannaceae and Musaceae	All tropical America
Arescini <i>Arescus</i>	6 (0)	<i>Heliconia</i>	All tropical America
<i>Xenarescus</i>	1 (0)	<i>Heliconia</i>	Trinidad, Tobago, and northeastern South America
<i>Chelobasis</i>	4 (2)	<i>Heliconia</i>	All tropical America
<i>Nympharescus</i>	6 (0)	<i>Heliconia</i>	All tropical America Colombia, Ecuador, and Peru

Cuadro 11.1 Variedad de especies, ámbito geográfico y afiliaciones del hospedero de los géneros del abejón de platanillo de la América Tropical.

FUENTE:El número de especies descritas fue tomado de Uhmman (1957, 1964) citado en Strong 1977. La información restante está basada en experiencias originales en el campo y en datos de museo. Los número abarcan todas las especies de América Tropical, las que se encuentran en paréntesis son las especies de América Central, reconocidas por Uhmman.

elefantes, ballenas o secuías de la vida fitófaga de los insectos y las alteraciones en la distribución de las edades o en el tamaño de la población, probablemente, se hagan sentir por mucho tiempo en una unidad reproductora. En un estudio de marcado y recaptura, yo volví a capturar a dos *Chelobasis perplexa* marcados en La Selva, 18 meses después de que habíamos marcado a un grupo de veinte. Las dos recapturas se encontraban a 20 m de donde se les había liberado. Es difícil hacer estudios de marcado y recaptura, estadísticamente adecuados, con los abejones de platanillo adultos porque están cubiertos por una cera que imposibilita que la goma se pegue; también el abejón elimina los polvos para marcar en unas pocas horas. La única técnica de marcado de mayor duración es por medio del sellado y esto mata a algunos escarabajos. Cuando tenga tiempo y recursos para los estudios demográficos de larga duración, usaremos planchas diminutas de sellado operadas con baterías.

Todas las especies ponen los huevos, en el tejido tierno y húmedo de la planta hospedera. Estos huevos son aplastados y se pegan sin moverse en el tejido del hospedero. Si no son parasitados, los huevos tienen desarrollo directo y eclosionan en 20 días; no hay pruebas de que los huevos sufran diapausa. Una gran fracción de los huevos son parasitados por himenópteros calcídidos diminutos, principalmente de las familias Eulophidae o Trichogrammatidae. Los huevos parasitados se vuelven negros unas horas después de que la avispa los ha puesto. Los huevos sin parasitar son blancos. En un estudio de tres años sobre la supervivencia de los huevos de *Cephaloleia consanguinea*, una especie monófaga de *H. imbricata*, entre el 35% y el 50% de los huevos puestos murieron por causa de

los parasitoides. En La Selva, es constante la presión de los parásitos sobre los huevos de *C. consanguinea*. Además, hay una mortalidad esporádica producida por las hormigas (*Crematogaster* sp.), que matan hasta un 20% de los huevos que quedan después de un ataque de los parasitoides. Es un hecho interesante que las hormigas arrieras (Ecitonae) no dañen los huevos de *C. consanguinea* aun en aquellas plantas usadas para pernoctar.

Los huevos eclosionados sin parasitar son chuspas vacías y claras con una abertura en un extremo por donde ha salido la larva. Las larvas nacientes son tan planas como sus huevos y tienen casi la misma forma ovalada. Inmediatamente después de que eclosionan empiezan a alimentarse; raspan la capa de empalizada de la hoja del hospedero con movimientos recíprocos de la boca, situada ventralmente. Las manchas oculares y toda la cabeza de las larvas están protegidas por su dorso. Si usted puede ver la boca o los ojos desde arriba o si el dorso no está completo (si tiene una abertura para una articulación de la cabeza que puede verse desde arriba), probablemente, haya encontrado una larva cácida (Chrysomelidae, Cassidinae = escarabajos tortuga). En los bosques pluviales del trópico hay algunas especies de cácidos que no tienen una cobertura de excremento "frass" y se parecen mucho a los abejones de platanillo.

Las larvas permanecen ocultas y algunas especies (*Chelobasis*, *Arescus* y *Nympharescus*) viven y se alimentan de las hojas enrolladas. Se deslizan entre las envolturas del pergamino de hojas y, por lo general, se alimentan de la parte inferior de la hoja, al contrario de los adultos que se alimentan del tejido que se convertirá en la parte superior de la hoja. Para alimentarse después de que una

hoja se ha desenrollado, las larvas tienen que esperar varios meses hasta que el tallo produzca otra hoja o alimentarse de las brácteas de las inflorescencias o trasladarse hacia otro tallo. El movimiento es muy lento y, por lo general, sólo es entre las plantas de *Heliconia*. Una gran proporción de larvas se esconde en los tallos de las plantas en cualquier momento dado. Se desplazan durante la noche y permanecen ocultas durante el día. Algunos experimentos simples indican que las larvas no pueden percibir las hojas arrolladas ni aun cuando están muy cerca. Una vez que una larva de este género está en una hoja o dentro de ella, no la abandona hasta que la hoja se desenrolle. Debido a la desecación, la mortalidad durante la búsqueda de hojas arrolladas probablemente sea alta. Sin embargo, a diferencia de los huevos, las larvas no sufren una alta mortalidad por el parasitismo. En cinco años de colecta, he encontrado menos de diez larvas que hayan sido parasitadas. Las larvas colectadas y utilizadas en los experimentos no recogen muchos parasitoides; las moscas son los principales parásitos de platanillo.

Las larvas de *Chelobasis*, *Arescus* y *Nympharescus* se desarrollan extremadamente despacio. En unos experimentos con *Chelobasis perplexa* en La Selva, estimamos que el desarrollo de las larvas se mantenía constante por más de 8 meses en las hojas tiernas arrolladas. Las hojas arrolladas son extrañas para las larvas por lo que el período promedio de desarrollo verdadero de las larvas en la naturaleza debe ser aún mayor que esto. Estas larvas no sufren diapausa; se mueven diariamente y se alimentan, aunque, lentamente, durante todos los días de su largo período de desarrollo. *Chelobasis perplexa* tiene el período de desarrollo más largo de cualquier crisomélido conocido (Strong y Wang 1977).

Las larvas de las especies de *Cephaloleia* viven y se alimentan en varios lugares de la planta hospedera. Como ya se mencionó, *C. puncticollis* y *C. neglecta* ponen sus huevos en las brácteas de las inflorescencias orientadas hacia arriba y las larvas se alimentan desde el interior de ellas. *C. vicina* (afectuosamente conocida como “cuello rojo”) es la especie de abejones de platanillo más común y más abundante en América Central y también tiene las tolerancias más amplias —se encuentra en áreas más secas que otras especies. Las larvas de *C. vicina*, por lo general, se encuentran en los tallos jóvenes de las plantas de *Heliconia*, cerca del suelo por debajo de las bases de las hojas más viejas de la planta. Las larvas de *C. consanguinea* viven en las hojas viejas y desenrolladas de *H. imbricata*, debajo de la hojarasca que ha caído del dosel. Hay un ambiente semi-acuático debajo de este detrito (constituido, principalmente, por hojas muertas y pedazos de hojas). Después de que llueve, la parte superior de las hojas de *H. imbricata* se secan, excepto debajo de la hojarasca. En realidad, hay toda una comunidad debajo de la hojarasca que cae sobre las hojas de *H. imbricata*. *Cheiripa dorsata* es otro híspero que se encuentra debajo de la hojarasca. Es pardo rojizo y a veces tiene una mancha negra en el centro de los élitros. Sus larvas son planas, pero con las patas laterales. También, se encuentra debajo de la

hojarasca una larva de lepidóptero solitaria no identificada, al igual que dos especies de isópodos, con otras especies colectadas menos frecuentemente como los grillos.

Las pupas del abejón del platanillo se encuentran en varios lugares de la planta. Son pardas y morfológicamente muy similares a las larvas. Son enteramente inmóviles y se pegan con fuerza a la planta. Por lo general, la fase pupal dura como 20 días o menos, excepto durante la sequía. En las áreas más secas, las pupas estivan y los adultos emergen sólo después de las primeras lluvias de la época lluviosa. Las pupas al igual que los huevos, sufren enormemente por el parasitismo, muriendo cerca del 40%, según la mayoría de los censos.

Seifert, R. P., and Seifert, F. H. 1979. Utilization of *Heliconia* (Musaceae) by the beetle *Xenarescus monocenus* (Oliver) (Chrysomelidae: Hispinae) in a Venezuelan forest. *Biotropica* 11:51–59.

Strong, D. R. 1977. Rolled-leaf hispine beetles (Chrysomelidae) and their Zingiberales host plants in Middle America. *Biotropica* 9:156–69.

———. 1977. Insect species richness: Hispine beetles of *Heliconia latispatha*. *Ecology* 58:573–82.

Strong, D. R., and Wang, M. D. 1977. Evolution of insect life histories and host plant chemistry: Hispine beetles on *Heliconia*. *Evolution* 31:854–62.

***Climaciella brunnea* (Avispa Mantispida, Wasp Mantispid).**

P. A. Opler

Este gran neuróptero mimético (1.3-1.9 cm) (fig. 11.22) es miembro de Mantispidae, una familia de crisopos depredadores. Se cree que el género *Climaciella* tiene tres especies alopatricas ampliamente extendidas en América Central y Estados Unidos. *C. brunnea* se extiende desde las tierras bajas del Pacífico hasta el norte de México.

Como se puede ver en la figura, las patas anteriores de *Climaciella* son rapaces y captura las presas de la misma forma que los mántidos y los chinches asesinos, eso es, por su método de acechar a sus presas.

El mimetismo, en este insecto, es polimórfico y batesiano. En Costa Rica hay cinco avispas polistinas en dos géneros (*Polistes* y *Synoeca*) que sirven como modelo (Opler 1980). El mimetismo que expresan es tan extraño como el registrado por Clarke y Sheppard (1963, 1971, 1972) para *Papilio dardanus*, *P. memnon* y *P. polystes* en donde las hembras son miméticas polimórficas de varias mariposas papiliónidas de mal sabor y los machos son de un tipo “silvestre” monomórfico y no mimético. *C. brunnea* sobrepasa a estos ejemplos clásicos por lo menos en dos sentidos. Ambos sexos siempre son miméticos y la herencia de las formas, está cuando menos, parcialmente, ligada al sexo.

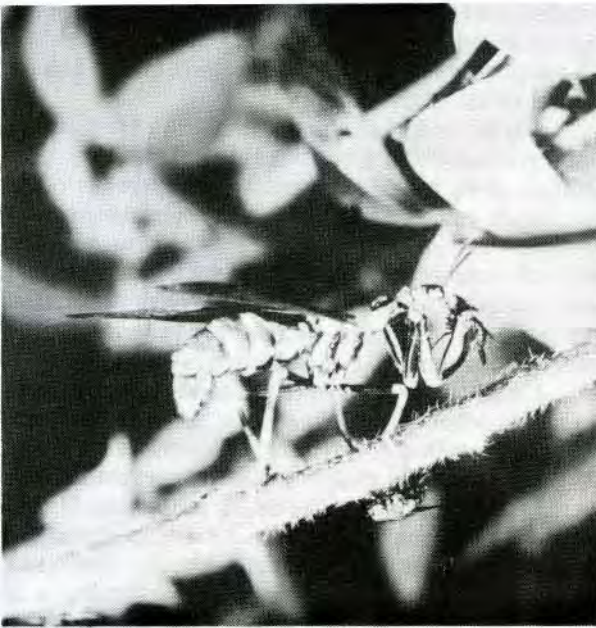


Fig. 11.22 *Climaciella brunnea*: Ejemplar adulto (insecto grande sobre el tallo). Provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto P. A. Opler).

Las cinco formas, que se pueden encontrar en un mismo sitio, imitan a las siguientes avispas y sus patrones de color:

1. *Polistes instabilis* —de vientre amarillo, anaranjado rojizo y negro, abdomen negro y alas pardo rojizas.
2. *Polistes canadensis* —de cuerpo completamente anaranjado rojizo, con alas negras azuladas.
3. *Polistes carnifex* —de cuerpo principalmente amarillo con algunas marcas anaranjado rojizas (nada de negro), con alas anaranjado amarillentas.
4. *Synoeca surinama* —de cuerpo completamente negro, con alas negras.
5. *Polistes erythrocephalus* —similar a la forma “surinama”, pero la cabeza y parte de las patas son anaranjado rojizas.

La forma “canadensis” es siempre una hembra, y la forma “instabilis”, la forma más común en Costa Rica, se encuentra en ambos sexos, aunque predominan los machos.

En Costa Rica, las frecuencias relativas de las diferentes formas varían de sitio en sitio, aunque la forma “instabilis” siempre es la más abundante. Estos insectos, aunque, generalmente, escasos, pueden reunirse en grandes cantidades hacia finales de la estación lluviosa en las plantas que proporcionan una combinación de néctar (generalmente extrafloral) y abundantes presas. Tales agregaciones se han encontrado en las siguientes plantas en Costa Rica: *Ipomoea carnea* (Convolvulaceae) en Palo Verde, *Crotalaria incana* (Papilionoideae) en la granja COMELCO, *Crotalaria pumila* (Papilionoideae) en la administración del Parque Nacional Santa Rosa, e *Indigofera suffruticosa* (Papilionoideae) en la Hacienda Santa Rosa.

Aunque se desconoce el estilo de vida de esta especie, puede que tenga los siguientes rasgos, extrapolándolos de los registros de otros mantispidos (Batra 1972; Hoffman 1936; Hungerford 1936; Kuroko 1961; Smith 1934). Los adultos emergen hacia finales de la época lluviosa y entonces se da el apareo y el desove. Las hembras que acaban de aparear tienen un espermatóforo blancuzco sobresaliendo desde la abertura copulatoria. Los huevos tienen un sostén largo y están pegados en masa a las hojas o los tallos. Los huevos eclosionan pronto y las larvas ya con las patas completas, buscan los lugares protegidos para pasar la época seca. Con la llegada de las lluvias, las larvas buscan hospederos adecuados —sacos ovíferos de arañas o larvas eusociales o sociales de himenópteros. Una vez localizados los hospederos, las larvas se transforman en formas ápodas parasíticas y completan su desarrollo.

- Batra, S. W. T. 1972. Notes on the behavior and ecology of the mantispid, *Climacellia brunnea occidentalis*. *J. Kansas Ent. Soc.* 45:334–40.
- Clarke, C. A., and Sheppard, P. M. 1963. Interactions between major genes and polygenes in the determination of the mimetic patterns of *Papilio dardanus*. *Evolution* 17:404–13.
- . 1971. Further studies on the genetics of the mimetic butterfly *Papilio memnon* L. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B., Biol. Sci.* 263:35–70.
- . 1972. The genetics of the mimetic butterfly *Papilio polytes* L. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B., Biol. Sci.* 263:431–58.
- Hoffman, C. H. 1936. Notes on *Climacellia brunnea* var. *occidentalis* Banks (Mantispidae—Neuroptera). *Bull. Brooklyn Ent. Soc.* 31:202–3.
- Hungerford, H. B. 1936. The Mantispidae of the Douglas Lake, Michigan region, with some biological observations (Neuropt.). *Ent. News* 47:85–88.
- Kuroko, H. 1961. On the eggs and first instar larvae of two species of Mantispidae. *Esakia* 3:25–31.
- Opler, P. A. 1980. Mimetic polymorphism in *Climacellia brunnea* (Mantispidae, Neuroptera), a Neotropical lacewing. *Biotropica* 13:165–76.
- Smith, R. C. 1934. Notes on the Neuroptera and Mecoptera of Kansas with keys for the identification of species. *J. Kansas Ent. Soc.* 7:120–45.

Culicoides (Purrujas, Biting Midges, Punkies, No-see-ums) C. L. Hogue

La vida cerca de la costa, principalmente alrededor de los esteros salobres, puede ser completamente intolerable debido a las nubes de estos diminutos mosquitos que atacan sin cuartel. Tienen preferencia por la piel tierna de las orejas y del cuello, pero atacan, ferozmente, cualquier área expuesta del cuerpo. Los piquetes pueden producir

picazón, emanaciones y lesiones dolorosas que fácilmente se infeccionan. En algunos individuos alérgicos, se desarrollan unas grandes ampollas locales llenas de agua en el sitio del piquete y pueden estar seguidas por reacciones sistemáticas similares, incluyendo fiebre e indisposición.

El pequeño tamaño de estos mosquitos, cuyos efectos por los piquetes exceden lo que uno esperaría de tan minúsculas criaturas, ha inspirado una variedad de nombres vernáculos. Generalmente, los *Culicoides* son conocidos en Norte América como "punkies" o "moscas de los arenales" ("sandflies"), éste último nombre no debe confundirse con la mosca del género *Phlebotomus* — familia Psychodidae — responsable de la transmisión de la leishmaniasis. Por cierto, son tan pequeñas que resultan casi invisibles a simple vista y pueden pasar a través de una red de cedazo común y de la malla de un mosquitero. En Costa Rica y en la mayoría de Hispanoamérica, se emplean los nombres comunes de purrujas y jejenes (con las variantes ortográficas de inhenes y ehenes). Los brasileños se refieren a estos mosquitos como *maruims* o polvorines, que ambos significan "polvo", otra alusión a su diminuto tamaño.

La molestia de las purrujas se ve influenciada por la hora del día, la temperatura y el viento. La mayoría de los piquetes ocurre durante los días calientes y en las noches cuando no hay corrientes de aire. En estas ocasiones, sus ataques pueden ser tan feroces que la única salvación es abandonar el área. Los repelentes de insectos no tienen ningún poder; sólo la práctica local de hacer fuegos humeantes parece tener bastante efecto en abatir estas plagas. Por lo general, para reducir el problema, lo único práctico es mantener el cuerpo bien cubierto. Los piquetes pueden ser curados con ungüentos antibióticos para controlar la infección; estos ungüentos deberían incluir un anestésico local para aliviar la picazón y, por lo tanto, reducir las oportunidades de introducir bacterias al rascarse.

Al igual que todos los Diptera hematófagos, sólo las hembras chupan sangre. Además no todas las especies de *Culicoides* pican al hombre. El género es cosmopolita, pero la mayoría de las especies se alimentan de la sangre de otros vertebrados y se sabe que algunos toman sangre de invertebrados, incluyendo de insectos. En Costa Rica, el peor ofensor, ciertamente, es la purruja de los esteros, *Culicoides furens*, ampliamente distribuida en ambas costas del trópico y del subtropico de Norte y Sur América.

Esta y muchas otras especies molestas se crían en los esteros y pantanos, a menudo, en asociación con el mangle negro (*Avicennia*). Más específicamente, la larva necesita áreas de arena anegada de agua y mezclada con humus sobre la línea de las mareas altas normales. La sombra también parece ser un requisito para el desarrollo adecuado. El agua, que satura los sitios de crianza, puede ser fresca o salobre. El alimento de las larvas consiste en detritos orgánicos, levaduras y algas. Algunas especies depredadoras se alimentan de pequeños invertebrados como nemátodos, protozoarios y diminutos artrópodos, incluyendo insectos. Otras especies de *Culicoides* de

interés que no pican, se desarrollan en el agua en los huecos de los cangrejos de tierra, en los huecos de la madera en descomposición y en el agua recogida en las brácteas foliares de las bromelias.

Las larvas de *Culicoides* miden de 2 a 5 mm de largo y son muy delgadas y en forma de gusano. La cápsula cefálica es de amarillo a pardo y el cuerpo es blanco translúcido con un poco de pigmento subcutáneo en patrones característicos en el tórax. Hay un corto segmento del cuello (una porción constreñida del protórax) seguida por doce segmentos cilíndricos aproximadamente iguales. Las setas son diminutas, excepto por la terminal y las características para identificarlos son muy sutiles.

Las larvas se mueven entre las partículas del suelo por medio de rotaciones serpentinadas; las formas acuáticas nadan con movimientos similares a los de las anguilas.

Las pupas del género son levemente similares en apariencia general a aquellas de los mosquitos. Sin embargo, el abdomen se mantiene en una posición más extendida y carecen de aletas natatorias terminales, siendo reemplazadas por proyecciones cortas parecidas a las espinas. Por lo general, están bien pigmentadas y llevan setas en posiciones definitivas, muy útiles para la clasificación e identificación. Estas últimas son llevadas, principalmente, en tubérculos. Además, la forma de la trompeta respiratoria tiene valor en el diagnóstico.

Culicoides tiene una considerable importancia médica que va más allá de la simple molestia de sus piquetes. Un creciente número de especies están involucradas como vectores de organismos patógenos para los humanos y los animales y seguramente se encontrará que muchas otras transmiten enfermedades. Algunos parásitos importantes transmitidos por las purrujas son el virus de la lengua azul en las ovejas, la encefalitis en los humanos y animales y los gusanos de filaria *Acanthocheilonema perstans*, *Mansonella* y *Onchocerca* en el ganado y los caballos.

Atchley, W. R.; Wirth, W. W.; and Gaskins, C. T. 1975. *A bibliography and a keyword-in-context index of the Ceratopogonidae (Diptera) from 1758 to 1973*. Lubbock: Texas Tech Press.

Macfie, J. W. S. 1953. *Ceratopogonidae from Costa Rica*. *Beitr. Ent.* 3:95–105.

Dichotomius carolinus colonicus (Rueda Caca, Dung Beetle)

H. F. Howden

Este escarabajo nocturno (fig. 11.23) que se alimenta de estiércol se encuentra a elevaciones bajas y medias en la mayor parte de Centro América (ver Howden y Young 1981); la especie nominal se extiende hasta el sureste de los Estados Unidos. La especie o subespecie, es completamente negra, muy convexa, con el margen anterior de la cabeza bruscamente redondeado y carece de



Fig. 11.23 *Dichotomius carolinus colonicus*: Ejemplar adulto (foto H. F. Howden).

“dientes”. Su tamaño varía entre 22 y 30 mm de longitud y los ejemplares grandes, tomando en cuenta su biomasa, son los “rueda cacas” más grandes de Costa Rica.

Comúnmente la especie se alimenta de boñiga de bovinos y equinos, pero también se ve atraída por otros tipos de excremento incluyendo las heces humanas. Si el estiércol no puede ser fácilmente dividido en segmentos, el escarabajo excava una madriguera alrededor de la masa y lleva una bola de estiércol hasta el fondo de la madriguera, que, a menudo, tiene una profundidad de 15 a 40 cm. El tipo de suelo y la humedad influyen en la facilidad para excavar, por lo general, son más profundas las madrigueras en suelo arenoso. El excremento llevado a la madriguera puede servir como alimento para los adultos o puede formarse en una masa para la crianza de un único huevo blancuzco, ligeramente alargado y grande (10 mm). Los detalles de las madrigueras y las bolas para la cría pueden encontrarse en Halffter y Matthews (1966, pp. 124-25). El desarrollo del huevo a la pupa toma 2 meses aproximadamente y los nuevos adultos emergen durante períodos de humedad.

Los adultos no pertenecen al grupo de escarabidos “rueda caca”, pero si el excremento es bastante firme (v.g., boñiga de caballo) un adulto puede empujar un pedazo a una distancia considerable antes de enterrarlo lejos del punto de partida). Los adultos comienzan la actividad al oscurecer y con frecuencia se ven atraídos por la luz. Al igual que muchas otras especies, puede colectarse poniendo trampas de excremento. La trampa más simple es una lata que contenga un poco de éste y que se encuentre enterrada en el suelo hasta el borde.

Halffter, G., and Matthews, E. G. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Ent. Mex.* 12-14: 1-312.

Howden, H. F., and Young, O. P. 1981. Panamanian Scarabaeinae: Taxonomy, distribution, and habits. *Contrib. Am. Ent. Inst.* 18:1-204.

Dryophilacris bimaculata (Saltamonte Oroverde, Chapulín Oroverde, Green-and-Gold Solanum Grasshopper)

H. F. Rowell

Este insecto (fig 11.24) es común en La Selva y en los bosques en las llanuras de San Carlos y en el resto de las tierras bajas del Caribe. Es un típico representante de los saltamontes acrididos de los claros del bosque producidos por la caída de un árbol y de otras aperturas de luz. Este tipo de hábitat es el que ocupan aproximadamente 70% de las especies de chapulines del país. Típicamente, estos insectos no vuelan, tienen colores brillantes o están marcados de manera conspicua, no tienen el poder de la estridulación y son alimentadores oligofágicos o estrictamente monofágicos, aceptando una o pocas especies de plantas como alimento.

D. bimaculata pertenece a un subgrupo de la subfamilia Proctolabinae (de la familia Acrididae) que se alimenta de Solanaceae; este grupo está confinado a Costa Rica y Panamá. El adulto tiene alrededor de 2 cm de longitud, es verde con la cabeza, el protórax y la región genital de color dorado metálico. Las alas están reducidas a pequeñas escamas. Las grandes antenas son negras con las puntas blancas, los grandes ojos protuberantes y la franja postocular son negras y el extremo posterior del macho es negro con dos manchas doradas, dándole el nombre específico. Cuando el saltamonte se detiene en una superficie horizontal, los segmentos horizontales anteriores son más altos, dándole una apariencia más bien jorobada. El macho tiene segmentos genitales inflados y grandes cercos negros curvados hacia adentro. Las larvas toman esta coloración en el cuarto de seis estadios; antes de esto, son negras azabache con la cabeza y el protórax anaranjado brillante, que es el color de un considerable número de diversos insectos presentes en Solanaceae, incluyendo a los crisomélidos, cercópodos, cerambícidos y a otros taxones. Las especies emparentadas y ecológicamente casi idénticas incluyen a *D. monteverdensis* (Descamps y Rowell 1978) y *Drymacris nebulicola* (Rehn 1929) en Monteverde. *Ampelophilus olivaceus* (Giglioli-Tos 1897) de San Vito y la Península de Osa, *A. meridionalis* (Bruner 1908) de la costa suroeste y *A. truncatus* (Rehn 1905) del Valle Central también son muy similares, pero son básicamente verdes, rojos y azules en lugar de ser verdes, dorados y negros y con menos alas vestigiales. Complementan sus plantas alimenticias aceptables con algunos géneros de Compositae.

D. bimaculata se encuentra típicamente en especies de *Solanum*, *Witheringia* y *Cestrum* y es especialmente común en la enredadera espinosa *Solanum siparunoides*. Aparte de los claros en el bosque, es conspicua en las



Fig. 11.24' *Drymophilacris bimaculata*: Macho adulto. Finca La Selva, Distrito de Sarapiquí, Costa Rica (foto H. F. Rowell).

parcelas de sucesión, en la "Arboleda 2" y a la orilla del pejibayal en La Selva. La mayoría de los acrídidos depositan sus huevos en el suelo, pero *Drymophilacris* y otros oligófagos los ponen en masas de espuma ricas en proteínas entre las hojas de las plantas hospederas. Supuestamente, esto le facilita a las larvas encontrar la planta hospedera. Todas las etapas de vida están presentes durante todo el año en La Selva y el ciclo de vida toma como 12 semanas. A pesar de su color brillante y del hecho que la mayoría de las Solanaceae están llenas de alcaloides venenosos para los vertebrados, no parece que tengan un sabor desagradable o que sean tóxicos para las lagartijas, aves, hormigas o mantis y aparentemente estos depredadores potenciales no desarrollan ninguna respuesta adversa cuando se les alimenta con estas plantas bajo condiciones experimentales. La coloración brillante, en lugar de ser aposemática, parece usarse como atrayente intraespecífico a corta distancia y como un identificador de la especie. Parece que los machos encuentran su pareja primero encontrando las plantas alimenticias y explorándolas en busca de miembros de su especie. La búsqueda es ayudada por el tamborileo de las patas posteriores del macho sobre el tallo de las plantas, lo que provoca un tamborileo de respuesta por parte de la hembra. Son extremadamente visuales en su comportamiento y se les

debe acercar con la precaución que uno tendría al observar a un ave. Los machos (a menudo más de uno) tienden a quedarse con la hembra una vez que la han encontrado y después de esto, ambos sexos se siguen con la vista. Las diferentes especies proctolabinas de *Solanum* tienen marcas de especie características en la cabeza y en la placa subgenital, formando "linternas delanteras" y "linternas posteriores" que parecen facilitar este comportamiento. A veces las parejas permanecen juntas por más de una semana a la vez y con frecuencia se mueven de planta en planta. El apareo, generalmente, comienza al finalizar la tarde y continúa hasta temprano en la mañana; las mudas también tienden a ocurrir por la noche.

A diferencia de la mayoría de los saltamontes de las zonas templadas, *Drymophilacris* y sus parientes se alimentan a partir de la mitad de la hoja y no desde el borde, produciendo huecos centrales. Frecuentemente, causan daños considerables e incluso pueden matar a las plantas nuevas. Necesitan de los indicadores químicos presentes en las hojas de las plantas hospederas para producir la alimentación: aceptan casi cualquier cosa salpicada con hojas maceradas de *Solanum*, pero rechazan las sustancias nutritivas neutras como el papel de filtro endulzado, pero sin las hojas. Esto es: el escogimiento de las plantas ali-

menticias está regida por las sustancias químicas fagoestimulantes, no fagorrepelentes. Este tipo de comportamiento es típico en los herbívoros altamente selectivos.

Un problema importante aún no resuelto, que presentan esta y otras especies de saltamontes sin vuelo de los claros de los bosques es la dispersión a los nuevos hábitats. Ya que son monófagos y oligófagos, sus plantas alimenticias nunca son fáciles de encontrar en la gran diversidad florística del bosque pluvial; además, la sucesión en el claro del bosque eliminará sus plantas alimenticias en unos pocos años y será indispensable que encuentren un nuevo hábitat. Desde el punto de vista del saltamonte, el bosque es un archipiélago de islas en transición con hábitats adecuados. La incapacidad para volar no es característica sólo de las especies costarricenses, pero ha evolucionado, convergentemente, una y otra vez en diferentes taxones de saltamontes de los claros del bosque a través de los bosques pluviales del mundo —probablemente esta situación sea análoga a la de los insectos en las islas oceánicas donde la habilidad para volar tendería a causar que el insecto pierda su “isla” de plantas y alimento con demasiada facilidad. Es un misterio como ocurre la dispersión a largo plazo. No se conoce ninguna forma alada facultativa; supuestamente, los individuos caminan a través del bosque hasta encontrar un nuevo sitio. La composición de las especies de la fauna acrídida en los claros del bosque es muy variable, de forma que sugiere que son importantes los efectos de los fundadores y que la dispersión de claro en claro puede ser un factor importante sobre la población total de la especie.

Eciton burchelli y otras hormigas arrieras (Hormiga Arriera, Army Ants)

C. W. Rettenmeyer

Las hormigas arrieras del Neotrópico (fig. 11.25) comprenden alrededor de 150 especies clasificadas en cinco géneros. Dentro de su extensión desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina, pueden encontrarse en la mayoría de los hábitats por debajo de los 2.000 m de altura. El número de especies es mayor en los bosques de las tierras bajas donde no hay una estación seca muy severa y en estos bosques húmedos típicamente hay cuatro o cinco géneros y unas veinte especies en cualquier localidad dada.

Las hormigas arrieras son asombrosamente similares en cuanto a su comportamiento y ecología; se distinguen de otras hormigas por las siguientes características (Rettenmeyer 1963; Schneirla 1971). (1) Sus colonias son grandes, variando desde treinta mil hasta más de un millón. (2) Las obreras son polimórficas y los ejemplares más grandes, llamados soldados, son de 9 a 14 mm de largo y tienen unas grandes mandíbulas en forma de gancho. Los individuos más pequeños son como la quinta parte del tamaño de los soldados y carecen de grandes mandíbulas. Se cree que las diferencias de tamaño y de morfología entre las obreras adultas se deben al consumo diferencial de alimentos por parte de las larvas. Hay muchas especies

inconspicuas de menos de 5 mm de largo que carecen de soldados evidentes. (3) Todas las especies son casi exclusivamente carnívoras, alimentándose de artrópodos y en especial de otras hormigas y avispas sociales. (4) Las hormigas forrajean en columnas, corriendo con rapidez con sus patas largas y transportando los objetos por debajo del cuerpo. (5) Sus ojos están reducidos a una única faceta o están ausentes y utilizan senderos químicos para orientarse y para el reclutamiento hasta la presa. (6) La colonia entera migra, a menudo, durante las noches cuando hay una generación de larvas, pero, algunas especies pueden permanecer en el mismo sitio por varios meses. (7) Los nidos o vivaques están formados por grupos de hormigas colgantes, a menudo subterráneos pero encontrados más comúnmente dentro de los árboles o troncos huecos o debajo de otros objetos. (8) En cualquier momento dado, la edad de toda la generación es aproximadamente la misma (pero la cría varía mucho en su tamaño debido al polimorfismo). Cuando predominan las larvas, la colonia probablemente emigre esa noche; cuando sólo hay capullos, normalmente la colonia no emigra.

en cada colonia (Rettenmeyer y Watkins 1978). (Ella no debería ser colectada ya que la colonia morirá o se fundirá con otra). (10) Los machos, la única casta alada, por lo general no están presentes en una colonia pero, en algunas se producen de trescientos a tres mil, generalmente, durante la estación seca o al comienzo de la estación lluviosa, tienen ojos grandes y vuelan hacia la luz.

Eciton burchelli (fig. 11.25) es la hormiga arriera más famosa en el Nuevo Mundo, debido a sus espectaculares incursiones (Rettenmeyer et al. 1982). Al amanecer, las hormigas salen a montones de su vivaque, que típicamente está sobre el nivel del suelo, debajo o adentro de un tronco o de un árbol. Se esparcen en el suelo alrededor del vivaque, pero pronto se concentran en una dirección, generalmente, lejos de la ruta de emigración previa. El grupo invasor pronto toma forma de abanico, con una columna principal conectándose con el nido. Durante las primeras horas de la invasión, el tránsito principalmente se aleja del viva que a una razón máxima de cinco a diez hormigas por segundo. Esta columna principal se divide repetidamente conforme las hormigas se acercan al frente del enjambre. Pueden pasar 1 ó 2 horas antes de que alguna presa sea llevada de vuelta al nido y después de 5 ó 6 horas el frente puede estar a 50 m o más del vivaque. Dejan muchas presas en los escondites temporales a lo largo de las columnas invasoras que más tarde serán llevadas al nido o transportadas a uno nuevo durante la emigración.

Comparable a una manada de lobos, pero con cincuenta mil lobos en miniatura, una invasión de hormigas arrieras en enjambre es el epítome de la depredación en grupo. El frente del hormiguero, de 3 a 15 m de ancho, avanza a través del piso del bosque arrollando a la mayoría de los animales que se encuentran al frente. Aunque no son ni más grandes ni más fuertes que muchas de las hormigas que atacan, las hormigas son depredadoras muy exitosas debido a las grandes cantidades y por su cobertura casi



Fig. 11.25 *Eciton hamatum*: Soldados y obreras con larvas desarrolladas y el capullo de un macho o de una reina (arriba a la derecha). Los soldados no cargan larvas ni capullos, aunque sus bien desarrolladas mandíbulas aparentemente servirían para este fin. Morfológicamente las obreras de *E. burchelli* son casi idénticas a las de *E. hamatum* aunque su cuerpo es más oscuro y la cabeza de los soldados no son lustrosas (foto C. W. Rettenmeyer).

completa del área. Las hormigas arrieras también tienen el sistema de reclutamiento más rápido que se conoce para cualquier insecto social y pueden reclutar cien hormigas o más en 1 min desde una columna invasora a una fuente de alimento (Chadab y Rettenmeyer 1975). No hay ninguna evidencia de que las hormigas arrieras puedan detectar su presa desde lejos y su búsqueda está dirigida principalmente por la microtopografía; siguen los troncos o los bejucos e incluso suben hasta la copa de los árboles más altos del bosque.

Muchos artrópodos que se encuentran al paso del enjambre en marcha, si corren o vuelan en la dirección correcta, pueden evitar ser arrollados por las hormigas. Sin embargo, una sola invasión en enjambre puede estar acompañada por más de mil moscas ("sand flies") y por una docena o más de pájaros hormigueros que también representan una amenaza para los artrópodos (Rettenmeyer 1961). Las moscas ponen huevos o larvas en la presa que trata de escapar, mientras que evitan la presa ya capturada por las hormigas. Las aves hormigueras también se comen los grillos, las esperanzas y otros insectos pero no se comen a las hormigas arrieras (Willis y Oniki 1978). Cualquier vertebrado que no esté incapacitado no tendrá dificultad para escaparse de las hormigas, y, rara vez, una pequeña lagartija u otro vertebrado es matado por un enjambre invasor.

Además del gran número de moscas, que revolotean o se posan alrededor del enjambre invasor, hay gran cantidad de otros artrópodos que viven en las colonias. Estos pueden estar acompañando a las hormigas invasoras pero son más comunes en las columnas de emigración. Las especies más comunes pero más pequeñas son los abundantes ácaros transportados por las hormigas. También hay pececillos de plata (Thysanura), abejones culebra (Staphylinidae), abejones histéricos y limulódidos y moscas fóridas. Algunos de éstos son depredadores de las hormigas, pero la mayoría de las especies no causan cuantiosos daños a su "hospedero". Al vivir en las colonias de las hormigas, a estos "huéspedes" o "mirmecófilos" se les suministra de todo su alimento y están protegidos de muchos depredadores y otros peligros ambientales. Entre los huéspedes más interesantes están las avispas y los estafilínidos miméticos de las hormigas (Akre y Rettenmeyer 1966). El mimetismo a su hospedero se considera como mimetismo Wasmanniano ya que la semejanza, probablemente, sea el resultado de la selección natural por parte del hospedero (el modelo) o de algún otro depredador intracolonia (Rettenmeyer 1970). Es poco probable que los depredadores vertebrados hayan causado la evolución de este mimetismo en artrópodos de sólo 1 a 3 mm de largo.

Las emigraciones de *E. burchelli* comienzan desde mediados de la tarde hasta temprano en la noche y pueden continuar por 3 a 9 horas dependiendo del tamaño de la colonia, de la distancia, del terreno y del clima. La mayoría de las emigraciones son de 50 a 70 m de largo. La reina permanece dentro del vivaque excepto durante la emigración nocturna, donde típicamente está acompañada por una comitiva de varios soldados y obreras (Retten-

meyer, Topoff y Mirenda 1978). Generalmente, ella emigra después de que el 90% de la colonia ha dejado al antiguo vivaque. Muchos huéspedes a veces emigran después de que todas las hormigas han pasado. Ya que las reinas de los hormigas arrieras nunca tienen alas, no toman parte en el vuelo nupcial característico de otras hormigas. Las colonias grandes pueden producir unas cuantas reinas nuevas y hasta tres mil machos durante la estación seca. Los machos vuelan desde la colonia de origen en poco menos de 2 semanas de su emergencia, unos cuantos afortunados aparearán y todos morirán en el lapso de tres semanas. Una colonia puede dividirse, pero no se ha visto ninguna división en más de dos colonias.

E. burchelli tiene dos subespecies en Centro América que pueden tener aspectos muy diferentes. Las obreras medianas y pequeñas de *E. b. foreli* tienen el abdomen anaranjado claro y la cabeza y el tórax negros; las obreras de *E. b. parvispinum*, del mismo tamaño, son completamente negras o negro rojizas. No se conoce muy bien las extensiones geográficas de las dos subespecies y ambas han sido registradas desde la misma localidad en Costa Rica. Otras especies de *Eciton* varían desde amarillo hasta pardo rojizo oscuro y negro. Todas tienen agujones y el olor particular de las hormigas arrieras, además del olor típico de la especie, que es útil para identificarlas en el campo.

El comportamiento básico de todas las hormigas arrieras es similar al de *E. burchelli* con una excepción principal: todas las otras especies de hormigas arrieras tienen enjambres invasores más pequeños o carecen de ellos por completo. La mayoría de las hormigas arrieras tienen dos o tres columnas invasoras angostas que salen del vivaque en diferentes direcciones. Por estar el grupo invasor compuesto por únicamente cerca de cincuenta hormigas, no hay grandes cantidades de artrópodos que sean expulsados por la columna invasora y no se presentan las aves y las moscas que "siguen al campamento". Las pocas especies de hormigas arrieras con enjambres invasores tienen una dieta muy diversificada, ya que consumen una gran variedad de artrópodos, además de hormigas. Los agresores de la columna se especializan en una dieta de hormigas, pero a veces atacan a las avispas sociales y a las termitas. Debido a las grandes cantidades de especies, colonias e individuos, sin duda, las hormigas arrieras son los depredadores más importantes sobre otras hormigas.

Akre, R. D., and Rettenmeyer, C. W. 1966. Behavior of Staphylinidae associated with army ants (Formicidae: Ecitonini). *J. Kansas Ent. Soc.* 39:745-82.

Chadab, R., and Rettenmeyer, C. W. 1975. Mass recruitment by army ants. *Science* 188:1124-25.

Rettenmeyer, C. W. 1961. Observations on the biology and taxonomy of flies found over swarm raids of army ants. (Diptera: Tachinidae, Conopidae). *Univ. Kansas Sci. Bull.* 42:993-1066.

———. 1963. Behavioral studies of army ants. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 44:281-465.

- . 1970. Insect mimicry. *Ann. Rev. Ent.* 15:43–74.
- Rettenmeyer, C. W.; Chadab-Crepet, R.; Naumann, M. G.; and Morales, L. 1982. Comparative foraging by Neotropical army ants. *Proc. Simp. Int. Insectos Soc. Trop.* (Cocoyoc, Mexico, Nov. 1980), in press.
- Rettenmeyer, C. W.; Topoff, H.; and Mirenda, J. 1978. Queen retinues of army ants. *Ann. Ent. Soc. Am.* 71:519–28.
- Rettenmeyer, C. W., and Watkins, J. F., II. 1978. Polygyny and monogyny in army ants (Hymenoptera: Formicidae). *J. Kansas Ent. Soc.* 51:581–91.
- Schneirla, T. C. 1971. *Army ants: A study in social organization*. San Francisco: Freeman.
- Willis, E. O., and Oniki, Y. 1978. Birds and army ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9:243–63.

Euchroma gigantea (Eucroma, Giant Metallic Ceiba Borer)

H. A. Hespeneide

Euchroma gigantea (fig. 11.26) según su nombre es de color brillante y en el trópico del Nuevo Mundo es el miembro más grande de la familia de escarabajos Buprestidae. En realidad, es uno de los escarabajos más grandes relativamente comunes de cualquier familia, midiendo entre 5 y 6 cm de largo. Los élitros son verde dorado brillantes, difundidos en la porción central por abundantes cantidades de rojo; el pronoto es verde metálico con dos grandes manchas negras, una a cada lado de la línea media y está rodeado de rojo metálico. Los adultos, que acaban de emerger, están cubiertos por un polvo ceroso amarillo, o pronto lo desarrollan, por encima y por debajo, que el escarabajo secreta sólo una vez. Una cantidad de otros géneros en la familia también producen esta eflorescencia característica (blanca en algunas especies) que a veces es confundida por polen, aunque no es sino una pequeña cantidad de géneros que visitan las flores.

Aunque la fauna buprestida de Costa Rica se conoce incompletamente, *Euchroma* se encuentra entre unas 110 especies en diecisiete géneros cuyas larvas son taladradores de la madera o tallos. La familia típicamente es considerada como perforadora de la madera, pero se conocen más especies (135) que son minadoras de hojas en Costa Rica (ver la discusión bajo *Agrilus xanthonotus*) aunque las colectas han favorecido al último grupo. Entre los buprestidos grandes más comunes en los árboles caídos, los miembros de los géneros *Chrysobothris* y *Actenodes* (como veinte especies en total) tienden a predominar como representantes de la familia en el gran grupo de insectos implicados en la descomposición de la madera de los árboles. Sin embargo, los buprestidos, probablemente, tengan menos importancia total que otras familias de escarabajos, como Cerambycidae, Platypodidae, Curculionidae (subfamilias Zigopinae y Cryptorrhynchinae), Brentidae y otras.

Las plantas hospederas de *Euchroma* son miembros de la familia Bombacaceae. *Ceiba pentandra*, *Bombacop-*



Fig. 11.26 *Euchroma gigantea*: adulto (el diámetro de la moneda de un Colón es de 28 mm); recuadro, tarso posterior y parte ventral del abdomen. Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica (fotos D. H. Janzen).

sis y *Pseudobombax* son los géneros y las especies en cuyos troncos he visto o he colectado ejemplares. La abundancia de las plantas hospederas de las larvas, sin duda, contribuye tanto a que los escarabajos sean relativamente comunes al igual que su amplia distribución, ya que han sido registrados desde México hasta Argentina y en las Antillas. (Hubbell [1979] indica que *Euchroma* adulto es un artículo menor en la dieta de los indios Tzeltal-Mayas en Chiapas, México y que asan antes de comerlos). Ocasionalmente, puede verse a los adultos volando en las áreas abiertas o aún posados en el follaje de otras plantas, pero son más comunes en los troncos de los árboles vivos de Bombacaceae. En Panamá vi, a un adulto alimentándose de la savia que exudaban las cortadas de machete en un ejemplar de *Bombacopsis*, pero, con más frecuencia, se ven posados sobre un tronco o caminando de arriba para abajo sobre él.

Como han demostrado Opler, Southwood y otros, las plantas más abundantes tienden a tener una mayor fauna de herbívoros asociados. La fauna de insectos taladradores de la madera de *Ceiba pentandra* es muy grande. La actividad era considerable en una gran *Ceiba* caída en la finca La Selva en noviembre de 1978, aunque el árbol se había caído desde hacía seis meses (T. W. Sherry, com. pers.). Además de una hembra *Euchroma* que ponía huevos había un gran escarabajo elatérico del género *Chalcolepidius*, una gran mosca de la familia Pantophthalmidae y un gorgojo zigopino, *Copturus montezumae*, además de varias especies más pequeñas y platipódidos. Las grandes larvas pantoftálmidas estaban empujando aserrín hacia afuera de los túneles, probablemente excavados para alimentarse de la savia y una cantidad de Hymenoptera parasitoides estaban poniendo huevos o escudriñando a lo largo del tronco y de las ramas. Grandes depredadores Asilidae de los géneros *Andrenosoma* y *Pilica* patrullaban el espacio abierto en busca de insectos voladores y seguramente ponían huevos que eclosionarían

como depredadores de las larvas taladradoras de la madera, probablemente de *Euchroma*.

Hubbell, P. 1979. Adult beetles as food. *Coleop. Bull.* 33:91.

Eulaema meriana
(Chiquizá, Merian's Orchid Bee)
 D.H. Janzen

Aparte de las abejas *Trigona* sin agujón, la gran abeja *Eulaema meriana* (Apidae: Euglossini) (fig 11.27) es la especie que se observa con más frecuencia en el sotobosque pluvial de las tierras bajas en Costa Rica. Si se camina por varios terrenos fangosos del bosque en un día asoleado en Finca La Selva, en el Parque Nacional Corcovado o en otro bosque pluvial virgen de las tierras bajas, muy probablemente encontrará una hembra chiquizá recogiendo barro del sendero que llevará en sus corbículas y utilizará para construir las celdas. La abeja básicamente es negra y peluda, con las alas oscuras en la base y claras en los extremos. El abdomen es anillado dorsalmente con una angosta franja amarillo crema y una franja terminal rojiza; las dos últimas franjas son congruentes. Tiene ojos grandes y eficientes y es más probable que lo vea a usted aproximarse antes de que usted la vea a ella. Probablemente vuele con rapidez por unos pocos metros sobre el sendero antes de cambiar la dirección y devolverse (¿será por curiosidad?).

La hembra lleva el barro que ha recogido hasta una cavidad en el suelo (v.g., una madriguera vieja de un roedor) o en la parte baja de un tocón y construye grupos de celdas de arcilla, cada una como de 2,5 cm de largo por 1,8 cm de ancho. Varias hembras trabajan, simultáneamente, en varias celdas de una misma cavidad. Un nido puede contener hasta treinta celdas. Una vez que ha construido la celda, la hembra la aprovisiona con más o menos 2 cc de una pasta de polen y néctar y pone un huevo, en forma de banano, en la superficie. Congruente con el estilo de vida de otras abejas que ponen mucho esfuerzo en la construcción de unas pocas celdas, el huevo es enorme —puede tener hasta 1,4 cm de largo y 2 mm de espesor. Luego la hembra sella la celda terminada con una cubierta de arcilla cuidadosamente labrada y no hay contacto entre la madre y la cría hasta que varios meses después emerge la nueva abeja. Ya que al parecer los adultos de *Eulaema*, al igual que otras abejas grandes, pueden vivir hasta un año, existe la posibilidad que haya mucha interacción entre la madre y la cría y varias de las abejas que, simultáneamente, construyen las celdas en un nido de *Eulaema meriana* pueden ser parientes cercanas.

Aunque el barro se recoja del suelo, el polen y el néctar se recogen de las flores en todos los niveles del bosque —desde *Calathea* de sólo 1 m de altura hasta en las copas de los árboles de 50 m, como *Lecythis costaricensis*. Aunque no existen pruebas directas, es muy probable que,

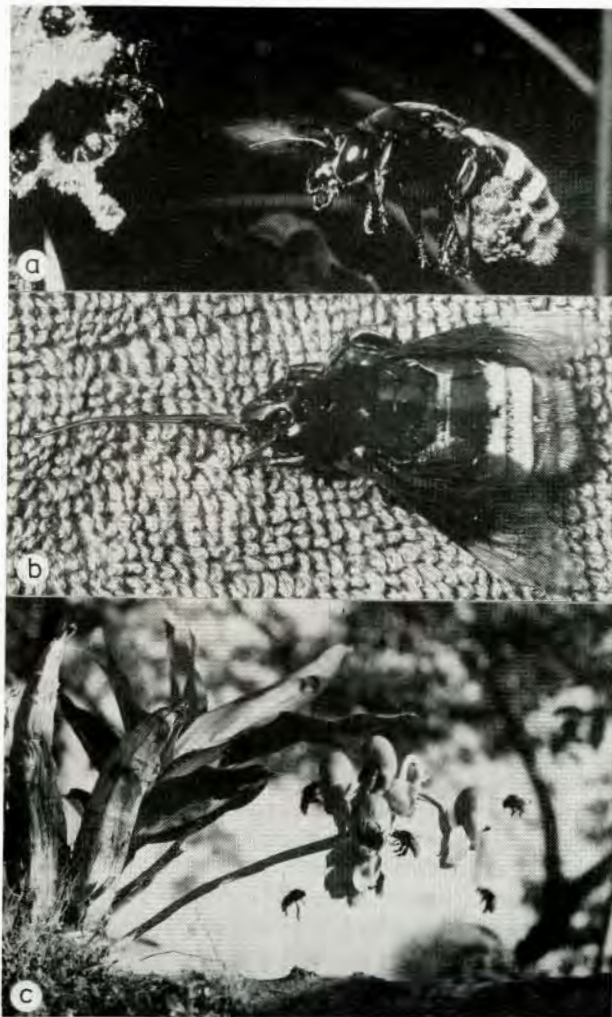


Fig. 11.27 *Eulaema meriana*. a) Enjambre de abejas hembras enfrente de un panal de *Crematogastes*, sacando resina para construir la colmena (note la parte cubierta de miel de ese nido). b) Machos con la lengua larga. c) *Eulaema polychroma* acercándose a la orquídea *Cateasetum maculatum* tal como lo hacen los machos de *E. meriana* en otras partes de Costa Rica. a) y b) Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos, D. H. Janzen).

al igual que otras abejas tropicales grandes, las hembras de *E. meriana* conocen bien la localización de muchas fuentes individuales de polen y de néctar que cada día producen una cantidad pequeña pero, regular de flores; efectivamente, las abejas las visitan en una ruta alimenticia muy parecida a los hilos de una tela de araña. Se ha observado que *E. meriana* toma el polen de *Blakea*, *Solanum*, *Cassia* y *Bixa* y probablemente lo recoja de muchos otros géneros de plantas. El néctar es recolectado cuando menos de *Calathea*, *Costus*, *Mandavilla* y *Centrosema* y probablemente muchas otras especies. Sin embargo, los registros sobre los hospederos del néctar se confunden ya que los machos tienen la misma apariencia que las hembras y visitan los mismos grupos de plantas cuando recogen néctar.

Los machos de *E. meriana* son mucho más famosos que las hembras. Junto con otras abejas euglosinas —*Euglossa*, *Exaerete*, *Eufresia* (*Euplusia* en la literatura antigua)— polinizan a un grupo de orquídeas neotropicales (v.g., *Catasetum*, *Aspasia*, *Cycnoches*, *Gongora*, *Houlletia*, *Notylia*, *Sobralia*), que visitan para obtener sustancias químicas que después terminan en las glándulas mandibulares (o por lo menos en sus formas un poco modificadas; N. Williams, com. pers.). Los machos, al igual que otros machos euglosinos, visitan a un subconjunto particular del total de orquídeas polinizadas por abejas; más aún, pueden ser atraídos por cierto subconjunto (cineol, acetato de bencilo, salicilato de metilo) de los productos químicos que, por lo general, atraen a las abejas de las orquídeas.

Sin el uso de alicientes químicos, (que atraen a *E. meriana* en cualquier bosque tropical y en cualquier época del año), se puede observar con mucha frecuencia a los machos de *E. meriana* con más frecuencia volando en una "danza" estereotipada en el sotobosque. Un macho vuela hasta un árbol y se agarra con sus mandíbulas (cómo hacen los machos cuando duermen de noche en las ramitas); mantiene las alas cerca del lado dorsal del cuerpo y en esta posición las zumba fuertemente varias veces y se deja caer del árbol y vuela en una figura en "ocho" de varios metros de lado a lado, en frente del árbol; luego vuela de regreso al árbol y repite el proceso. Esto puede repetirse por varias horas, pero la abeja, por lo general, no regresa al mismo árbol cada día. Generalmente, este comportamiento se observa en las horas a media mañana en el estrato inferior de los bosques tropicales (y es similar al observado en otras especies de *Eulaema*). A veces, más de una abeja efectúa la operación en un sólo día y sus rutas de vuelo pueden entrelazarse. Se cree que esta danza es parte del comportamiento de atracción de la hembra o un despliegue de apareo.

Cuando *E. meriana*, otra vez al igual que otras abejas (fig. 11.26c), visita una orquídea, raspa ávidamente alguna parte de su tejido con los tarsos frontales (y con los cepillos detrás de ellos). Luego retrocede y mientras revolotea, transfiere los fluidos desde la planta a unas ranuras en los tarsos posteriores. Conforme se repite este proceso la abeja se vuelve notablemente menos cautelosa y su vuelo es más embriagado; algunas abejas se vuelven tan desorientadas que temporalmente no pueden volar. Además, en sus numerosos (y progresivamente más erráticos) viajes hacia la flor, la abeja puede tener un polinio (un saco de polen) pegado a ella (en el tórax, en las patas, al frente de la cabeza o en otra parte). Más tarde, cuando visita otra flor, los polinios quedan aprisionados por el estigma de la orquídea. Los polinios de las diferentes especies de orquídeas polinizadas quedan depositados en diferentes partes del cuerpo de la abeja y en diferentes abejas. Por ejemplo, una orquídea *Catasetum* puede ser visitada por *E. meriana*, simultáneamente, por dos o tres especies de *Eulaema* y por cuatro o cinco especies de *Euglossa*, pero, por lo general, los polinios son depositados en sólo una o dos de estas

especies, debido a las diferencias de tamaño, de forma y de comportamiento en la flor.

Las abejas de las orquídeas se extienden desde donde el trópico de Cáncer cruza México hasta Sur América. *E. meriana* se extiende desde Guatemala a través de la mayor parte de Sur América tropical por debajo de los 1.500 m de altura. Es muy poco común en los bosques caducifolios y las pocas *E. meriana* capturadas con cebos químicos en los sitios muy secos, probablemente, sean transeúntes de amplia extensión o que vengan de las poblaciones locales asociadas con la vegetación ribereña perennifolia. En la mayoría de los bosques pluviales de las tierras bajas de Costa Rica, si se pone un conjunto de cebos químicos, pueden llegar de cinco a cincuenta individuos en el transcurso de una mañana.

Como podría esperarse de una gran abeja aposemática cuyas hembras tienen un aguijón muy doloroso para la autodefensa cuando son capturadas, hay una cantidad de imitadores de *E. meriana*.

E. meriana, *E. bombiformis* y *E. seabrai* forman un complejo de mimetismo mülleriano, con bastante variación local en el neotrópico y, las observaciones de "*E. meriana*" normalmente deberían ser atribuidas a estas tres a menos de que la abeja sea capturada y examinada por un entomólogo especializado en abejas. Las tres se encuentran en Costa Rica y todas tienen un aguijón eficaz (las hembras) y los machos por supuesto son miméticos batesianos de las hembras. Además, hay escarabajos y grandes moscas que son miméticos batesianos generales a muy específicos de *E. meriana* y de los otros miembros de su grupo mülleriano. También hay varias especies de *Eufresia* (antiguamente *Euplusia*) que también forman parte de este círculo mülleriano.

E. meriana es una de las cuatro abejas euglosinas que ha sido atraída con cebos químicos en la Isla del Caño en las inmediaciones de la costa del Parque Nacional Corcovado; sin embargo, ya que sólo un individuo llegó a los cebos; sospecho que pudo ser un transeúnte y que no formara parte de una población reproductora en la isla.

En los últimos veinte años, se han hecho muchos trabajos sobre las abejas euglosinas en Costa Rica y Panamá y también en América del Sur; en seguida, hay una lista de algunos de ellos, recientes o particularmente pertinentes, y sugiero que estos sean leídos y digeridos antes de que alguien planee realizar más investigaciones de campo con las abejas euglosinas.

Dodson, C. H.; Dressler, R. L.; Hills, H. G.; and Adams, R. M. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science* 164:1243-49.

Dressler, R. L. 1968. Pollination by euglossine bees. *Evolution* 22:202-10.

———. 1979. *Eulaema bombiformis*, *E. meriana*, and Müllerian mimicry in related species (Hymenoptera: Apidae). *Biotropica* 11:114-51.

Janzen, D. H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171:203-5.

- . 1981a. Bee arrival at two Costa Rican female *Catsetum* orchid inflorescences, and a hypothesis on euglossine population structure. *Oikos* 36:177–83.
- . 1981b. Reduction in euglossine bee species richness on a Costa Rican offshore island. *Biotropica* 13:238–40.
- Janzen, D. H.; DeVries, P. J.; Higgins, M. L.; and Kimsey, L. S. 1981. Seasonal and site variation in Costa Rican euglossine bees at chemical baits in a deciduous forest and an evergreen forest. *Ecology* 63:66–74.
- Williams, N. H. 1978. A preliminary bibliography on euglossine bees and their relationships with orchids and other plants. *Selbyana* 2:345–55.

Eulissus chalybaeus
(Abejón Culebra, Green Rove Beetle)

D. H. Janzen

La familia Staphylinidae incluye escarabajos depredadores (y carroñeros). Es grande y cosmopolita de élitros pequeños (alas anteriores), cuerpos alargados y flexibles y movimientos rápidos y sinuosos; como las serpientes, los adultos pueden moverse rápidamente a través de un sustrato enmarañado de basura, de frutas en descomposición y de otros materiales semisólidos en busca de presas de pequeños insectos. El excremento de los grandes animales es un hábitat rico en insectos y las boñigas de las vacas y los caballos no son ninguna excepción. Los estafilínidos son bastante comunes en este microhábitat. El más conspicuo, en Guanacaste, es *Eulyssus chalybaeus* (fig. 11.28). Este estafilínido verde metálico brillante, de cerca de 2 cm de largo, es un insecto favorito muy admirado entre los colectores.

En el Parque Nacional Santa Rosa, parece que en pocos minutos cae del cielo uno de estos abejones verdes en una boñiga fresca de caballo (durante el día o la noche).

Si se ponen cuatro boñigas de caballo sobre trampas ligeramente cubiertas en un sitio boscoso en un área de unos cuantos metros cuadrados, cada noche llegarán a ella de cinco a quince individuos de *E. chalybaeus*. Al llegar, el abejón dobla sus largas alas debajo de sus cortos élitros y dirige el curso por entre las boñigas individuales. Ahí, espera la llegada de los escarabajos boñigueros (Scarabaeidae) que llegan al poco rato. En Santa Rosa, las principales presas durante la noche son *Dichotomius yucatanus*, *Ontophagus championi* y *Canthidium centralis*. La manera general de atacar a la presa es moviéndose por debajo del escarabajo y agarrándolo en la base de una pata o en el tegumento suave entre los escleritos de la cabeza y el tórax. El estafilínido se abre camino masticando al escarabajo y consume sus partes suaves internas. Si el escarabajo es recién emergido (juvenil) con escleritos suaves, el estafilínido lo mata mucho más rápido que si es un escarabajo más viejo y duro. No hay ningún indicio de que *E. chalybaeus* siga a los escarabidos adentro de sus madrigueras.

En Santa Rosa y probablemente en otros lugares en Guanacaste, los abejones rueda cacas son bastante estacionales y en gran medida desaparecen del hábitat entre julio y diciembre, dependiendo de la especie. Sin embargo, hay ejemplares de *E. chalybaeus* en la boñiga fresca del ganado durante todo el año, y su cantidad aumenta con la llegada de las lluvias (y de los abejones rueda caca). Parece que la mayor oportunidad de los escarabidos de ser comidos por un estafilínido es hacia el comienzo y al final de la temporada de los escarabidos cuando es más grande la proporción de depredadores por presa. Durante la densidad pico, puede haber hasta mil en una boñiga y sólo de uno a siete estafilínidos; un *E. chalybaeus* probablemente consuma de uno a cuatro escarabidos de tamaño mediano por noche.

Este abejón también se puede encontrar en la carroña y en otros sitios ricos en insectos y, sin duda, consume otras presas, además de los rueda cacas adultos. En el bosque

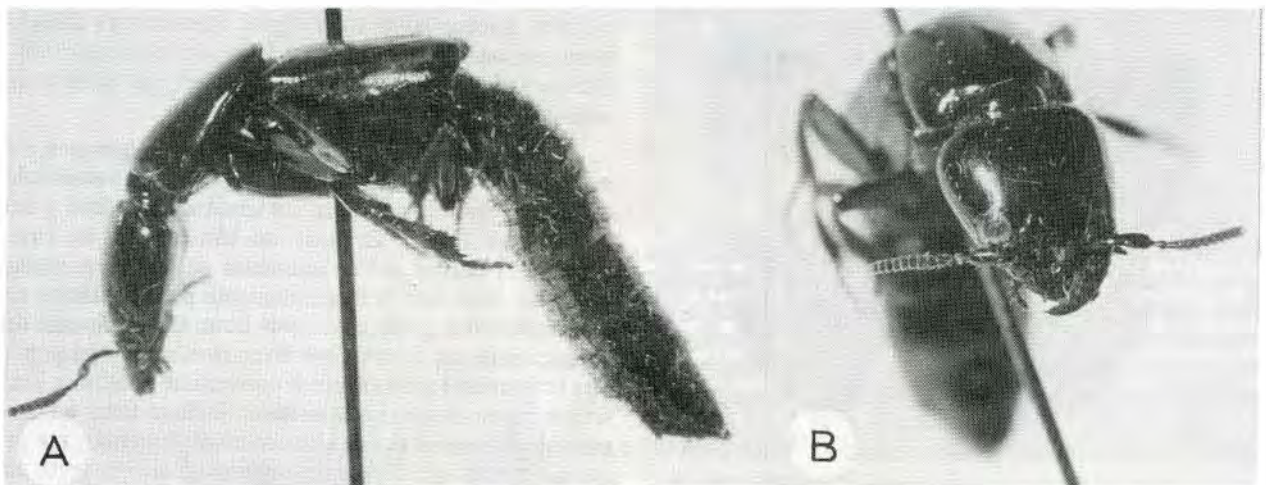


Fig. 11.28 a) Vista lateral de un adulto *Eulissus chalybaeus*. b) Vista frontal de a). Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica (fotos, D. H. Janzen).

pluvial de Corcovado, una especie diferente de estafilínido de grandes manchas pardas parece que representa la misma amenaza para los escarabajos boñigueros que *E. chalybaeus*, en Guanacaste.

Euptychia hermes (Ninfa Café de Zacate, Grass Nymph)

P. J. DeVries

Según la literatura, esta "especie" (fig. 11.29) se extiende desde el noreste de Estados Unidos, hasta Centro y Sur América. En Costa Rica se encuentra desde el nivel del mar hasta cerca de 1800 m de altura en las vertientes del Atlántico y del Pacífico y es la mariposa satírida más común. El término "especie" está entre comillas porque parece que hay una cantidad de taxones implicados aquí. L. D. Miller (com. pers.) me informa que ésta representa una gran cantidad de géneros y especies. Como regla general, hay dos fenotipos distintos en un hábitat dado y uno de ellos es notablemente menos común. En los hábitats de las grandes alturas como en el Volcán Santa María (en Guanacaste) y en las faldas del Volcán Poás (Alajuela) y el Volcán Barba (Heredia), puede haber más de dos fenotipos.

Los adultos son pequeños (con una envergadura de 25 a 35 mm), de color pardo opaco con una fila de ocelos pequeños en el margen exterior de las alas posteriores. Esta fila de ocelos es lo que normalmente se utiliza para distinguir la "especie".

Las plantas hospederas son de varias especies de zacates (Gramineae). Los huevos son depositados, individualmente, en la planta hospedera. El sitio de la oviposición puede ser una roca, una hoja muerta o el suelo cerca de la planta hospedera. A veces, la hembra que va a poner huevos localiza una planta hospedera aterrizando sobre ella y después sobrevolándola y "bombardeando" el huevo

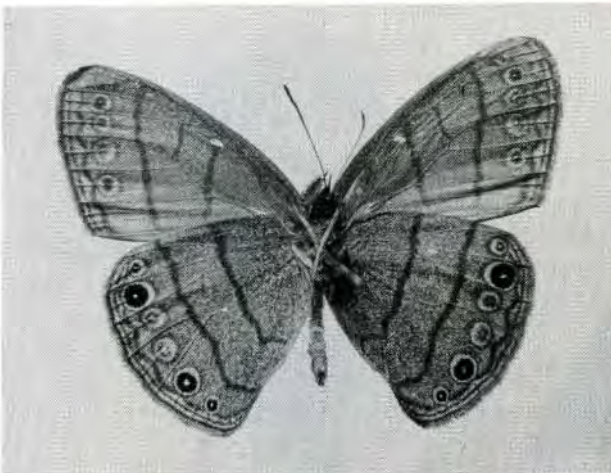


Fig. 11.29 *Euptychia hermes*, lado inferior. Costa Rica (foto, P. J. DeVries).

desde el aire a la tierra (M. Singer, com. pers.). Las larvas son verde claro, con una pequeña cola bifurcada y una cápsula cefálica verrugosa redonda y verde. Son alimentadoras nocturnas y extremadamente difíciles de encontrar durante el día.

Los adultos se encuentran en las áreas alteradas de zacates como potreros, en áreas de crecimiento secundario y en los claros de los bosques. Un estudio (Emmel 1968) muestra que la población tiende a ser sedentaria durante la estación seca en Guanacaste. Además del estudio superficial de Emmel, no hay otras publicaciones, que yo sepa, sobre la biología de los adultos de cualquier euptiquino neotropical. Los adultos son atacados por ácaros orobátidos durante la estación seca en Guanacaste (Emmel 1968). Encuentro que los pequeños grupos de *E. hermes* y de otros satíridos que se congregan en el lecho de los ríos durante la estación seca en el Parque Nacional Santa Rosa tienden a estar fuertemente infestados con estos ácaros. No hay ninguna información sobre el efecto que éstos tienen sobre *E. hermes* o sobre cualquier otro satírido. Los adultos de *E. hermes* no se alimentan de flores, sino de frutas en descomposición, de excremento, de la savia de las heridas de los árboles y de hongos.

Emmel, T. C. 1968. The population biology of the Neotropical satyrid butterfly, *Euptychia hermes*. 1. Interpopulation movement, ecology, and population sizes in lowland Costa Rica (dry season, 1966). *J. Res. Lep.* 7:153-65.

Eutrombicula (Coloradillas, Chiggers)

C. L. Hogue

Las coloradillas (fig. 11.30) son el tema de muchas conversaciones entre aquellas personas que se han aventurado entre los matorrales, los breñales y las márgenes de los bosques de crecimiento secundario en el trópico húmedo. Estos pequeños ácaros (con una longitud menor a 1 mm) pueden adherirse a la piel humana para alimentarse, causando lesiones con picazón persistente que se inflaman y provocan episodios de comezón, aun en los individuos más estoicos.

Solo la etapa larval de este ácaro es la que pica. En su ciclo de vida normal la larva se pega a un vertebrado (rara vez invertebrado) para alimentarse de la linfa y del tejido proteolizado. Después de alimentarse, en cuyo proceso el cuerpo puede aumentar su volumen varias veces, se deja caer permanentemente para continuar su desarrollo como un ácaro de vida libre, alimentándose de los huevos de los insectos que viven en el suelo y pasar por otra etapa ninfa activa antes de convertirse en adulto. Esta secuencia en el desarrollo también incluye fases adicionales de reposo, en donde el ácaro no se alimenta y por un tiempo permanece dentro del tegumento suelto, pero, no desprendido de la etapa de actividad previa.



Fig. 11.30 *Eutrombicula* "picaduras" en el pie de un turista. Sires, Parque Nacional de Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (foto, D. H. Janzen).

Los ácaros adultos son bastante grandes, con frecuencia rojo brillante y densamente cubiertos con pelos plumados o setas. Por lo general, se encuentran por debajo de la superficie del suelo, en grietas, madrigueras, hojarasca y humus o en la madera y troncos en descomposición, donde activamente buscan y devoran el contenido de otros ácaros e insectos, así como sus huevos. La reproducción es bisexual; para efectuar la inseminación, los machos depositan espermátforos (paquetes de esperma) en el sustrato y las hembras los recogen por medio de ventosas genitales.

La coloradilla puede reconocerse tanto por su apariencia como por su tendencia al ectoparasitismo. Como es común en las larvas de los ácaros, ésta tiene solo seis patas en lugar de las ocho que poseen las etapas posteriores y a menudo son rojo brillante, anaranjadas, amarillas o aún blancas. Microscópicamente se puede ver su cuerpo liso y esférico con setas plumosas espaciadas. Un par de setas especializadas o sensores se encuentran en medio de una única placa dorsal rectangular (*scutum*) y son alargados y

en forma de flagelo o expandidos y marcadamente clavi-formes. Las partes bucales consisten en un par de quelí-ceros gruesos y un par de palpos que, juntos dan a la parte anterior la apariencia de una cabeza.

Durante la alimentación, los quelíceros perforan la piel y la saliva es inyectada a través de la herida. La coloradilla chupa el líquido de la linfa y del tejido semidigerido y entonces inyecta más saliva, repitiendo el proceso varias veces. El tejido hospedero reacciona produciendo un núcleo en forma de tubo que continúa reaccionando con la saliva. La persistencia de este núcleo llamado estilo soma, es lo que causa la picazón molesta que dura por varios días y aún semanas, después de que la coloradilla se ha caído. Contrario a la creencia popular, la coloradilla no penetra la piel humana; solamente inserta la punta de las partes bucales.

Las coloradillas constituyen una familia de ácaros, Trombiculidae, que contiene cerca de dos mil especies en todo el mundo y son únicamente unas pocas especies que, aparentemente, parasitan a los reptiles y que causan una gran cantidad de reacciones alérgicas cuando accidentalmente se adhieren a la piel humana. Parece que es la incompatibilidad entre las enzimas salivales de la coloradilla y la constitución química del tejido humano lo que provoca la respuesta violenta. Las coloradillas de los roedores o aquellas que normalmente se encuentran en otros mamíferos, por lo general, causan poca o ninguna reacción cuando accidentalmente pican al hombre.

En Costa Rica hay tres coloradillas de las lagartijas pertenecientes al género *Eutrombicula* que son las más conspicuas por sus ataques a los humanos: *E. batatas*, *E. goeldii* y *E. alfreddugesi*. Hay numerosas especies en otros veinte géneros o más que rara o ninguna vez atacan a *Homo sapiens*. En este país, no se conocen coloradillas que transmitan enfermedades humanas pero, en ciertas partes de Asia y en la región del Pacífico son responsables de un raquitismo comúnmente conocido como "tifus de charral" o "fiebre tsutsugamushi".

La mejor protección contra las coloradillas es usar ropa bien ajustada en la cintura y metida dentro de las botas. A las coloradillas les gusta apretujarse en lugares calientes y estrechos y por eso es que, a menudo, se encuentran adheridos en los "brassieres" o en los cinturones y alrededor de los genitales. Cuando se está en territorio de coloradillas es una buena idea examinarse con cuidado al final del día, ducharse si es posible y quitarse cualquier ácaro que se haya encontrado. Los piquetes nuevos se deberían esterilizar con alcohol y así probablemente no causen ninguna reacción. Las lesiones que tienen varios días no deberían rascarse; la picazón y la inflamación pueden aliviarse con ungüentos para piquetes (especialmente los que contengan un anestésico que actúe tópicamente).

Los repelentes para mosquitos tienen poco efecto contra las coloradillas. El método comprobado de esparcir flor de azufre en las botas y en las piernas del pantalón aún parece ser el más eficaz para impedir sus ataques.

A estos ácaros en Costa Rica, generalmente, se les llama colorados o coloradillas debido a su color. Otros

nombres comunes en América Latina son isangos (Perú), “bêtes rouge” (Cayena) y “mocuims” (Brasil).

La coloradilla (“chigger” en inglés), no debe confundirse con otro infame ectoparásito humano del trópico, la nigua o “chigoe”. Esta última (también llamado “jigger”) es una especie de nigua (*Tunga penetrans*) que, por lo general, se introduce debajo o alrededor de las uñas de los pies.

Brennan, J. M., and Yunker, C. E. 1966. The chiggers of Panama (Acarina: Trombiculidae). In *Ectoparasites of Panama*, ed. R. L. Wenzel and V. J. Tipton, pp. 221–66. Chicago: Field Museum of Natural History.

Johnston, D. E., and Wacker, R. R. 1967. Observations on postembryonic development in *Eutrombicula splendens* (Acariformes). *J. Med. Ent.* 4:306–10.

Michener, C. D. 1946. Observations on the habits and life history of a chigger mite, *Eutrombicula batatas* (Acarina, Trombiculinae). *Ann. Ent. Soc. Am.* 39:101–18.

Sasa, M. 1961. Biology of chiggers. *Ann. Rev. Ent.* 6:221–44.

***Fidicina mannifera* (Chicharra, Sundown Cicada)**

A. M. Young

Las chicharras (fig. 11.31) son insectos hemimetábolos (Homoptera: Cicadidae) de cuerpo robusto (12 a 40 mm de longitud) que se encuentran tanto en las regiones templadas como en las tropicales. Una etapa ninfal subterránea chupa los jugos del xilema (Cheung y Marshall 1973) de las raicillas de las plantas leñosas y herbáceas y pasa por varios estadios durante un período de varios años; la longitud del desarrollo depende de la especie, de la localidad y de una multitud de factores ecológicos. La ninfa madura cava un túnel hasta la superficie del suelo para pasar por su última muda. De un mismo lugar, emergen pocos o muchos individuos de una especie y, estos sitios de emergencia están marcados por las exuvias desechadas en el suelo o pegadas en las plantas. La emergencia de los adultos, por lo general, ocurre durante los momentos más frescos del día o durante la noche. Los adultos son de vida corta, durando desde unas pocas semanas a unos pocos meses, aunque se carece de datos exactos para la mayoría de las especies. Las chicharras adultas chupan los jugos de las plantas y los machos cantan sincronizadamente en grupos o como individuos aislados. Los biólogos creen que el canto funciona como un mecanismo de cortejo. Las regiones del trópico tienen más especies de chicharras que las áreas equivalentes en las zonas templadas. Por ejemplo, aunque Costa Rica sólo tiene un área similar a la de Virginia del Oeste, contiene un número mayor de especies de chicharras que todas las que se encuentran en los Estados Unidos al oeste del Río Mississippi. Aunque, nuestra comprensión de esta diver-

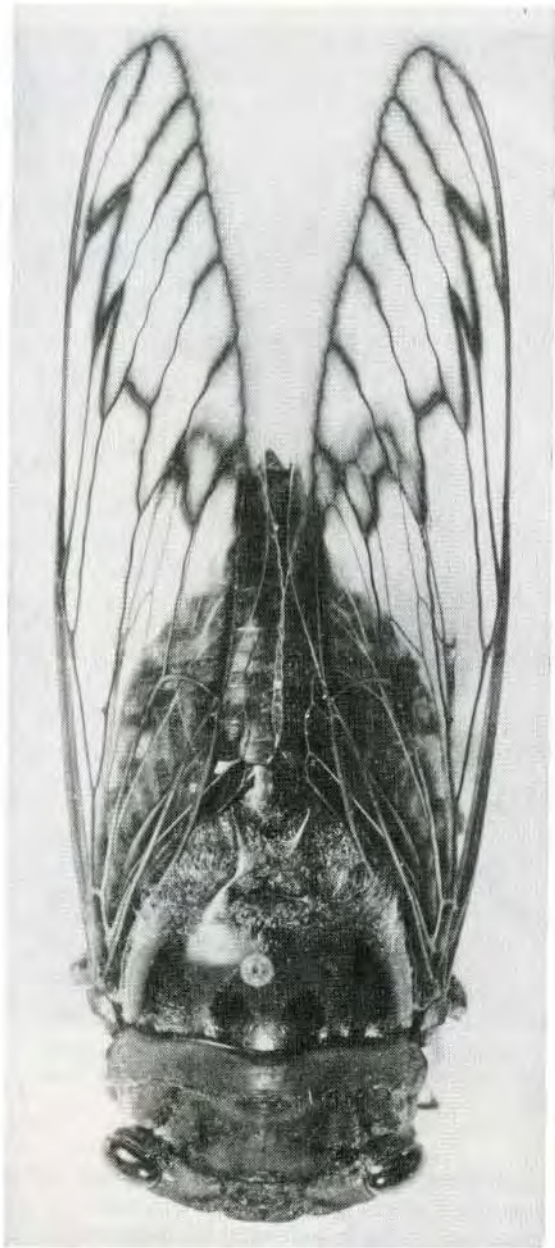


Fig. 11.31 *Fidicina mannifera*, adulto. Costa Rica (foto, A. M. Young)

sidad de chicharras es bastante elemental, hay estudios recientes en Costa Rica que indican que la división espacial y temporal del ambiente son factores clave (Young 1980, y datos inéditos). Por ejemplo, en la zona de los bosques tropicales pluviales en las tierras bajas al noreste de Costa Rica, algunas chicharras emergen en los hábitats de crecimiento secundario, en donde algunas especies tienen su emergencia pico en la breve estación seca, mientras que otras tienen su abundancia máxima durante la estación lluviosa más larga. No han sido estudiados los mecanismos responsables de sincronizar las emergencias estacionales de las chicharras tropicales, aunque, proba-

blemente, los efectos fisiológicos de humedad y temperatura de las ninfas estén relacionados. Las chicharras ponen masas de huevos blancos y oblongos sobre las ramas vivas o muertas y en las frondas de las palmeras (en algunas especies tropicales). Aunque, los adultos son activos en el dosel del bosque o cerca de él, en muchas especies tropicales la oviposición se lleva a cabo en el sotobosque. Al eclosionar, las ninfas se dejan caer al suelo y se entierran. En Costa Rica, todas las especies emergen cada año o sea, son especies anuales y ninguna es periódica. Este patrón puede aplicarse a otras regiones tropicales pero, no existen estudios que abarquen grandes extensiones. Por lo tanto, la estructura de la población de chicharras tropicales se caracteriza por la presencia de varias generaciones de ninfas de una especie determinada que se traslapan en una misma localidad. Se conoce muy poco acerca de la historia natural de las ninfas de las chicharras. En los estudios hechos en Costa Rica, a menudo se encontró muchos caparzones de ninfas debajo de los ejemplares de ciertas especies de árboles, pero no así debajo de otras especies adyacentes o cercanas (Young 1980). Estos patrones de ubicación espacial, probablemente, reflejen los sitios de alimentación de las ninfas.

La mayoría de las chicharras en Costa Rica son activas en el dosel del bosque y, por lo tanto, son difíciles de observar, aunque son fáciles de oír. Una excepción es *Fidicina mannifera* (Fabricius), que es activa en la parte inferior de los árboles del bosque primario. Esta gran chicharra parda (35 mm de largo, 1.3 g de peso seco) (fig. 11.31) de amplia distribución, a menudo se observa posada en los troncos de los grandes árboles del bosque, por lo general a 2 ó 3 m del suelo o más alto, en los bosques de las tierras bajas y en las colinas por debajo de los 300 m de altura. Aunque, comparte su gran tamaño corporal con otras dos chicharras costarricense, *Majeorona bovilla* Distant y *Quesada gigas* (Olivier), *F. mannifera* se diferencia fácilmente de estas especies por las siguientes características: por tener un cuerpo fuerte y velludo, por su color pardo difuso en varias de las celdas de las alas, por posarse a cantar relativamente bajo en los troncos de los árboles y por cantar principalmente al oscurecer y al amanecer. En los bosques tropicales muy húmedos de las tierras bajas, como en finca La Selva y en Llorona, en el Parque Nacional Corcovado, se escucha a los machos de esta gran chicharra, por lo general, entre las 1745 y las 1815 horas y permanecen callados el resto del día. En los parches del bosque caducifolio primario, como en Barranca y en el Parque Nacional Santa Rosa, el sonido se oye intermitentemente durante todo el día. De los trece géneros y las veinte y tantas especies de chicharras conocidas que se encuentran en Costa Rica (Distant 1881; Young 1972, 1973, 1974, 1975, 1976, en prep; T. E. Moore, com. pers.), *F. mannifera* es única por cantar en algunas localidades sólo en la madrugada y al anoecer. El canto es un zumbido ruidoso de tonos bajos con un patrón de intensidad similar a una sirena. El macho, por lo general, canta sólo una vez en un mismo árbol, volando a muchos árboles vecinos, y se les escucha en la misma área durante varias

noches seguidas. En Costa Rica, *F. mannifera* se encuentra tanto en las laderas orientales y occidentales de la Cordillera Central como en las tierras bajas de las costas (Young 1976; obs. pers.); esta chicharra se ve limitada por la disponibilidad de los bosques primarios.

Los censos de campo sobre los cascarones descartados de las ninfas de *F. mannifera* en el bosque de Finca La Selva, indican que esta chicharra emerge durante la mayor parte del año, con una pequeña baja en noviembre y diciembre. Los cascarones ninfales de *F. mannifera*, grandes y brillantes, y de color pardo chocolate, a menudo se encuentran colgando por debajo de las hojas de los arbustos del sotobosque, debajo de los grandes ejemplares de *Pentaclethra macroloba* (Willd) Ktze. (Leguminosae) en Finca La Selva y cerca de ejemplares de los géneros aliados en otras regiones. La fluctuación típica, en el número de cascarones recogidos debajo de un *P. macroloba* en el transcurso de un año, es de uno a cuarenta y siete, basado en una muestra de veinte árboles revisados durante cuatro años (Young, en prep.) No existe explicación alguna acerca de la presunta asociación de la chicharra con esta especie de árbol. Debajo de estos mismos árboles se encuentran cascarones desechados en diferentes años, mientras que debajo de otros ejemplares en las mismas áreas pueden estar ausentes.

Cheung, W. W. K., and Marshall, A. T. 1973. Water and ion regulation in cicadas in relation to xylem feeding. *J. Insect Physiol.* 19:1801-16.

Distant, W. L. 1881. Family Cicadidae. *Biol. Centr.-Am.* 48:16.

Young, A. M. 1972. Cicada ecology in a Costa Rican tropical rain forest. *Biotropica* 4:152-59.

———. 1973. Cicada populations on palms in tropical rain forest. *Principes* 17:3-9.

———. 1974. The population biology of Neotropical cicadas. 3. Behavioral natural history of *Pacarina* in Costa Rican grasslands. *Ent. News.* 85:239-56.

———. 1975. The population biology of Neotropical cicadas. 1. Emergences of *Procollina* and *Carineta* in a mountain forest. *Biotropica* 7:248-58.

———. 1976. Notes on the faunistic complexity of cicadas (Homoptera: Cicadidae) in northern Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 24:267-79.

———. 1980. Habitat and seasonal relationships of some cicadas (Homoptera: Cicadidae) in central Costa Rica. *Am. Midl. Nat.* 103:155-66.

Fulgora laternaria (Machaca, Peanut-head Bug, Lantern Fly).

D. H. Janzen y C. L. Hogue

Este homóptero grande (fig. 11.32) es uno de los insectos silvestres mejor conocidos en América Central y en el norte de América del Sur debido a la creencia popular que si una joven es picada por una machaca debe acostarse

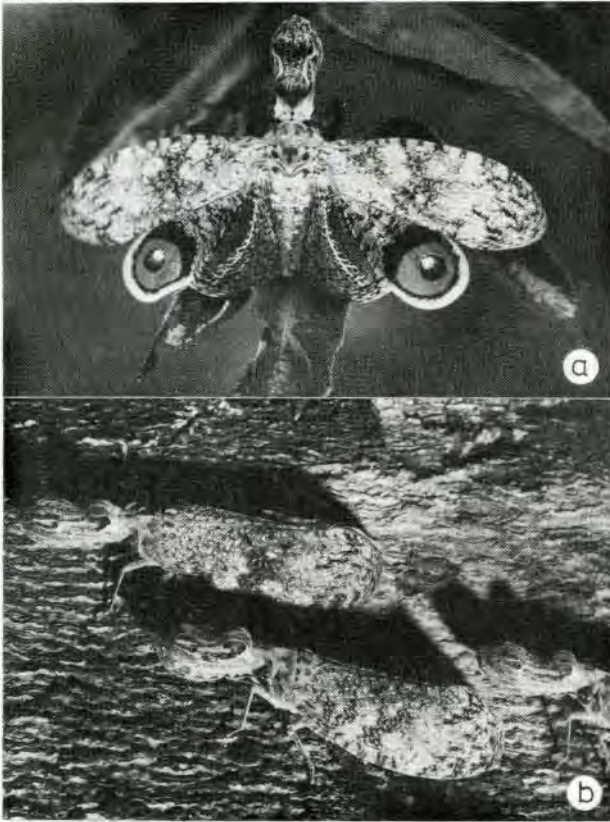


Fig. 11.32 *Fulgora laternaria*. a) Adulto oculto en las hojas enseñando sus manchas oculares después de ser molestado (13 cm con las alas abiertas). b) Tres adultos descansando en posición normal en un tronco de *Hymenaea courbaril*. Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica, diciembre de 1979 (fotos, D. H. Janzen).

con su novio en las próximas veinticuatro horas, so pena de morir. La machaca se menciona en casi todos los libros de texto como representativa de Fulgoridae y como un insecto tropical típico, aunque ambas teorías son falsas. De hecho, las machacas son grandes homópteros fulgóridos inofensivos. Se extienden desde las tierras bajas centrales y tropicales de México hasta bien adentro en América del Sur. También son famosas entre los entomólogos por el cuento de origen suramericano de que la protuberancia del frente es luminiscente en la oscuridad (Meriam, M. S. 1705. *Metamorphosis Insectorum Surinamensis*). Janzen las ha mantenido vivas durante la noche y el día, al igual que otros, y no ha visto ninguna insinuación de luminiscencia. Por otro lado, si la disposición de las manchas oculares encontradas en las alas de las mariposas, palomillas, en otros insectos y en las alas posteriores de la machaca sirven para asustar o prevenir a los pequeños depredadores vertebrados, como parece razonable, aunque esté pobremente documentado, la semejanza de la machaca con una cabeza de lagartija (ver Anónimo 1933) probablemente tenga la misma función. Alternativamente, puede hacer que el insecto se asemeje a un pájaro, a las lagartijas pequeñas o a otro depredador que no trataría de comerse a una lagartija (por cualquier razón).

Los nombres comunes dados a este verdadero insecto reflejan estas ideas: mariposa caimán, cigarra víbora, chicharra machaca (quechua), “Jequití-rana-boia” (Brasil, como un lagarto), “alligator-headed bug” (inglés, insecto con cabeza de caimán) y así sucesivamente. La especie fue correctamente nombrada *Laternaria* (latinizado del alemán para linterna, pero, a menudo, se escribe *lanternaria*), *phosphorea*, *candelaria*, *lampetis* y *lucifera*. Algunos de estos nombres, en realidad, representan especies valederas. El género contiene a varias especies difíciles de separar. La literatura indica que por lo menos dos están representadas en Costa Rica.

Las machacas adultas protegen de los depredadores vertebrados de varias maneras. Primero, casi siempre se las encuentra posadas en las grandes ramas y troncos orientados a lo largo del tallo. Sus alas manchadas de gris, casi blancas, armonizan perfectamente con la corteza de la planta en la que casi siempre se encuentran; de los casi cien adultos encontrados en los últimos cinco años en el Parque Nacional Santa Rosa, sólo dos no estaban posados en los troncos de *Hymenaea courbaril* o guapinol. Por lo general, esta coloración no se puede ver en los ejemplares de museo, ya que su color se debe a una capa superficial cerosa que se hace líquida en los hornos de secado, en presencia de paradiclóro benceno y con la edad. Segundo, si se observa al insecto de cerca, tiene semejanza con un vertebrado, como se mencionó anteriormente. Tercero, si se le molesta constantemente, una machaca puede salir volando y en el mismo instante soltar un olor fétido que huele muy parecido al de un zorrillo hediondo. Entonces vuela una corta distancia y se establece en otro tronco y si todavía se le persigue, sube por el tronco fuera del alcance de sus perseguidores. Si se le atrapa o se le tira al suelo, estira totalmente sus alas, exhibiendo dos enormes ojos en las alas posteriores. Estas manchas oculares sobre un fondo manchado amarillo o pardo recuerdan las grandes manchas oculares en el lado ventral de la mariposa *Caligo*. Finalmente, una machaca molestada puede traquetear o tamborilear la cabeza contra el tronco del árbol (P. J. DeVries, com. pers.).

En el Parque Nacional Santa Rosa, los adultos son más abundantes en noviembre y diciembre (al final de la época lluviosa), en junio (al comienzo de la época lluviosa) y en julio. Si se coloca una luz negra en una arboleda de guapinol (en noviembre), probablemente atraerá a varios machos y hembras que ocasionalmente aparecen en las luces incandescentes y fluorescentes.

Nunca se han encontrado ninfas en Costa Rica, pero Janzen cree que se alimentan en los árboles de *H. courbaril*, probablemente muy alto en el dosel o de las raíces bajo la superficie del suelo. (ver Hagmann, Bol. Mus. Nac. Río de Janeiro 4:1 sobre los individuos inmaduros en Brasil). La proboscis del adulto es de 15 a 20 mm de largo, sugiriendo que penetra la profunda corteza de un árbol, probablemente guapinol. Sin embargo, *F. laternaria* también se encuentra en los bosques pluviales del Caribe en Costa Rica (v.g., Finca La Selva) y en esta parte de Costa Rica no hay ninguna población natural de *H. courbaril*.

[Anonymous.] 1933. The alligator-like head and thorax of the tropical American *Laternaria laternaria*, L. (Fulgoridae, Homoptera). *Ent. Soc. London, Proc.* 7:68–70.

***Haemagogus* y otros mosquitos**

(Zancudos, Blue Devils)

C. L. Hogue

De todas las familias de insectos tropicales, la de los zancudos (Culicidae) es la que mejor se conoce, debido a su importancia médica; los zancudos actúan como vectores biológicos de diversas aflicciones humanas transmitidas por artrópodos, incluyendo a las enfermedades más conocidas (malaria) y virulentas (fiebre amarilla) del mundo.

Todas las especies necesitan hábitats de aguas estancadas (o a lo máximo, de poco movimiento) para el desarrollo de las larvas y de las pupas, cuya variedad ha contribuido a la evolución de una fauna mundial de unas tres mil especies, el 30% de las cuales viven en el Neotrópico. En Costa Rica, es probable que hayan más de doscientas especies. La variedad más grande utiliza los llamados hábitats de recipientes, eso es, los pequeños reservorios aéreos, como las acumulaciones de agua de lluvia en las axilas de las hojas de las bromelias, en las brácteas florales de *Heliconia*, en los huecos de los árboles en descomposición y en los tocones de los bambúes. Estas aguas que a menudo, son ricas en solutos orgánicos disueltos, contrastan con los hábitats acuáticos del suelo más familiares, pero de menor diversidad, como en los estanques, pantanos, márgenes de lagos y arroyos, y tremedales.

Algunos de los zancudos quizás más conspicuos, que se encuentren en Costa Rica, son los siguientes:

ZANCUDOS DE LA MALARIA (*ANOPHELES*)

A través de la historia, la malaria ha sido un problema de salud en Costa Rica al igual que en otras partes de América Latina. Pero, afortunadamente, como resultado de los intensivos programas de control de vectores y del uso de drogas contra la malaria, la enfermedad es ahora sólo un acontecimiento local y esporádico, principalmente en las áreas costeras.

Aunque en el país hay como una docena de especies de *Anopheles*, varias de las que pican al hombre y son capaces de transmitir la malaria, *A. albimanus* es el vector primario y el más común. Es una especie de las tierras bajas y de la costa, que se cría en diversos hábitats acuáticos del suelo, generalmente a lo largo de las márgenes de los arroyos y las zanjas de desagüe con bastante vegetación y en los estanques y pantanos. Muestra una indudable preferencia por los lugares totalmente asoleados así como por las aguas que contengan un abundante crecimiento de algas filamentosas.

Las larvas de todos los *Anopheles* se distinguen fácilmente de las de los otros zancudos por la postura en descanso, donde el cuerpo se encuentra paralelo a la superficie del agua (sostenido por grupos esteliformes dorsales de pelos aplastados que se esparcen por tensión superficial y fijan el cuerpo a la película). La larva se alimenta en esta posición, justo por debajo de la superficie, rotando la cabeza 180 y operando dorsalmente los cepillos bucales. Los adultos también muestran una posición típica durante la alimentación: cuando pica, la hembra sostiene el cuerpo en un ángulo muy agudo en relación con la piel (“se para de cabeza”). Las hembras de otros géneros mantienen el eje principal del cuerpo casi paralelo al sustrato al chupar la sangre.

ZANCUDOS COMUNES (*CULEX Y AEADES*)

La mayoría de los zancudos que se encuentran en Costa Rica pertenecen a estos géneros cosmopolitas. Hay más de noventa especies con hábitos de reproducción y picadura muy variados y generalmente se distribuyen por todo el país.

Culex quinquefasciatus (zancudo casero del sur) es la plaga urbana dominante en el Valle Central (¡cuando menos uno en cada cuarto de hotel!). Aquí, se cría en toda clase de acumulaciones acuáticas (por lo general muy contaminadas) desde los pequeños recipientes artificiales (latas, barriles, un desagüe tapado) hasta el agua a nivel de tierra (zanjas, las huellas de caballos y vacas y los lodazales de los corrales). *C. nigripalpus* se asemeja a la especie anterior, pero es más común en condiciones silvestres en las llanuras costeras. También es más propenso a picar durante el día que *C. quinquefasciatus*, que normalmente se alimenta de noche.

Otra especie de la costa es *Aedes taeniorhynchus* (zancudo negro del estero), un zancudo muy diseminado y decididamente antropofílico que se encuentra tanto en el litoral del Pacífico (desde California hasta Perú) como en el Atlántico (de Massachusetts a Brasil). Está adaptado a las aguas salobres, criándose en las charcas temporales en los manglares y esteros y puede desarrollar poblaciones muy grandes, haciendo estos lugares extremadamente inhóspitos. Las hembras pican en cualquier momento del día, especialmente al comenzar la noche después de oscurecer y pueden atacar en masa. Este es un pequeño zancudo negro con una distinguible banda clara en el medio de la proboscis.

Aquellas personas que deben permanecer algún tiempo en los sitios donde éste y otros mosquitos son numerosos, deben tratar de evitar sus piquetes. La ropa semipesada proporciona la mayor protección (camisas de manga larga y pantalones flojos), pero los repelentes ayudan, si se aplican con regularidad (más o menos cada hora) en la piel expuesta y también en la ropa (especialmente donde la tela se puede juntar de forma apretada sobre la piel al sentarse o ponerse de cuclillas—en los codos, la parte de atrás de las piernas, y en el extremo posterior). Un mosquitero es una necesidad cuando estas

plagas están presentes constantemente y en las áreas donde se sabe que hay malaria. También uno debería emplear religiosamente las drogas profilácticas en estas circunstancias.

ZANCUDOS AZULES (*HAEMAGOGUS*)

Los biólogos que tratan de permanecer inmóviles y callados mientras realizan trabajos de campo en el territorio de *Haemagogus* le han dado a estos zancudos diurnos del bosque, de color azul acero, el apodo irrisorio de "diablos azules"; son fuertemente atraídos por el hombre e indomables en sus ataques durante los que emiten un gemido irritante y agudo. Por lo general, sus picaduras también son dolorosas y con efectos posteriores duraderos.

Los zancudos *Haemagogus* se caracterizan estructuralmente por tener una vestidura corporal de escamas anchas y planas de color metálico iridiscente (que reflejan los colores azul, violeta, dorado, bronce, etc.) y por la casi total ausencia de setas torácicas. Los sitios de crianza consisten en huecos en árboles y tocones de bambú o en sus internudos rotos, aunque los juveniles, a menudo, se encuentran en otros recipientes vegetales como las bromelias y las frutas caídas. Estas especies son comunes en los bosques pluviales, en los bosques caducifolios abiertos y en los manglares costaneros.

Este género tiene un papel importante como reservorio de la fiebre amarilla silvestre en las selvas de Centro y Sur América; se considera a *H. janthinomys* como el vector más importante en Costa Rica, aunque probablemente sea menos común que *H. equinus*, *H. iridicolor* y *H. chalcospilans*.

ZANCUDOS GIGANTES (*TOXORHYNCHITES*)

Los zancudos más grandes pertenecen a este género; las hembras pueden llegar a tener una envergadura de 8 mm y se les puede reconocer por sus colores metálicos azul, verde y plateado.

Afortunadamente no pican, ya que la proboscis se encuentra recurvada, adaptada a otros alimentos líquidos diferentes de la sangre de los vertebrados.

Las larvas también son monstruosas; muchas crecen hasta una longitud corporal de 20 mm o más. La cabeza es cuadrada y los cepillos bucales están reducidos a una serie de filamentos gruesos usados para agarrar en lugar de filtrar. Por medio de estas estructuras atrapan y devoran a otros invertebrados acuáticos, especialmente a las larvas de otros mosquitos. Son tan voraces que los especialistas en el control biológico una vez pensaron que eran la solución perfecta para erradicar las plagas de otros zancudos. Sin embargo, los intentos por utilizarlos de esta forma nunca tuvieron éxito, debido a la baja densidad a la que invariablemente ajustan sus poblaciones. Los sitios de crianza consisten en varios recipientes, por lo general, los huecos en los árboles o las axilas en las hojas de las bromelias.

ZANCUDOS DE LAS MADRIGUERAS DE LOS CANGREJOS (*DEINOCERITES*)

Este género muestra varios rasgos poco comunes entre los zancudos. Como adultos, todos los miembros (cinco especies en Costa Rica) viven y se crían en las guaridas de los cangrejos de tierra gigantes (*Cardisoma crassum* y *Ucides occidentalis* en el lado del Pacífico, *C. guanhumi* y *U. cordatus* en el Atlántico). Es una asociación obligatoria y los zancudos han evolucionado a medios específicos de comportamiento y fisiología para adaptarse a condiciones dominantes del hábitat.

Las larvas toleran todos los extremos de salinidad acuática. Se han encontrado poblaciones de una misma especie en el agua de sus madrigueras con una variación en salinidad desde unas pocas partes por mil a más de cuarenta partes por mil (más concentrada que el agua de mar). Las larvas individuales también toleran varios cambios diarios en la salinidad del agua, conforme ésta fluctúa con las inundaciones causadas por la lluvia o la filtración subterráneas de las mareas.

Los adultos dejan la guarida solo para volar distancias cortas para alimentarse en aves, reptiles y probablemente, con menos frecuencia, en los mamíferos (incluyendo al hombre) que usan como hospederos (todavía no se ha estudiado la mayor parte de las preferencias de su alimentación).

El cortejo y el apareo no implican la formación de un enjambre de machos, como es lo común en los zancudos, sino que ocurre de la siguiente manera en la guarida: los machos patinan en el agua con sus antenas no plumosas mantenidas sobre la superficie. Probablemente, por medio de feromonas detectadas por los sensilios en las antenas, los machos localizan las pupas de las hembras, las que agarran y sostienen con las garrastarsales anteriores de una pata (muy agrandadas para este propósito). La pupa es sostenida y protegida de las atenciones de los machos rivales (defendida con acometidas y empujones de las patas posteriores) hasta que emerge la hembra. Esta última participa en el apareo, a veces antes de que se libere por completo del tegumento pupal, y es atraída hacia la pared de la guarida, donde se lleva a cabo la inseminación. La hembra es liberada después para que eventualmente se alimente y deposite sus huevos individualmente a los lados de la guarida.

Nota: En Costa Rica, los mosquitos comúnmente son llamados zancudos (literalmente, de patas largas), también se les llama mosquitos. Mosquita es cualquier mosca pequeña.

Adames, A. J. 1971. Mosquito studies (Diptera, Culicidae). 24. A revision of the crabhole mosquitoes of the genus *Deinocerites*. *Am. Ent. Inst., Contrib.* 7(2):1-154.

Arnell, J. H. 1973. Mosquito studies (Diptera, Culicidae). 32. A revision of the genus *Haemagogus*. *Am. Ent. Inst., Contrib.* 20(2):1-174.

- Belkin, J. N.; Hogue, C. L.; Galindo, P.; Aitken, T. H. G.; Schick, R. X.; and Powder, W. A. 1965. Mosquito studies (Diptera, Culicidae). 2. Methods for the collection, rearing and preservation of mosquitoes. *Am. Ent. Inst., Contrib.* 1(2):19-78. (Spanish version, *Am. Ent. Inst., Contrib.* 1(2a):21-89.)
- Horsfall, W. R. 1955. *Mosquitoes: Their bionomics and relation to disease*. New York: Ronald Press.
- Kumm, H. W.; Komp, W. H. W.; and Ruíz, H. 1940. The mosquitoes of Costa Rica. *Am. J. Trop. Med.* 20:385-422.
- Vargas, M. 1961. Algunas observaciones sobre los hábitos de *Anopheles (N.) albimanus* y *Anopheles (A.) punctimacula* adultos, en la localidad de Matapalo (Puntarenas) Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 9:153-70.

***Hamadryas februa* (Sonadora Común,
Matracas, Tabletas, Calicó, Common Calico)**
P. J. DeVries

Esta mariposa está esparcida por toda Costa Rica y, probablemente, sea la más común de las nueve especies de *Hamadryas* encontradas ahí. *H. februa* (Nymphalidae) (fig. 11.33) puede distinguirse de otras especies similares por tener el lado dorsal gris manchado y dos líneas pardas irregulares en el lado ventral del ala posterior, una a cada lado de la línea de ocelos. Los sexos son monomórficos.

Las plantas hospederas incluyen a varias enredaderas medianamente urticantes: *Dalechampia heteromorpha* (Young 1974), *D. scandens*, *D. tiliifolia* (datos inéditos), y otras especies de *Dalechampia* (Euphorbiaceae) (S. Armbruster, com. pers.), que se encuentran en el crecimiento secundario, a la orilla y en claros de los bosques. Los huevos son puestos individualmente en las hojas de la planta hospedera, a diferencia de otras especies de *Hamadryas* que los ponen en cadenas. Las hormigas *Solenopsis* sp. (Formicidae) y otras orugas de *Hamadryas* se comen los huevos. Las orugas se alimentan solitariamente. La oruga madura tiene un cuerpo verde pardusco pálido, con un sombreado de líneas cruzadas a través de la espalda y una cápsula cefálica pardo rojiza con dos cuernos abultados. Ver a Young (1974) sobre los detalles de las primeras etapas. La crisálida varía desde verde pálido a pardo y tiene dos cuernos aplastados que surgen de la región de la cabeza, característico en todas las pupas de *Hamadryas* que he visto. En la naturaleza, la crisálida es muy críptica, y se asemeja a una hoja arrollada y los adultos emergen por la mañana.

Los adultos se encuentran a la orilla y en los claros del bosque. No visitan las flores sino que se alimentan de frutas en descomposición, carroña, excremento y barro. Se posan en los troncos de los árboles con la cabeza hacia abajo y con las alas extendidas contra el sustrato y son bastante crípticas en esta posición. Estas mariposas son "nerviosas" y vuelan desde estos lugares de descanso para perseguir a otros insectos. Producen un chasquido mien-

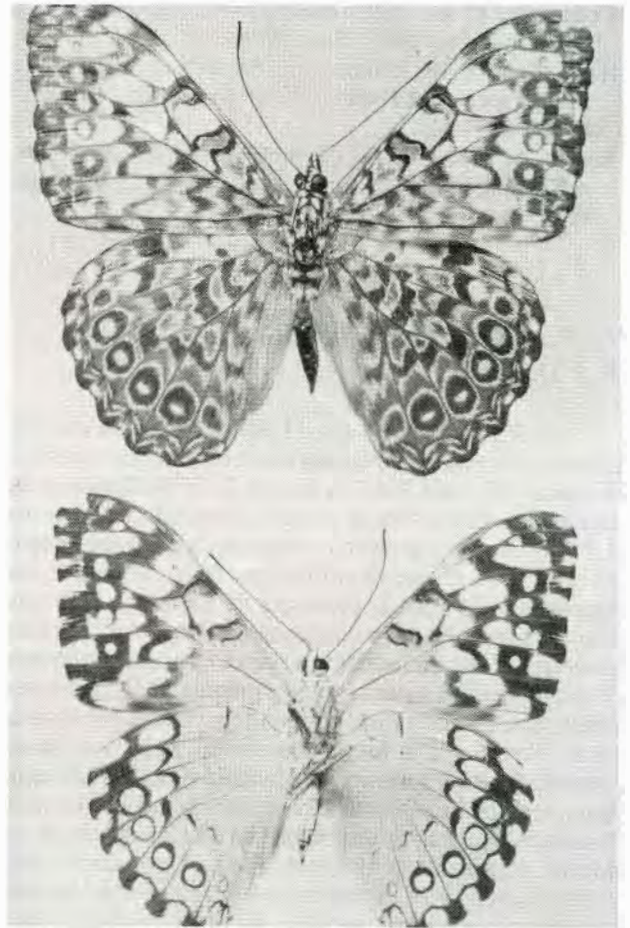


Fig. 11.33 *Hamadryas februa*, lado inferior (cabeza) y lado inferior (pie). Costa Rica (fotos, P. J. DeVries).

tras vuelan, de aquí el nombre común de "sonadoras". Aunque se posan en grandes cantidades en algunos árboles, no necesariamente vuelven al mismo sitio de descanso (Ross 1963). Se ha especulado que los adultos mantienen "una extensión del hogar" con respecto a la distribución en parches de las plantas hospederas en Barranca, Puntarenas (Young 1974), pero hay muy pocos datos que apoyen esta hipótesis, que necesita estudiarse más. Mis datos de marcado y recaptura en las trampas con señuelo muestran que en un área dada casi no hubo recapturas durante dos semanas. Collenette (1928) sugirió que los adultos de *Hamadryas* pueden oír, declarando que *H. februa* repetidamente respondió a un chasquido hecho por un ave reinita. Aunque se conoce el chasquido producido por los adultos de *Hamadryas* desde el viaje de Darwin en el Beagle, no hay una explicación satisfactoria para este comportamiento.

Experimentalmente se alimentó con *Hamadryas* a varias urracas enjauladas en la Pacífica, quienes las comieron de buena gana, sin efectos negativos. En una oportunidad alimenté a una misma urraca consecutivamente con quince adultos de *H. februa* sin efectos negativos. Esto sugiere que *H. februa* no retiene compuestos tóxicos.

- Collenette, C. L. 1928. An *Ageronia* responding to a noise made by birds. *Ent. Month. Mag.* 64:178-79.
- Ross, G. N. 1963. Evidence for the lack of territoriality in two species of *Hamadryas* (Nymphalidae). *J. Res. Lep.* 2:241-46.
- Young, A. M. 1974. On the biology of *Hamadryas februa* (Lepidoptera: Nymphalidae) in Guanacaste, Costa Rica. *Zeitschr. Ang. Ent.* 76:380-93.

Heliconius hecale (Hecale)

P. J. DeVries

Heliconius hecale (fig 11.34) se encuentra en todo Centro y Sur América y en esta área tiene una gran cantidad de razas. En Costa Rica, es la especie de *Heliconius* más difundida, encontrándose desde el nivel del mar hasta los 1.700 m de altura tanto en la vertiente del Atlántico como en el Pacífico. *H. hecale* se distingue de *H. hecalesia*, una especie similar, por la presencia de hasta dos manchas blancas o amarillas en el borde negro del lado dorsal del ala posterior. *H. hecalesia* siempre tiene tres o cuatro manchas y su tendencia es a tener un ápice más alargado en las alas anteriores. En Costa Rica, hay una gran variedad de formas de *H. hecale* y una, muy poco común, tiene una franja amarilla en el ala posterior y está esencialmente confinada al noroeste de Guanacaste. El nombre *zuleika*, común en la literatura antigua, es el nombre de la subespecie de la forma dominante en Costa Rica. Los sexos son monomórficos y se distinguen con más facilidad cuando están vivos; la hembra tiene dos glándulas evertidas desde la punta del abdomen, que liberan un olor irritante.

Las plantas hospederas son varias especies de *Passiflora* (Passifloraceae) que incluyen: *P. vitifolia*, *P. oerstedii*, *P. auriculata*, *P. filipes* y *P. platyloba*. Los huevos son puestos individualmente en las hojas tiernas o en los zarcillos de la planta hospedera. Como con la mayoría de las mariposas, los huevos y las orugas jóvenes son depredados por *Ectatomma* spp. y otras hormigas. Las hormigas son atraídas a *Passiflora* por los nectarios extraflorales que probablemente intensifiquen la depredación de las orugas jóvenes, al compararse con otras plantas que carecen de nectarios extraflorales. Gilbert (1976) y Smiley (en prep.) han demostrado que el número de plantas hospederas que utilizan las mariposas *Heliconius* para poner los huevos, puede ser reducido por la presencia de las hormigas. Las larvas maduras de *H. hecale* son blancuzcas con espinas negras y una cápsula cefálica anaranjada, características de las especies de *Heliconius* "de forma silvestre" de Browne y Mielke (1972). La crisálida es pardo clara y espinosa, con una hilera de manchas doradas reflexivas a lo largo del tórax y el abdomen. Sobre los detalles, respecto de las primeras etapas, ver a Young (1975).

Las mariposas adultas visitan las flores de *Anguria*, *Gurania* (Cucurbitaceae), *Cephaelis*, *Hamelia* (Rubiaceae) y *Lantana* (Verbenaceae) durante la mañana por el polen. Las mariposas extraen los aminoácidos del polen

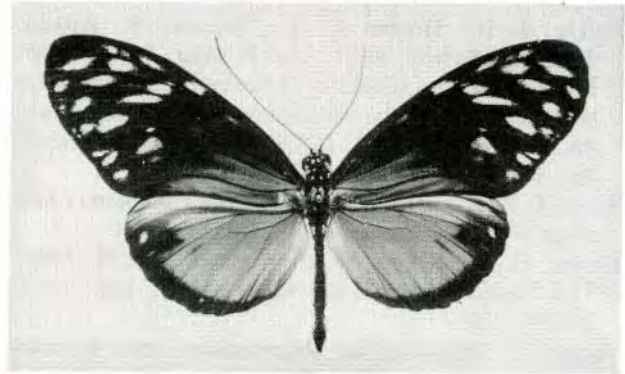


Fig. 11.34 *Heliconius hecale*, macho adulto, lado superior. Costa Rica (foto, P. J. DeVries).

(Gilbert 1972), aumentando así su potencial reproductivo y su longevidad (Dunlap-Pianka, Boggs y Gilbert 1977). Los adultos, por lo general, descansan gregariamente por debajo del dosel del bosque y regresan cada noche al mismo sitio. Aunque se han escrito varios trabajos acerca del descanso de las mariposas *Heliconius* (Benson 1971; Carpenter 1933; Jones 1930; Moss 1933; Turner 1975; Young y Carolan 1976), todavía no hay explicación alguna satisfactoria sobre el comportamiento de descanso y, lo que amerita más es investigación. Los adultos se encuentran en los hábitats del bosque y vuelan por sus orillas, senderos y claros. Como es típico en el género *Heliconius*, el vuelo es conspicuo y perezoso y son consideradas aposemáticas (Brower, Brower y Collins 1963). *H. hecale* es parte de una colección de mimetismo mülleriano en Costa Rica (y en otros países) implicando por lo menos a dos especies de mariposas itómidas costarricenses (*Tithorea tarricina* y *Callithomia hezia*), a *Heliconius hecalesia* y a una mariposa pericópida no identificada, de vuelo diurno. Todas estas Lepidoptera son consideradas de mal sabor por las aves depredadoras. Mis experimentos de alimentación con las urracas enjauladas en la Pacífica, demuestran que éstas se comen a *H. hecale* del Parque Nacional Santa Rosa sin que se noten de inmediato efectos secundarios.

- Benson, W. W. 1971. Evidence of unpalatability through kin selection in the Heliconiinae (Nymphalidae). *Am. Nat.* 105:213-26.
- Brower, L. P.; Brower, J. V. Z.; and Collins, C. T. 1963. Experimental studies with mimicry. 7. Relative palatability and Müllerian mimicry among Neotropical butterflies of the subfamily Heliconiinae. *Zoologica* 48:65-84.
- Brown, K. S., Jr., and Mielke, O. H. 1972. The heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part 2. Introduction and general comments with a supplementary revision of the tribe. *Zoologica* 57:1-40.
- Carpenter, G. D. H. 1933. Gregarious resting habits of aposematic butterflies. *Proc. Ent. Soc. London* 8: 110-11.

- Dunlap-Pianka, H. C.; Boggs, L.; and Gilbert, L. E. 1977. Ovarian dynamics in heliconiine butterflies: Programmed senescence versus eternal youth. *Science* 197:487-90.
- Gilbert, L. E. 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.* 69:1403-7.
- . 1976. Development of theory in the analysis of insect-plant interactions. In *Analysis of ecological systems*, ed. D. J. Horn. Columbus: Ohio State University Press.
- Jones, F. M. 1930. The sleeping heliconias of Florida. *Nat. Hist.* 30:635-44.
- Moss, A. M. 1933. The gregarious sleeping habits of certain ithomiine and heliconiine butterflies in Brazil. *Proc. Roy. Ent. Soc. London* 7:66-67.
- Poulton, E. B. 1933. The gregarious resting habits of danaine butterflies in Australia; also of heliconiine and ithomiine butterflies in tropical America. *Proc. Ent. Soc.* 7:64-67.
- Turner, J. R. G. 1975. Communal roosting in relation to warning colour in two heliconiine butterflies (Nymphalidae). *J. Lep. Soc.* 29:221-26.
- Young, A. M. 1975. Observations on the life-cycle of *Heliconius hecale zuleika* (Hewitson) in Costa Rica (Lep.: Nymphalidae). *Pan-Panific Ent.* 57:76-85.
- Young, A. M., and Carolan, M. E. 1976. Daily instability of communal roosting in the Neotropical butterfly *Heliconius charitonius* (Lepidoptera: Nymphalidae: Heliconiinae). *J. Kansas Ent. Soc.* 49: 346-59.

Historius odius (Orión)

P. J. DeVries

Historius odius (Nymphalidae) (fig. 11.35) se encuentra desde el sur de los Estados Unidos y penetra bastante en América del Sur y es la única mariposa que se ha registrado residiendo en la Isla del Coco, una isla costarricense como a 500 km de la costa del Ecuador. En Costa Rica se encuentra virtualmente en todos los hábitats desde el nivel del mar hasta los 1.500 m de altura. Los sexos son monomórficos. *H. odius* se distingue de *H. acheronta*, una especie similar, por no tener colas en las alas posteriores y por ser generalmente más grande.

La planta hospedera es *Cecropia peltata* (Moraceae), un árbol común de sucesión, de rápido crecimiento y de crecimiento secundario, que a veces se encuentra habitado por hormigas *Azteca* spp.. Generalmente, ponen los huevos individualmente en el envés de las hojas, en las plantas pequeñas (de 1 a 5 m de altura). Las orugas en el primer estadio construyen cadenas con su excremento y descansan en ellas cuando no se están alimentando. Estas cadenas pueden extenderse hasta 4 cm desde la superficie de la hoja y creo que son usadas para mantener a las orugas alejadas de las hormigas pero permitiéndoles mantener el olor de la colonia. La larva

madura es como 7.5 cm de largo, con manchas negras, pardas, anaranjadas y azules y tiene muchas espinas ramificadas en el dorso, además de dos cuernos abultados en la cabeza. Cuando se le molesta, la crisálida se retuerce como un pez fuera del agua, de aquí el nombre costarricense de "pescadito".

Los adultos viven en el bosque y por lo general permanecen en el dosel, excepto cuando se alimentan. Llegan al suelo para alimentarse de las frutas caídas de *Ficus* spp. (Moraceae), *Genipa americana* (Rubiaceae), *Manilkara zapota* (Sapotaceae) y mangos (Anacardiaceae) o se alimentan de las frutas que todavía están madurando en el dosel. También se alimentan de la savia que fluye de las heridas de los árboles, así como de carroña y de estiércol. *H. odius* es buenísima para encontrar las pequeñas cantidades de frutas en descomposición dentro del bosque, lo cual es típico entre las mariposas que de ellas se alimentan. Parece que localiza el alimento por el olor. Cuando está tratando de encontrar un artículo alimenticio, su comportamiento es como un vuelo de navegación, cruzando el área general del alimento en diferentes direcciones y generalmente el insecto descansa varias veces antes de localizarlo y comérselo. No se alimenta de flores

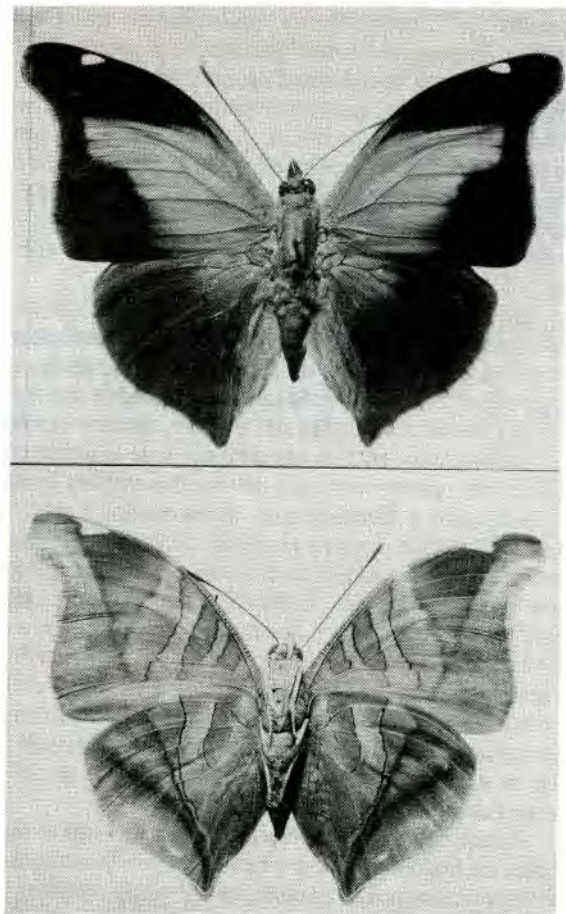


Fig. 11.35 *Historius odius*, lado superior (cabeza) y lado inferior (pie). Costa Rica (fotos, P. J. DeVries).

y su vuelo es extremadamente rápido y alerta. Aunque no tengan parentesco cercano, *H. odius* en gran medida es convergente con las ninfálicas caraxinas que se alimentan de frutas como *Prepona*, *Anaea*, y *Charaxes* del Viejo Mundo. Cuando no están alimentándose, los insectos descansan en los troncos de los árboles con las alas dobladas sobre el dorso imitando las hojas muertas. Las hembras a menudo, descansan en los troncos de *Cecropia* y, con frecuencia, se encuentran individuos con grandes marcas en las alas, producidas por los picos de aves. Las urracas en La Pacífica se las comieron de buena gana. Yo las encontré sin sabor o con sabor a bananos en descomposición con los que las había atraído.

Las etapas de larva y pupa atraen a las avispas parasitoides cálidas y una sola crisálida puede producir hasta quince parasitoides individuales.

Lasioglossum umbripenne **(Abejita, Chupadora, Sweat Bee).** C. D. Michener

Una de las principales familias de abejas de los trópicos americanos es la de Halictidae o las abejas chupadoras. Una de las especies mejor conocidas en los trópicos húmedos es *Lasioglossum umbripenne* de Centro América. Tiene como 6 mm de largo, es negro verdusca y pertenece al gran subgénero *Dialictus*, al que pertenecen numerosas especies que se encuentran en hábitats muy variados. Hasta donde se sabe, *L. umbripenne* se encuentra sólo en los bosques y cerca de ellos. Su comportamiento de nidificación ha sido estudiado en las montañas al noreste de Quepos y en Turrialba; también se le ha observado, con frecuencia, anidando en los bosques de la Península de Osa.

No se sabe nada sobre su comportamiento de visita a las flores. Al igual que sus parientes, probablemente utilice una gran variedad de flores diferentes de las que recoge polen y néctar. Por lo tanto, es probable que visite las flores de varios árboles del bosque, aunque también puede recoger alimento de los arbustos y de la vegetación herbácea. El polen y el néctar son usados por los adultos como alimento y también son almacenadores para las larvas. Las abejas chupan el néctar de las flores con la proboscis y lo transportan en el buche hasta el nido. Por lo general, recogen el polen de las anteras con la ayuda de las mandíbulas y de los tarsos delanteros; lo transfieren a las patas centrales y, desde ahí, a los grandes pelos ramificados que forman la escopa transportadora del polen en los segmentos basales de las patas posteriores y también en las inmediaciones de la conexión torácica abdominal. El polen es transportado al nido en las escopas y de ahí es pasado a una celda para utilizarlo.

Aunque algunas halictidas construyen nidos horizontales en los paredones y otras anidan en la madera en descomposición, por lo general, esta especie anida en un terreno más o menos horizontal y los nidos se orientan hacia abajo. La entrada a la madriguera es estrecha de

manera que puede ser tapada en forma eficiente por la cabeza o el abdomen de una abeja. Alrededor de la entrada, si las abejas recientemente han estado extendiendo su nido y no ha habido ninguna lluvia reciente, puede verse un montón de tierra suelta extraída de la madriguera. Esto se conoce como un túmulo y, a menudo, es la evidencia más conspicua de que la abeja está presente. La madriguera, en sí, es marcadamente más grande hacia adentro que la entrada y se extiende hacia abajo en un trayecto bastante irregular, a veces ramificado. No hay agujeros o celdas especiales que almacenen el alimento para el consumo de los adultos. Las únicas celdas son aquellas para la cría, en cada una de las que se desarrolla una abeja joven. Cada celda es una excavación ovalada y alargada en la pared de la madriguera. Su eje es casi horizontal; por dentro está formada y pulida a la perfección y la superficie superior es más cóncava que la inferior. Cuando la tierra misma está tan pulida que casi brilla, la celda se encuentra revestida por una secreción de la glándula de Dufour, parecida a la cera y posiblemente mezclada con otros productos glandulares. Después de terminada y recubierta, la celda es abastecida con el polen y néctar recogidos en varios viajes de forrajeo. El polen es mezclado con néctar y posiblemente con otras secreciones para formar una masa semisólida en forma de una esfera aplastada que descansa en el fondo de la celda. Después de que la superficie de esta bola de polen ha sido pulida, una abeja pone un huevo grande y blanco suavemente curvado en su superficie y tapa la celda con tierra. Aunque posteriormente se puede abrir "para inspeccionarse", no se le suministra alimento. Esto es, las celdas son abastecidas en masa, colocándose suficiente alimento en cada una antes de depositar ahí el huevo para aprovisionar la larva durante su desarrollo, la que emerge como adulto unas pocas semanas después de la puesta del huevo. Mientras que están jóvenes, los nidos pueden alcanzar una profundidad de más de un metro, con las celdas esparcidas en gran parte de la sección más profunda de la madriguera.

Las hembras solitarias inician la construcción del nido cavando en el suelo. Parece que hay algún factor que causa que el comienzo de los nidos sea en agregaciones, de manera que en grandes áreas no hay ningún nido mientras que en otras pueden haber cientos o miles en un espacio limitado. Al principio, la progenie puede estar formada casi o totalmente por hembras y mientras que potencialmente son ponedoras de huevos, en promedio son más pequeñas que las hembras fundadoras. En los nidos más recientes, la puesta de huevos por la progenie es parcialmente inhibida y se convierten en obreras. Estas no se aparean; los huevos que ponen, si sobreviven, se convierten en machos. El resultado es una pequeña colonia eusocial, con dos o tres y hasta ochenta abejas, todas hembras. Los machos producidos de vez en cuando, a partir de huevos sin fertilizar, dejan el nido casi tan pronto como llegan a la madurez y nunca regresan. Por lo tanto, la colonia consiste completamente de hembras.

Existe una diferencia interesante en el comportamiento de los dos sitios donde se ha estudiado la especie.

Al noreste de Quepos comienzan los nidos en el inicio de la estación seca y se desarrollan durante ésta (haciéndose cada vez más grandes) y la mayoría de los machos, junto con las grandes hembras, se producen hacia el final de la estación seca. Las hembras grandes se aparean y luego desaparecen. Y no fueron encontradas hembras por ningún lado durante la época lluviosa. Al parecer, las grandes hembras fertilizadas se esconden en algún lugar durante la época lluviosa. En cualquier caso, vuelven a aparecer al comienzo de la siguiente época seca y repiten el ciclo. En Turrialba, por otro lado, aunque el estudio no se hizo durante un año entero, parece probable que las abejas sean activas en sus nidos durante todo el año y que la construcción del nido y el desarrollo de la colonia no están sincronizadas como lo están en el bosque más seco de Quepos. Aquí, todas las reinas son más grandes que sus obreras, dándose una brecha en los tamaños, de manera que las castas pueden reconocerse sólo por su tamaño. En Turrialba, a pesar de que como promedio las hembras son más grandes que las obreras, el tamaño de las castas se traslapa ampliamente. Se necesitan estudios en otras poblaciones de esta especie, especialmente para ver si pueden encontrarse intermedios entre las poblaciones de Turrialba y Quepos. No se conocen diferencias morfológicas entre estas poblaciones, aunque son sorprendentes las diferencias estacionales y las diferencias en el tamaño de las castas.

Eickwort, G. C., and Eickwort, K. R. 1971. Aspects of the biology of Costa Rican halictine bees. 2. *Dialictus umbripennis* and adaptations of its caste structure to different climates. *J. Kansas Ent. Soc.* 44:343–73.
Wille, A., and Orozco, E. 1970. The life cycle and behavior of the social bee *Lasioglossum (Dialictus) umbripenne* (Hymenoptera: Halictidae). *Rev. Biol. Trop.* 17:199–245.

Limnocois insularis (Chinche de Agua, Creeping Water Bug)

J. Stout

La mayoría de los biólogos que se especializan en los arroyos en las latitudes medias, no están familiarizados con la familia Naucoridae ya que la mayoría de los chinches de agua tienen una distribución pantrópica. Además, la mayoría de las especies se encuentra en los arroyos de poco movimiento o en los estanques. Sin embargo, *Limnocois insularis* (Hemiptera:Naucoridae) restringido a Centro América, vive en los pequeños arroyos y en los ríos de corrientes rápidas. Como muchas especies tropicales de la familia, *L. insularis*, a menudo, abunda localmente y domina en la fauna bentónica de macroinvertebrados en los arroyos. Este pequeño animal (de 6 mm de largo) es un depredador voraz y su escogimiento de presas es amplio. Por lo tanto, su dominancia numérica

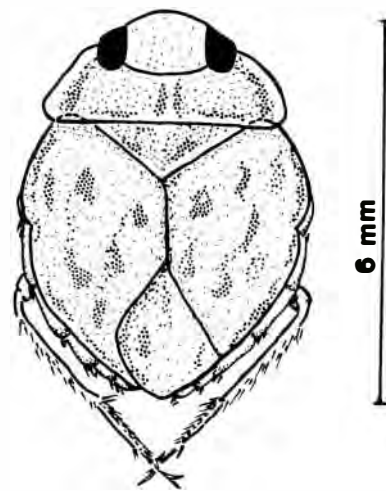


Fig. 11.36 *Limnocois insularis* adulto. Finca La Selva, Heredia, Costa Rica (dibujo, J. Stout).

probablemente afecte la densidad y la distribución de las poblaciones de posibles presas de invertebrados.

A *L. insularis* le toma aproximadamente 2 meses para madurar, desde el huevo al adulto. El proceso incluye cinco estadios. Después de la maduración, los adultos pueden vivir cuando menos hasta 13 meses. Este patrón del ciclo de vida contrasta completamente con los de muchos insectos acuáticos, donde la etapa ninfal o larval es mucho más larga en comparación con la longevidad del adulto. Los estudios realizados en La Selva indican que el punto máximo de reproducción ocurre durante la estación seca (de abril a junio) y puede haber picos menores durante los períodos inusualmente secos (octubre y noviembre) en La Selva.

Los ejemplares de *Limnocois insularis* se escabullen en el fondo de los arroyos, caminando alrededor de las piedras y las rocas y nadando con esfuerzos repentinos de poca duración. Si un individuo encuentra una presa, como la larva acuática de un escarabajo sefénido o la larva de un insecto neuróptero de vida libre, éste la atrapará. Mientras que la sostiene con las largas garras tarsales en el ápice de sus patas raptorales anteriores, el chinche agujerea la presa y chupa el líquido con su pico hipodérmico (fig. 11.36). Para consumir una presa puede durar hasta dos horas y luego descarta el esqueleto del desventurado animal. A pesar de su habilidad para consumir dos o tres artículos de presa en un día, *L. insularis* puede sobrevivir hasta un mes y medio sin comida (datos de laboratorio).

La mayoría de los insectos que habitan en los arroyos han demostrado tener un claro patrón de movimientos a favor de la corriente (Müller 1974; Otte 1971). Aparentemente, los adultos recolonizan los sitios aguas arriba en su área. En contraste, *L. insularis* se mueve activamente contra la corriente. Estos animales se mueven aguas arriba tanto en la etapa ninfal como en la adulta (Stout 1978; en prep.) y pueden ascender por el arroyo a velocidades hasta de 48 km en 17 hrs. Todo su ciclo de vida es acuático, y los adultos poseen alas vestigiales. Si estos insectos no viaja-

ran contra la corriente, no podrían colonizar las áreas aguas arriba para su ubicación inicial. Antes de que se conocieran estos datos de *L. insularis*, no se conocía un insecto acuático con un claro patrón de dirección en contra de la corriente durante todo su ciclo de vida.

En La Selva, *L. insularis* se encuentra más comúnmente en la Quebrada El Surá; más de treinta y cinco ejemplares se han recogido de una muestra con zaranda (con dimensiones de 1,0 X 0,6 m). (Ver Usinger 1956 sobre la técnica de colección.) Los insectos evidentemente prefieren las corrientes fuertes a las áreas encharcadas de los ríos. Aquí, son más comunes donde hay una alta heterogeneidad en el tamaño de las partículas del sustrato; esto es, pocos animales se encuentran en las aguas muy rápidas donde predominan las rocas grandes o en los sitios compuestos principalmente por arenas finas y gruesas.

Se puede marcar los chinchas de agua con pintura para modelos de aviones, permitiendo que la manipulación experimental y los estudios de descripción de las poblaciones se realicen con facilidad. Los animales respiran utilizando el método del plastrón (ver Thorpe 1950 para esta descripción); por lo tanto pueden ser manipulados fuera del agua por períodos prolongados. A diferencia de muchos insectos acuáticos, los chinchas de agua pueden manipularse fácilmente. Se recomienda precaución, ya que su picadura es dolorosa.

Müller, K. 1974. Stream drift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:309-23.

Otte, C. 1971. Growth and population movements of *Potamophylax cingulatus* (Trichoptera) larvae in a South Swedish stream. *Oikos* 22:292-301.

Stout, J. 1978. Migration of the aquatic hemipteran *Limnocoeris insularis* (Naucoridae) in a tropical lowland stream (Costa Rica, Central America). *Brenesia* 14: 1-11.

Thorpe, W. H. 1950. Plastron respiration in aquatic insects. *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* 25:344-90.

Usinger, R. L. 1956. Aquatic hemiptera. In *Aquatic insects of California*, ed. R. L. Usinger, pp. 199-203. Berkeley: University of California Press.

Megaloprepus y *Mecistogaster* (Gallito Azul, Helicopter Damselfly)

J. Stout

Observar a un gallito azul (fig. 11.37) volando es una experiencia increíble, aún para un sofisticado entomólogo de campo. Estos animales delgados como lápices, primero separan sus largas alas y luego comienza a batir cada una despacio e independientemente de las demás, dándole al animal la apariencia de un molino de viento de movimientos lentos. Los gallitos azules adultos (orden Odonata) son unos de los insectos más largos, tanto por su envergadura como por la longitud del cuerpo.

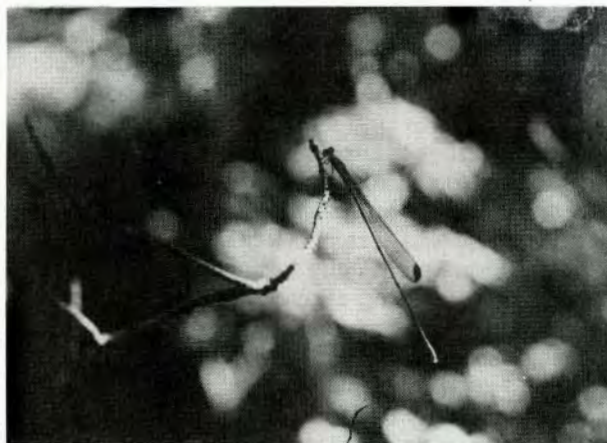


Fig. 11.37 *Mecistogaster* adulto descansando en una rama. Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica, julio 1980 (foto, D. H. Janzen).

Aunque son grandes y vuelan muy despacio, son diestros en sus maniobras y evitan las capturas con una facilidad asombrosa. Tanto las ninfas como los adultos del orden son grandes depredadores y los gallitos azules no son la excepción.

Hay dos géneros de gallitos azules en Costa Rica, *Megaloprepus* y *Mecistogaster* (ambos géneros se encuentran desde México hasta Brasil.) *Megaloprepus* es el más grande de los dos y se diferencia de *Mecistogaster* por las bandas púrpura azul oscuras en las alas que de otra forma serían transparentes. Los ejemplares de este género tienen la mayor envergadura de todos los Odonata vivientes, a veces alcanzando una distancia de 190 mm. El abdomen largo y delgado es de 102 mm en el macho y de 97 mm en la hembra. *Megaloprepus coeruleus* (la única especie en Costa Rica), por lo general, se encuentra en las tierras bajas y muy húmedas del Atlántico y del Pacífico pero también se ha colectado cerca de la Quebrada Java en la estación experimental Las Cruces.

El segundo género, *Mecistogaster* (fig. 11.37), también es bastante grande y su abdomen tiene una longitud de 71 mm; tiene bandas amarillas en las alas. En Costa Rica, hay dos especies de este género, *M. modestus* y *M. ornatus*. Las ninfas se encuentran en las bromelias de tanque y se les desconocía hasta 1917 cuando P. P. Calvert las descubrió en las bromelias de Cartago y de Juan Viñas. Observó que cuando las hormigas de la especie *Odonotomachus hastatus* se encontraban en las bromelias, era poco probable que las ninfas de los gallitos azules se encontraran también ahí (1917). Las bromelias tanque son largas y profundas; Calvert formuló la teoría de que la longitud abdominal de las hembras de este género era una adaptación con la cual podían depositar los huevos bien adentro de los pliegues de las hojas. Los adultos no sólo usan las bromelias de tanque como depósito para sus crías, sino que más recientemente se les ha encontrado usando el centro de los tallos de la caña de azúcar, cortados y en descomposición, como sitios para depositar los huevos (L. K. Gloyd, com. pers.). Además de ser altamente depre-

dadores, las ninfas de *M. modestus* son caníbales, como se determinó por el contenido de los estómagos (Calvert 1917). Hasta donde yo sé, todavía no se han encontrado ninfas de *Megaloprepus coerulatus*, aunque Calvert (1923 a,b) trató de encontrarlas por más de un año.

Los ejemplares de ambos géneros se especializan en arañas, tomándolas de la parte inferior de las hojas o directamente de las telas espirales. Los gallitos azules tienen un patrón metódico y regular para la caza. Es en la captura de las arañas tejedoras en espiral que las ingeniosas técnicas de captura se hacen obvias. Al parecer, la araña no distingue las alas translúcidas y etéreas y sus delgados cuerpos, permitiéndole al gallito azul revolotear en un sitio a poca distancia de la araña sin provocar que ésta se mueva. Con un vuelo repentino el gallito azul ataca a la araña, corta el succulento abdomen y se lo come mientras que deja caer al suelo o a la telaraña a casi todas las otras partes restantes.

Los gallitos azules son muy “espantadizos” y generalmente vuelan directo hacia arriba en el dosel si falla un intento por capturarlos. Sin embargo, pueden ser cazados al acecho si el observador es extremadamente cuidadoso y guarda una distancia de varios metros. Cuando uno se encuentra a estos gallitos en el bosque, el espectáculo es imponente. Los recuerdos de los tiempos prehistóricos cuando las libélulas y los gallitos alcanzaban su tamaño más grande, cruzan por la mente de un odonatólogo que ve las alas como de un helicóptero batiéndose lentamente, mientras los gallitos se agitan entre las columnas de luz del bosque húmedo tropical.

Calvert, Philip P. 1917. *A year of Costa Rican natural history*. New York: Macmillan.

———. 1923a. Studies on Costa Rican Odonata. *Ent. News* 34:130-35.

———. 1923b. Studies on Costa Rican Odonata. 10. *Megaloprepus*. its distribution, variation, habits and food. *Ent. News* 34:168-74.

Megasoma elephas (Cornizuelo, Rhinoceros Beetle)

H. F. Howden

Megasoma elephas (fig. 11.38) es uno de los escarabidos más grandes de la subfamilia Dynastinae (los llamados cornizuelos). Los machos varían desde 55 a 80 mm y las hembras de 54 a 82 mm (de 18 a 28 g de peso fresco vivo, D. H. Janzen, com. pers.). La cabeza del macho está adornada con un cuerno largo y curvado hacia arriba, de proyección anterior, con un ápice bifurcado; el pronoto tiene un corto cuerno cónico a cada lado sobre los ángulos anteriores. Las hembras carecen de cuernos. Los élitros y, a menudo, otras superficies, especialmente en los machos, están cubiertos con pelos finos, dándole una apariencia aterciopelada. El tamaño absoluto y la colo-

ración bastante uniforme desde pardo a pardo oscuro son suficientes para identificar a la especie. Sólo otra especie de escarabajo s presentes en Costa Rica, *Dynastes hercules* L., es similar en tamaño, pero, por lo general, los élitros son manchados y carece del pelo dorsal. Además los cuernos del macho son diferentes, ya que *D. hercules* tiene un largo cuerno en el pronoto, curvado hacia abajo y proyectándose anteriormente. Este se extiende hacia adelante sobre la cabeza y es opuesto al cuerno de la cabeza, el cual se extiende hacia adelante y hacia arriba.

Megasoma elephas se encuentra desde el sur de Méjico a lo largo de Centro América, hasta el norte de Colombia y luego hacia el este hasta el norte de Venezuela.

Los machos de *Megasoma* usan los cuernos para pelear. Beebe (1949) en su libro *High Jungle*, indica que los machos combaten por la atención de las hembras. Esto quizás es cierto pero aparentemente en otros géneros los machos con frecuencia pelean por un sitio de alimentación particular. Esta parece ser la causa más común de su comportamiento “atlético”.

Dentro del género *Megasoma*, los adultos aparentemente se ven atraídos por el flujo de la savia de ciertos árboles, pero estas observaciones son escasas y permanece sin aclararse si éste es un comportamiento común. Las larvas se desarrollan en los grandes troncos y la duración entre el huevo y el adulto puede ser de 3 a 4 años. Debido a esto, se necesita que haya troncos grandes, ya que la tasa de descomposición en los bosques tropicales es muy rápida y no permitiría el desarrollo en las ramas o en los troncos más pequeños. Por necesitar de árboles tropicales grandes, en la mayoría de las localidades la extensión de

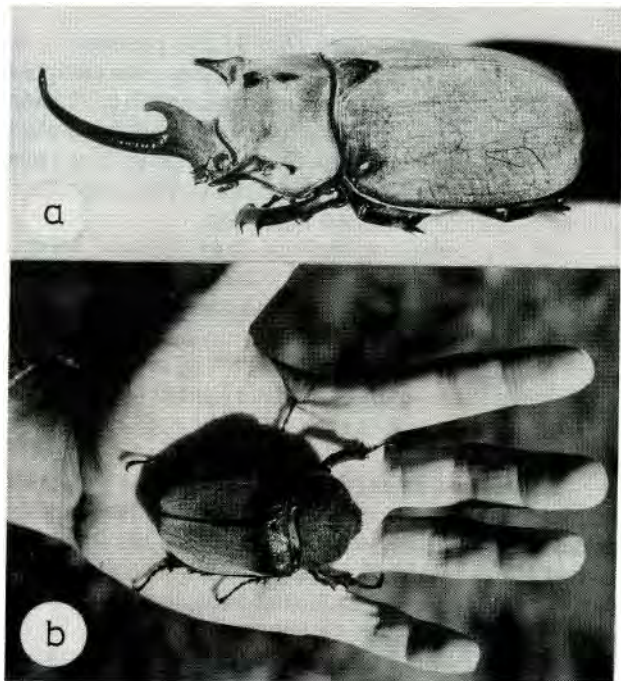


Fig. 11.38 *Megasoma elephas*. a) Macho adulto. b) Hembra adulto. Estación Biología Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico (foto, D. H. Janzen).

Megasoma parece estar limitada a las áreas por debajo de los 1.000 m de altura, donde hay bosques densos.

Si hubiera una lista de especies de insectos tropicales en peligro de extinción, debería incluir a *Megasoma elephas*. Al parecer, la especie no puede sobrevivir en las áreas excesivamente deforestadas, situación bastante común en las tierras bajas tropicales. Además, incluso la corta selectiva que saca los árboles maduros, disminuye en gran cantidad la provisión de grandes troncos en el bosque. En resumen, *Megasoma* sobrevive principalmente en los bosques pluviales de las tierras bajas que no están muy perturbados. Ya que se han reducido grandemente estas áreas en los últimos tiempos, el escarabajo igualmente se ha convertido en una rareza considerable. Otra presión sobre su existencia ha sido la reciente moda europea de usar insectos llamativos como decoración. Ahora hay un gran mercado para los insectos espectaculares y, sin duda, *Megasoma* es un artículo popular. Mientras que las presiones de colección contribuyen a la escasez de *Megasoma*, el mayor peligro es la destrucción de su hábitat.

Beebe, C. W. 1949. *High jungle*. New York: Duell, Sloane and Pearce.

Hardy, A. R. 1972. A brief revision of the North and Central American species of *Megasoma* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Can. Ent.* 104:765-77.

Melinaea lilis imitata (Melineas, Army Ant Butterfly)

C. C. Andrews

Melinaea lilis imitata (fig. 11.39) pertenece a la subfamilia Ithomiinae de las Nymphalidae. Esta mariposa es una de las itóminas más grandes y presenta la coloración amarilla, negra y anaranjada característica del complejo mimético de "rayas de tigre". Este complejo incluye a una variedad de itóminas, heliconinas, danainas y satíridas e incluso a algunas mariposas nocturnas.

M. lilis imitata se extiende desde Oaxaca, Méjico hasta el oeste de Panamá (Fox 1968). En Costa Rica, la mariposa se encuentra predominantemente en el lado caribeño, en los bosques tropicales muy húmedos desde el nivel mar hasta cerca de los 1.200 m de altura. Ocasionalmente se le encuentra en el Valle Central (en el área de San José) y en el bosque seco del Pacífico (P. J. DeVries com. pers.).

En general, las orugas de las itóminas se alimentan de plantas de Solanaceae. Yo descubrí una planta hospedera de *M. lilis imitata* (en finca La Selva, Costa Rica), del género *Markea* de las Solanaceae (datos inéditos). Estas plantas son epífitas y generalmente se encuentran de 2 a 10 m sobre el suelo en los costados de los árboles. Se ha observado a *M. lilis imitata* poniendo huevos en la planta que les sirve de alimento; los huevos y las larvas colectados en la planta hospedera han sido criados hasta la madurez.

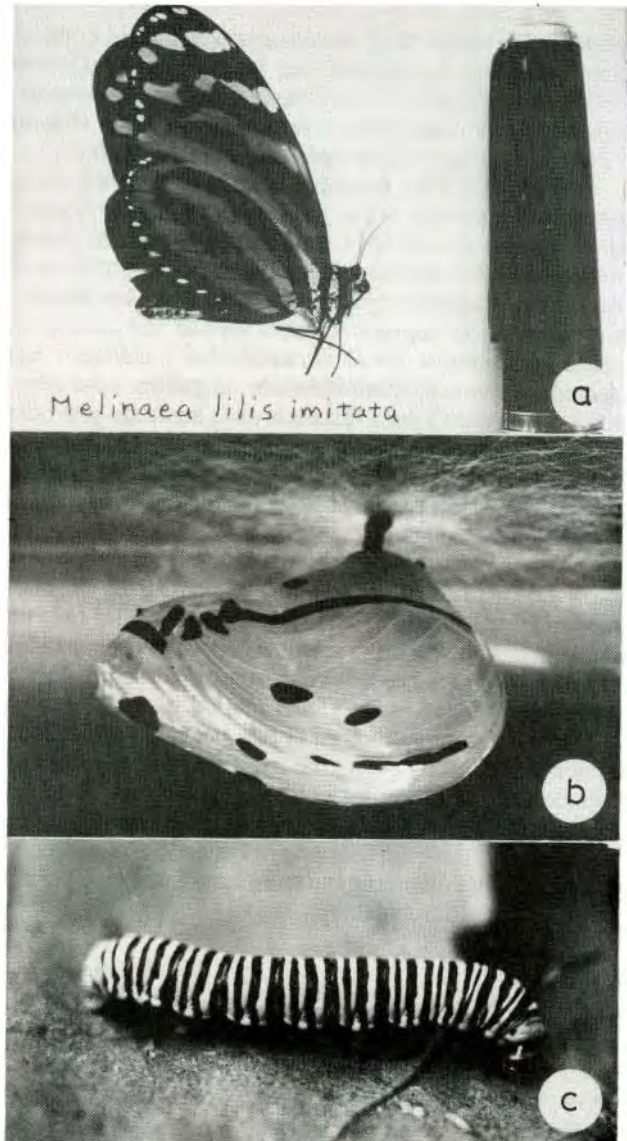


Fig. 11.39 *Melinaea lilis imitata* a) Adulto con las alas dobladas sobre su espalda (el lápiz 12 mm de ancho). b) *Chrysalis*. c) Oruga. Finca La Selva, Distrito Sarapiquí, Costa Rica (fotos, C. Andrews).

Hasta donde llega mi conocimiento, no se han registrado otras plantas hospederas para *M. lilis imitata*.

Antes de encontrar una planta hospedera adecuada para la puesta de huevos, la hembra vuela por el bosque posándose momentáneamente para "probar" diversas hojas con sus tarsos. Generalmente, se ve a las hembras examinando la vegetación entre 2 y 10 m sobre el suelo y una vez que encuentran una planta adecuada, prueban varias hojas con sus tarsos. Ocasionalmente, puede desviarse hacia una planta cercana para después volver a la planta hospedera. Por lo general, este proceso no dura más de 5 min antes de que la mariposa busque el envés de la hoja para depositar un único huevo. Puede depositar dos o tres huevos en una sola planta, pero, los depositados indivi-

dualmente en hojas separadas. El período de desarrollo desde el huevo hasta el adulto, es como de 30 días; 4 días como huevo, 16 ó 17 en la etapa larval y 9 ó 10 días en la etapa de pupa.

Las orugas de *M. lilis imitata* son rayadas en blanco y negro, con una franja anaranjada por detrás de la cápsula cefálica. Hay dos tubérculos dorsales que se proyectan por detrás de la cápsula cefálica, lo que sugiere afinidad con las Danainae. Estos tubérculos pueden ser bastante largos, hasta 1,5 cm en los últimos estadios y pueden ser importantes para proteger a las orugas de los parásitos, ya que ellas los sacuden y agitan al ser molestadas. La cápsula cefálica es negra en los primeros estadios pero, se vuelve de rayas blancas y negras en los últimos. Las pupas son principalmente amarillas con unas pocas líneas y puntos negros.

En general, las principales fuentes de mortalidad de los huevos de las itóminas son las hormigas, unas especies de avispas *Trichogramma* y avispas de la familia Scelionidae. Hormigas, avispas, Hemiptera, moscas Tachinidae y avispas parasíticas Ichneumonidae, Chalcididae y Braconidae son importantes depredadores y parásitos de las larvas (Haber 1978). Hasta donde yo sepa, no se han registrado parásitos en las etapas inmaduras de *M. lilis imitata*.

Por mucho tiempo, se creía que las itóminas adultas tienen un sabor desagradable (Müller 1879; Collenette y Talbot 1928; Brower, Brower y Collins 1963), y que el mal sabor era el resultado de los alcaloides tóxicos que la oruga incorpora de la planta hospedera (Brower y Rrower 1964; Haber 1978).

Los itóminos, con frecuencia, se encuentran en grandes grupos de especies mixtas. Estas agregaciones están compuestas principalmente por machos (obs. pers.) y se forman gradualmente conforme los machos se posan y exponen las escamas aromáticas de la superficie dorsal de las alas posteriores. Entonces otras mariposas itóminas, tanto machos como hembras, son atraídas al área (Haber 1978). Estos grupos, indudablemente, promueven el cortejo, ya que en ellos se han observado apareos y mucho comportamiento de cortejo. Las agregaciones son más activas desde cerca de las 1000 hasta las 1400 horas y pueden ser bastante grandes, conteniendo de cincuenta a cien ejemplares.

Los adultos se alimentan de una diversidad de flores, así como de excremento de aves, restos de insectos y de frutas fermentadas. Gilbert (1972) sugirió que las itóminas podrían usar el excremento de las aves como una fuente de compuestos nitrogenados para aumentar la longevidad de los adultos y se ha especulado que las mariposas usan el ácido úrico del excremento. Además, es probable que estén obteniendo aminoácidos de las proteínas parcialmente digeridas. Gilbert (1972) ha demostrado que algunas especies de mariposas *Heliconius* recogen polen, del que incorporan aminoácidos para aumentar la producción de huevos. Demostró que las mariposas *Heliconius* alimentadas con polen y agua de azúcar ponían cinco veces más huevos que las mariposas alimentadas sólo con agua de azúcar. Al explotar una fuente de nitrógeno como adultos, las mariposas *Heliconius* pueden

vivir hasta seis meses y también producir huevos continuamente. Se sabe de varias especies de itóminidos que pueden vivir por un período semejante. De un estudio de marcado y liberación, Gilbert (1972) informa de recapturas de *Hypothris euclea* e *Ithomia pellucida* después de 4 meses. Las recapturas de varias itóminas son escasas, como por ejemplo con *M. lilis imitata*, ya que éstas viajan grandes distancias en cortos períodos de tiempo. Esto dificulta la estimación de la longevidad en el campo. Por ejemplo, yo registré una recaptura de otro itómino, *Mechanitis polymnia*, donde la mariposa fue recapturada 24 h más tarde a 1 km del punto donde fue soltada. También se registró otra recaptura para esta especie, cuando el ejemplar fue capturado 17 días más tarde a 2 km del lugar de donde había sido marcado. Puede ser que las mariposas itóminas se extiendan 50 km o más durante su vida.

Ray y Andrews (1980) informan que las hembras de tres especies itóminas, *Mechanitis polymnia isthmia*, *Mechanitis lysimnia doryssus* y *Melinaea lilis imitata*, a menudo, se encuentran en asocio con los enjambres invasores de la hormiga arriera *Eciton burchelli*. Nuestra teoría es que las mariposas se ven atraídas a los enjambres como un medio para explotar el abundante excremento de las aves hormigueras, que también se asocian a las incursiones de *E. burchelli*. Estas especies de mariposas, a menudo, se observan alimentándose del excremento de las aves en las inmediaciones del enjambre. También se les ha visto examinando la vegetación e investigando cualquier mancha blanca que se parezca al excremento de las aves. Drummond (1976) fue el primero en registrar la asociación entre los itóminos y *E. burchelli*. Dice haber visto hembras de *M. polymnia isthmia* y *M. lysimnia doryssus*, (anteriormente *M. isthmia isthmia* y *M. polymnia doryssus* respectivamente; ver Brown 1979) siguiendo un enjambre de *E. burchelli* en Honduras. Él no observó a las mariposas alimentándose del excremento de las aves y formuló la hipótesis de que el olor del enjambre imitaba el aroma de cortejo de los machos itóminos, que él cree atraería sólo a las hembras. Sin embargo, Haber (1978) ha demostrado que tanto los machos como las hembras son atraídos por el aroma de cortejo de las escamas aromáticas extirpadas de los machos. Por lo tanto, la hipótesis de Drummond no explica en forma concluyente la ausencia de machos. Young (1977) le respondió a Drummond sugiriendo que las mariposas "estaban engañadas por el olor del enjambre invasor. Los olores de descomposición asociados con el enjambre invasor estimulaban el comportamiento de forrajeo en estas mariposas, causándoles que siguieran a las hormigas arrieras."

La observación de que con frecuencia se encuentra a las mariposas alimentándose del excremento de las aves en los enjambres de las hormigas arrieras sugiere que del todo no son "engañadas", sino que sacan provecho siguiendo a los enjambres de *E. burchelli*. La atracción preferencial de las hembras por los enjambres de hormigas probablemente se deba a su mayor necesidad por compuestos nitrogenados necesarios para producir los huevos.

- Brower, L. P., and Brower, J. V. Z. 1964. Birds, butterflies and plant poisons: A study in ecological chemistry. *Zoologica* 49:137–59.
- Brower, L. P.; Brower, J. V. Z.; and Collins, C. T. 1963. Experimental studies of mimicry. 7. Relative palatability and Müllerian mimicry among Neotropical butterflies of the subfamily Heliconiinae. *Zoologica* 48:65–84.
- Brown, K. S. 1977. Geographical patterns of evolution in Neotropical Lepidoptera: Differentiation of the species of *Melinaea* and *Mechanitis* (Nymphalidae, Ithomiinae). *Syst. Ent.* 2:161–97.
- Collenette, C. L., and Talbot, G. 1928. Observations on the bionomics of the Lepidoptera of Matto Grosso, Brasil. *Trans. Ent. Soc. London* 76:391–414.
- Drummond, B. A. 1976. Butterflies associated with an army ant swarm raid in Honduras. *J. Lep. Soc.* 30:237.
- Ehrlich, P. R., and Raven, P. H. 1965. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18:586–608.
- Fox, R. M. 1968. Ithomiidae (Lepidoptera: Nymphaloidea) of Central America. *Trans. Am. Ent. Soc.* 94:155–208.
- Gilbert, L. E. 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. *PNAS* 69:1403–7.
- Haber, W. A. 1978. Evolutionary ecology of tropical mimetic butterflies. (Lepidoptera: Ithomiinae). Ph.D. diss., University of Minnesota.
- Müller, F. 1879. Ituna and Thyridia: A remarkable case of mimicry in butterflies. *Proc. Ent. Soc. London*, pp. xx–xxix. (Translation by Mr. Meldona from *Kosmos*, May 1879, p. 100.)
- Ray, T. S., and Andrews, C. C. 1980. Antbutterflies: Butterflies that follow army ants to feed on antbird droppings. *Science* 210:1147–48.
- Young, A. M. 1977. Butterflies associated with an army ant swarm raid in Honduras: The feeding hypothesis as an alternate explanation. *J. Lep. Soc.* 31:190.

Merobruchus columbinus (Gorgojo de Cenízaro, Rain-tree Bruchid) D. H. Janzen

Este gran escarabajo brúquido (*fig 11.40*) es notorio por los huecos de 3 ó 4 mm de diámetro que hace al emerger de las vainas y semillas indehiscentes del gran árbol *Pithecellobium saman* (cenízaro) común en los bosques caducifolios de las tierras bajas. *M. columbinus* es un escarabajo achaparrado, beige críptico como de 5 mm de largo, con los fémures posteriores hinchados, como es típico en los brúquidos. Se extiende desde México hasta el norte de Sur América; probablemente se encuentra en la extensión natural de *P. saman* (sin embargo, en la vecindad inmediata de Palmar Norte *P. saman* parece ser nativo, pero carece de la depredación de *M. columbinus* en su semilla). Como árbol nativo, *P. saman* parece estar restringido a las tierras bajas altamente estacionales de la

costa del Pacífico. Dondequiera que se encuentre *P. saman* en el Valle Central, también se encuentra *M. columbinus*.

Para cuando las frutas inmaduras de *P. saman* adquieren su tamaño completo (de diciembre a enero en las tierras bajas de Guanacaste; Janzen 1982), a partir de una fruta diminuta formada en la floración de mayo del año anterior, los adultos de *M. columbinus* aparecen en el árbol y pegan de diez a veinte huevos ovalados individuales en la superficie glabra de la vaina. Es probable que una hembra ponga de cincuenta a cien huevos. Una larva eclosiona en 1 ó 2 semanas y perfora la fruta verde hasta entrar en una semilla casi madura de tamaño completo. En una semilla sólo hay suficientes recursos para que una larva madure; al parecer, todas las que entran más tarde son comidas por la primera en entrar. En 2 ó 3 semanas, la oruga se ha comido todo el contenido de la semilla y se transforma en pupa. Antes de pupar, corta una ranura circular en la testa de la semilla; luego el adulto recién emergido, después de pupar por 1 ó 2 semanas, corta o saca este disco. Entonces, un adulto corta un hueco del mismo diámetro en la pared de la fruta en maduración. Los gorgojos abandonan las vainas cuando están por caer del árbol y, por lo tanto, *M. columbinus* no se relaciona directamente con los agentes de dispersión de *P. saman*; este depreda la semilla antes de su dispersión. La intensidad de depredación de la semilla puede determinarse con facilidad por medio de rayos X de las semillas o incluso de las vainas con las semillas aún adentro.

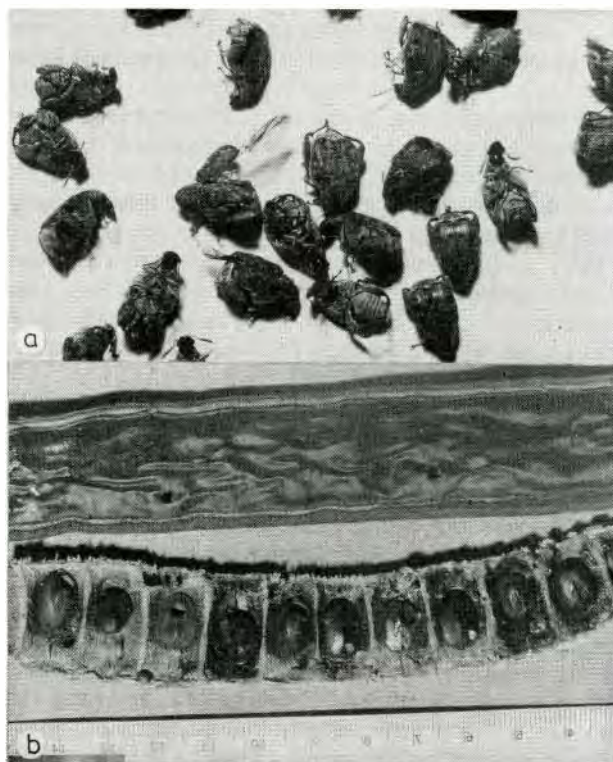


Fig. 11.40 Merobruchus columbinus. a) Adulto brúquido. b) Semillas dañadas de Pithecellobium saman. Parque Nacional de Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (fotos, D. H. Janzen).

Este gorgojo mató el 43% de las semillas de ochenta y un cosechas recogidas en Guanacaste en 1972 (variando de 1 a 98% por cosecha; Janzen 1978); también es el principal depredador de las semillas de *P. saman* antes de su dispersión, aunque las vainas que permanecen por varias semanas debajo del árbol están expuestas a que sus semillas sean atacadas por el brúquido *Stator limbatus*, que es más generalista. *M. columbinus* no ataca a ninguna otra especie de semillas en Costa Rica.

No hay ninguna evidencia de parásitos sobre *M. columbinus* a pesar del gran número de larvas y escarabajos cada año en un árbol. Los adultos recién emergidos viven libremente en la vegetación y se les puede atrapar en muestras de barrida y en las trampas "Malaise" durante el resto de la estación seca y durante casi toda la estación lluviosa. Se pueden alimentar de néctar floral (¿y polen?) ya que pueden ser colectados en las flores y en los cebos con azúcar, pero, no hay ninguna evidencia de una segunda generación en las semillas duras de las vainas caídas. Sin embargo, es posible que algunos de los primeros gorgojos en emerger puedan producir una segunda generación en las copas de los individuos que están atrasados en la distribución de frutas. Los adultos de *M. columbinus* pueden volar pero, se desconoce a qué distancias. De igual forma no se ha estudiado la supervivencia en las cosechas de semillas.

- Janzen, D. H. 1978. Intensity of predation on *Pithecellobium saman* (Leguminosae) seeds by *Mero-bruchus columbinus* and *Stator limbatus* (Bruchidae) in Costa Rican deciduous forest. *Trop. Ecol.* 18:162-76.
- . 1982. Cenízero tree (Leguminosae: *Pithecellobium saman*) delayed fruit development in Costa Rican deciduous forests. *Am. J. Bot.* 69:1269-76.

Microstigmus comes (Avispa Colémbola, Collembola Wasp) R. W. Matthews

Las avispas *Microstigmus* son insectos diminutos (4 mm de longitud) de color ámbar, que son inofensivas para el hombre y son notables principalmente por sus singulares nidos (fig. 11.41) y por su comportamiento social.

M. comes ocupa un lugar singular en la historia natural de las avispas. Es miembro de la subfamilia Pemfredonina en la familia Sphecidae, grande y diversa (Bohart y Menke 1976). Es uno de los pocos miembros de la familia que logró la sociabilidad completa. Virtualmente las mil o más especies de avispas sociales, como *Polistes canadensis* (ver la descripción de la especie en este libro), pertenecen a Vespidae, una línea filética diferente.

Los nidos de *M. comes* se encuentran asociados sólo a una de las plantas más comunes del sotobosque de la Península de Osa, la palma *Cryosophyla guagara* Allen (ver

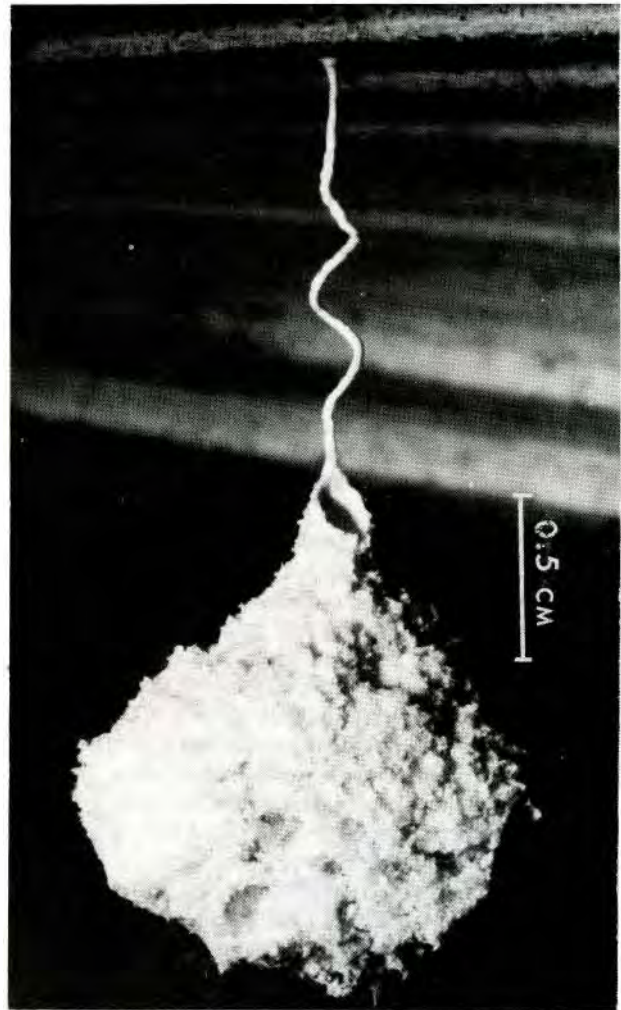


Fig. 11.41 *Microstigmus comes* sujeto al lado inferior de una palma de *Cryosophyla guagara*, note la entrada del panal. Aproximadamente el tamaño de un huevo de una araña, tales panales fueron originalmente sustraídos por error por ellos. Las hembras trabajan juntas para tejer una bolita de material derivado de la palma. Ellos forman esto en un saco y luego lo bajan hasta la punta de la hoja, que finalmente adquiere la característica de espiral. Esta construcción no se asemeja a la forma de construcción de estos panales en otros insectos. Rincón, Península de Osa, Costa Rica (foto, C. W. Rettenmeyer).

la descripción de la especie en este libro). Estos nidos son de una floración cerosa recogida del envés de la fronda; un examen cuidadoso,—realizado más fácilmente de noche con la luz de una linterna—muestra un área ovalada o circular como de 10 cm de diámetro, rodeando el peciolo del nido, de donde las avispas han raspado la floración cerosa. Con un comportamiento completamente desconocido en otras Hymenoptera, las hembras adultas de *M. comes* fabrican seda, secretada de una glándula en el abdomen y aplicada con un denso "cepillo" de setas situadas ventralmente en el último segmento. Esta seda sirve para ligar la cera viscosa, para forrar las celdas y el vestíbulo del nido y para cubrir el pedicelo del nido de doble espiral, dándole una apariencia algo aceitosa y barnizada.

La única entrada está en la parte superior del nido piriforme en donde se une al pedicelo; rara vez hay una doble entrada. Hay celdas en forma de bolsillo agrupadas en la mitad inferior del saco, abriéndose hacia arriba a un vestíbulo hueco que forma aproximadamente la mitad superior del interior del nido. El número de celdas varía desde una a dieciocho, con un promedio de 3,6 por nido.

Muchos nidos contienen dos o más hembras (han sido registradas hasta diez en un sólo nido), cuya pigmentación y desarrollo del ovario sugiere que acaban de emerger, probablemente descendientes de una de las compañeras del nido. Los machos también pueden estar presentes—en una proporción de sexos muy cercana a tres hembras por un macho—y al parecer cooperan en la construcción, el mantenimiento y la defensa del nido. La presencia de ambos sexos en el nido es un acontecimiento raro y digno de atención entre las avispas esfécidas.

La información obtenida por la disección de todas las hembras encontradas en varios nidos, indica que una hembra de cada nido domina en la puesta de los huevos. Tal división en la reproducción está además indicada por el hecho de que cada celda en un nido dado, característicamente estará en una etapa diferente de desarrollo. Las larvas maduras de diversas edades se colocan en las celdas con la cabeza hacia abajo, suspendidas en la orilla de la celda por un tubérculo anal prominente; éstas se transforman en pupas sin cubierta. El desarrollo completo probablemente requiere alrededor de 4 semanas.

Aunque las hembras cooperan para recoger las presas, sólo se aprovisiona una celda a la vez, aun cuando dos o más hembras traen presas simultáneamente. Las presas son Collembola comprimidas en una masa alimenticia compacta de treinta y uno a cincuenta y ocho ejemplares ($x=46$) representando varias especies de Entomobriidae y Sminthuridae. Esta especie es abastecedora en masa, poniendo un único huevo en la celda sólo después de que el complemento total de las presas ha sido surtido en una masa pegada en el costado de la celda. No se sabe nada sobre el comportamiento de caza, excepto que las presas son matadas y transportadas al nido en las mandíbulas de la avispa.

Los nidos son atacados por un bracónido parásito de las avispas, *Heterospilus microstigma* Richards, que, a veces, puede ser observado cuando camina despacio por la superficie externa del saco del nido. Normalmente, pone los huevos a través de éste para alcanzar a su hospedero, del cual se alimenta externamente.

Aunque *M. comes* es el miembro más común de este género en Costa Rica, cuando menos otras tres especies se conocen en la Península de Osa. Una, *M. thripocenus* Richards depreda sobre Thysanoptera y construye un nido de partículas de serrín suspendido por un pedicelo largo y recto desde una variedad de plantas (Matthews 1970). Otras especies pueden ser descubiertas cuando se examinan numerosos hábitats. Por ejemplo, en otras partes, otras especies anidan en sitios protegidos debajo de las rocas o algo similar; West-Eberhard (1977) descubrió cinco nuevas especies a corta distancia de su laboratorio en Cali,

Colombia y está preparando una revisión taxonómica del género, que incluirá más de cincuenta especies nuevas.

En resumen, este pequeño habitante del bosque es único (1) por sus nidos pendientes en forma de saco, formados con material vegetativo, (2) por la habilidad de las hembras adultas para manufacturar seda y utilizarla en la construcción del nido, y (3) por la presencia de los machos que proporcionan cuidado paterno. Más aún *M. comes* satisface los tres criterios de la eusocialidad propuestos por C. D. Michener y confirmados por Wilson (1971): división de labores reproductivas, cuidado cooperativo de las crías y traslape de generaciones. Por lo tanto, es el único miembro de su familia en alcanzar la eusocialidad total. Todavía hay mucho por aprender de su comportamiento; por ejemplo, no se sabe nada sobre la iniciación del nido, del apareo o de la dispersión.

- Bohart, R. M., and Menke, A. S. 1976. *Sphecid wasps of the world*. Berkeley: University of California Press.
- Matthews, R. W. 1968a. Nesting biology of the social wasp *Microstigma comes* (Hymenoptera: Sphecidae, Pemphredoninae). *Psyche* 75:23-45.
- . 1968b. *Microstigma comes*: Sociality in a sphecid wasp. *Science* 160:787-88.
- . 1970. A new thrips-hunting *Microstigma* from Costa Rica (Hymenoptera: Sphecidae, Pemphredoninae). *Psyche* 77:120-26.
- Richards, O. W. 1972. The species of the South American wasps of the genus *Microstigma* Ducke. *Trans. Roy. Ent. Soc. London* 124:123-48.
- West-Eberhard, M. J. 1977. Morphology and behavior in the taxonomy of *Microstigma* wasps. *Proc. Eighth Int. Congr. IUSSI, Wageningen, Netherlands*, pp. 123-25.
- Wilson, E. O. 1971. *The insect societies*. Cambridge: Harvard University Press.

Morpho peleides (Celeste Común, Morfo, Morfo)

P. J. DeVries.

Esta mariposa espectacular (fig. 11.42) se encuentra desde México hasta Colombia y es común en los bosques en toda Costa Rica desde el nivel del mar hasta los 1.400 m de altura. Los adultos tienen dos formas. Una de ellas, casi completamente azul iridiscente por encima, se encuentra principalmente en la cuenca del Atlántico. La otra forma tiene el azul de la parte superior mucho más reducido y se encuentra en el lado del Pacífico desde la ciudad de Puntarenas al sur, hasta Panamá. Una población cerca de Villa Colón en el Valle Central, es casi completamente parda por encima. *M. peleides* (Morphoidae) puede distinguirse de otras especies de *Morpho* en Costa Rica por el color básico chocolate oscuro del vientre y por tener manchas oculares pupiladas en el lado ventral.

Las plantas hospederas incluyen a *Mucuna* spp., *Lonchocarpus* sp., *Machaerium* spp., y *Pterocarpus* sp.

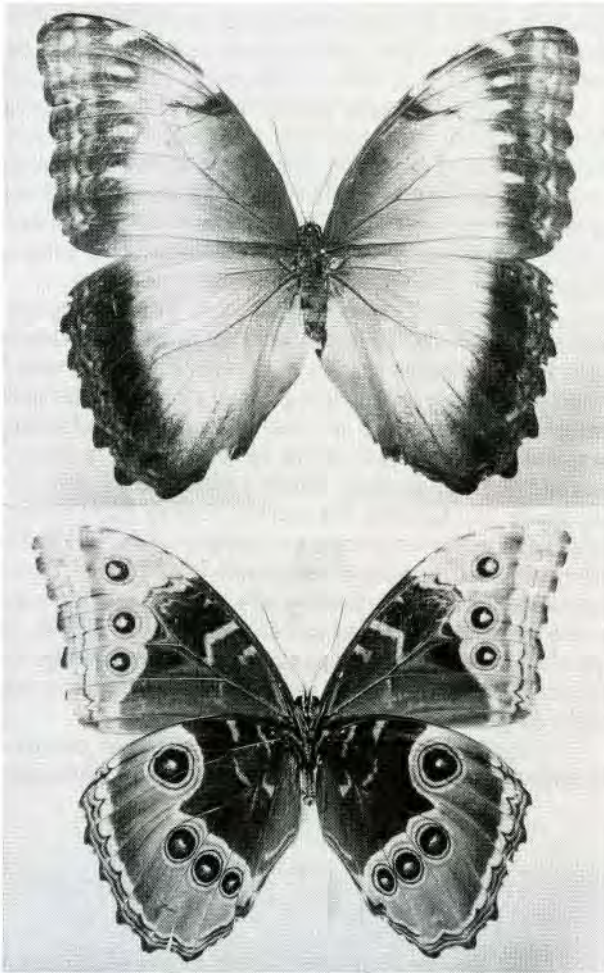


Fig. 11.42 *Morpho peleides*, lado inferior (cabeza) y lado inferior (pie). Costa Rica (fotos, P. J. DeVries).

(Leguminosae) (Young y Muyschondt 1973). Los huevos en forma de domo son puestos individualmente en el envés de las hojas de las plantas hospederas. Las orugas en el último estadio alcanzan una longitud de alrededor de 9 cm y tienen manchas rojas y amarillas. La cápsula cefálica es densamente peluda y los pelos se supone que son urticantes. La crisálida es verde claro, ovoide y muy similar a las de *Caligo* (Brassolidae). El tiempo de desarrollo desde el huevo al adulto es de aproximadamente 115 días (Young y Muyschondt 1973).

Los adultos vuelan en el bosque por los caminos, senderos y arroyos. Su vuelo es a veces lento pero son muy eficientes para evitar caer en las redes de mariposas. Parece que tienen rutas de vuelo que usan por la mayoría de los individuos de una población, cada uno utiliza la misma ruta que el anterior. Las hembras son activas al mediodía, volando entre la vegetación en busca de sitios para ovipositar. Yo he observado a los adultos alimentándose de las futas caídas de *Ficus* spp., *Brosimum* spp. (Moraceae), *Manilkara* spp., *Pouteria* spp. (Sapotaceae), *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae), *Mangifera indica*, *Spondias* spp. (Anacardiaceae), *Musa* sp. (Musaceae), *Theobroma cacao*

(Sterculiaceae), así como de lodo y de carroña. Para más detalles sobre el comportamiento de alimentación de los adultos, ver a Young (1975). A menudo, se encuentra a los adultos con ácaros (¿orobátidos?) en la proboscis (obs. pers.). No se sabe nada acerca de la biología de los ácaros o de los efectos (si hay alguno) sobre las mariposas. Mientras están en el suelo alimentándose, los adultos son extremadamente crípticos y se levantan repentinamente al paso de los intrusos. Sobre una explicación acerca de la teoría del “destello y el deslumbramiento” en la defensa ver a Young (1971 a). Young (1971 b) encontró adultos de *M. granadensis*, una especie muy estrechamente emparentada, descansando gregariamente. Vale la pena investigar más a fondo este comportamiento, especialmente con respecto a *M. peleides*. Yo nunca he visto este comportamiento en ninguna de las especies de *Morpho* en Costa Rica. Las jacamaras (Galbulidae) y los mosqueros grandes (Tyrannidae) se alimentan de los especímenes adultos; a menudo, en el bosque se encuentran montones de alas de *Morpho* debajo de una percha de una jacamara. En el Parque Nacional Santa Rosa, durante la estación seca, los adultos son poco activos y se encuentran en densidades muy bajas en los lechos de los ríos. Yo no sé si los adultos viven hasta que regresan las lluvias y luego se reproducen o si simplemente son vestigios de una población que emigra desde otra parte durante la estación seca.

- Young, A. M. 1971a. Wing coloration and reflectance in *Morpho* butterflies as related to reproductive behavior and escape from avian predators. *Oecologia* 7:209–22.
- . 1971b. Notes on the gregarious roosting in tropical butterflies in the genus *Morpho*. *J. Lep. Soc.* 25:223–34.
- . 1975. Feeding behavior of *Morpho* butterflies in a seasonal tropical environment. *Rev. Biol. Trop.* 23:101–23.
- Young, A. M. and Muyschondt, A. 1973. The biology of *Morpho peleides* in Central America. *Carib. J. Sci.* 13:1–49.

Myrmeleon (Hormiga León, Ant Lions)

M. S. McClure

Las hormigas león del género *Myrmeleon* son muy comunes en todo el territorio de Costa Rica, específicamente en Palo Verde (McClure 1976) y en el Parque Nacional Santa Rosa (Wilson 1974) en la Provincia de Guanacaste, en la Provincia de Puntarenas en la Península de Osa (Wilson 1974) y en Tortuguero en la Provincia de Limón (Simberloff et al. 1978). Por lo general, son más abundantes en las áreas de menor precipitación, donde son más favorables los hábitats para las larvas (suelo seco, de textura suelta). En las áreas de mayor precipitación anual, las larvas se encuentran en la tierra debajo de sobresalientes de rocas, debajo de los leños levemente levantados y dondequiera que estén protegidas de las lluvias. Las larvas

depredadoras de *Myrmeleon* permanecen en el fondo de una fosa cónica que construyen en el suelo (fig. 11.43) y se alimentan de hormigas y otros pequeños artrópodos que caen en los embudos de sus trampas.

El ciclo de vida de estas hormigas es más largo que el de la mayoría de los insectos, debido a que el suministro de alimento para las larvas es de naturaleza intermitente y cuantitativamente variable. Por lo tanto, en una localidad dada puede haber una considerable variedad de tamaños en las larvas que eclosionaron alrededor de la misma época. El adulto de *Myrmeleon*, que mide como 5 ó 6 cm de longitud, es un insecto alargado y de aspecto delicado, de cuerpo delgado con un pronoto relativamente ancho y una cabeza con prominentes ojos compuestos (fig. 11.44 b). Se asemeja a una libélula adulta, excepto que su cuerpo es más suave, tiene antenas más largas, claviformes y la venación de las alas es bastante diferente con los extremos puntiagudos y no redondeados. Los adultos depredan sobre una diversidad de pequeños artrópodos y su actividad es crepuscular o nocturna, descansando durante el día en la vegetación baja. Es fácil capturar a estos voladores débiles cerca de las luces durante la noche.

El imago pone los huevos individualmente en el suelo seco y suelto. Poco después de eclosionar, la larva achaparrada y áspera, en forma de cuña (fig. 11.44 a), comienza a buscar un lugar adecuado para construir una fosa. Abre un surco hacia atrás en la tierra justo por debajo del sustrato, utilizando un patrón de movimientos muy irregulares llamados "garabatos" (fig. 11.43). Por consiguiente, la hormiga león, a menudo, ha sido llamada el insecto garabato. Una vez que encuentra un lugar adecua-

do, la larva comienza la formidable tarea de construir una fosa por medio de especializaciones morfológicas y de comportamiento. Las adaptaciones morfológicas más notables son, el abdomen ovalado posteriormente cónico y la cabeza plana, usada para empujar y levantar arena durante la excavación de la fosa. Las patas metatorácicas, con las tibias y los tarsos fusionados y con las pinzas agrandadas y dirigidas hacia adelante, junto con una serie de cerdas en el cuerpo, también hacia adelante, le permiten a la larva moverse rápidamente hacia atrás en la tierra o fijarse contra el movimiento hacia adelante.

La hormiga león excava una fosa en forma de embudo de 1 a 4 cm de diámetro (fig. 11.43) moviéndose hacia atrás en un círculo, usando el abdomen ovalado como arado y su cabeza plana como pala para lanzar arena hacia arriba. El diámetro de la fosa terminada se relaciona bastante con el tamaño de la larva residente y con la profundidad del sustrato suelto adonde se le cava. El ángulo en que la pared del cono se inclina hacia arriba, desde la base, es similar para un sustrato dado (como 40°). Al concluir la fosa, la larva permanece inmóvil en el fondo, escondida debajo de la tierra suelta. Cuando una hormiga u otro pequeño artrópodo cae conveniente en la fosa, la larva lo agarra con sus largas mandíbulas, chupa el líquido del cuerpo y luego tira los restos fuera de la fosa con un golpe de su cabeza.

Cuando las larvas de *Myrmeleon* están completamente desarrolladas, midiendo de 10 a 12 mm, hilan unos

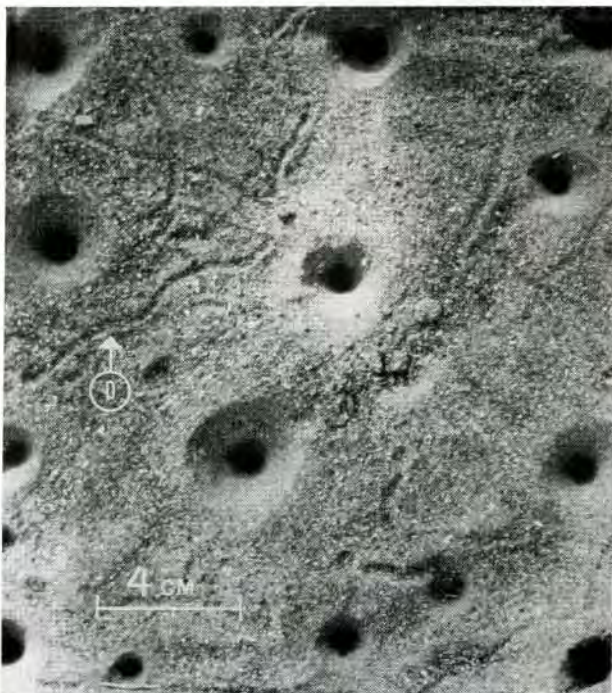


Fig. 11.43 *Myrmeleon* hormiga león abriendo agujeros y surcos (foto, M. S. McClure).



Fig. 11.44 *Myrmeleon*. a) Larva en el fondo de la arena. b) Adulto (foto, M. S. McClure).

capullos de arena y seda usando una hiladera delgada y fusiforme en la punta del abdomen. Los capullos terminados miden de 10 a 15 mm de diámetro, siendo los machos un poco más pequeños que las hembras. Cuando está lista para emerger, la pupa corta el capullo con sus mandíbulas y se empuja hacia afuera y arriba hasta la superficie del suelo por medio de movimientos abdominales. Entonces su piel se abre por el lomo y emerge el imago, completando el ciclo. Las escasas pruebas biológicas disponibles indican que el desarrollo de *Myrmeleon*, desde el huevo hasta el imago, normalmente requiere cuando menos 2 años. Sin embargo, ya que a menudo las larvas ayunan o hibernan por períodos prolongados, probablemente se requieren 3 años o más para el desarrollo larval de algunos individuos. Las larvas de diversos tamaños y los adultos abundaban en febrero, durante la época seca en Palo Verde (provincia de Guanacaste) (McClure 1976), lo que indica que las etapas de desarrollo se traslapan extensivamente.

Por décadas, los naturalistas en todo el mundo han estado intrigados por las fascinantes actividades de las hormigas león constructoras de fosas. Sin embargo, la mayor parte de la literatura consiste en informaciones descriptivas sobre los garabateos, la construcción de la fosa y el comportamiento de captura de la presa por las larvas en zonas templadas. Sobre estos diversos informes Topoff (1977) y Klein (1982) proporcionan un informe especialmente detallado acerca de las investigaciones de las respuestas larvales a diversas condiciones de hábitat, incluyendo la luz, la temperatura del suelo, los obstáculos y la textura del sustrato encontrado durante el garabateo y la construcción de la fosa.

Las investigaciones sobre las hormigas león constructoras de fosas en los trópicos se han centrado en examinar la biología de alimentación (Griffiths 1980 a,b) incluyendo los factores que afectan la dispersión y la distribución espacial de las larvas. En su informe acerca de la captura de las presas y la competencia en las hormigas león, Wilson (1974) razonó que la selección natural debería favorecer una larva que responda a la escasez de alimentos situando de nuevo su fosa de manera que la captura de presas sea mayor y la competencia intraespecífica sea menor. Concluyó que la distribución de espacio ideal de las fosas para lograr este propósito sería una configuración en forma de "rosquilla" que Wilson pretendió demostrar tanto en poblaciones naturales como experimentales de *Myrmeleon*. En experimentos posteriores (McClure 1976) demostró que la densidad larval tenía efectos importantes en la distribución espacial de las fosas. Utilizando el análisis del vecino más cercano, demostré que la dispersión de las hormigas león aumenta en regularidad conforme aumenta la densidad, resultando finalmente en un arreglo espacial uniforme cuando hay una densidad máxima, con las fosas equidistantes unas de otras. Debati que un patrón de dispersión uniforme aumentaría la distancia entre las larvas y, por lo tanto, haría óptima la captura de la presa y reduciría más la competencia intraespecífica de lo que lo haría una configuración de "rosquilla". Simberloff (1970) y Simberloff *et al.* (1978) cuestionan la validez de utilizar el análisis del vecino para determinar la

configuración espacial de las fosas y arguyen que las poblaciones de las hormigas león en la naturaleza y en el laboratorio no están dispersadas al máximo y podrían más bien estar amontonadas. Sugieren que de los diversos factores que contribuyen a la dispersión, el lanzamiento de arena durante la construcción de la fosa y el canibalismo tienen más importancia que las limitaciones alimenticias. Se requiere más investigación acerca de la bionomía y el comportamiento de *Myrmeleon*, para determinar los mecanismos de dispersión de estos fascinantes insectos cavadores de fosas.

Griffiths, D. 1980a. The feeding biology of ant lion larvae: Prey capture, handling and utilization. *J. Anim. Ecol.* 49:99–125.

———. 1980b. The feeding biology of ant lion larvae: Growth and survival in *Mortier obscurus*. *Oikos* 34: 364–70.

Klein, B. G. 1982. Pit construction by antlion larvae: Influence of soil illumination and soil temperature. *J. New York Ent. Soc.* 90:26–30.

McClure, M. S. 1976. Spatial distribution of pit-making ant lion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae): Density effects. *Biotropica* 8: 179–83.

Simberloff, D. 1979. Nearest neighbor assessments of spatial configurations of circles rather than points. *Ecology* 60:679–85.

Simberloff, D.; King, L.; Dillon, P.; Lowrie, S.; Lawrence, D.; and Schilling, E. 1978. Holes in the doughnut theory: The dispersion of ant-lions. *Brenesia* 14–15:13–46.

Topoff, H. 1977. The pit and the ant lion. *Nat. Hist.* 86:64–71.

Wilson, D. S. 1974. Prey capture and competition in the ant lion. *Biotropica* 6:187–93.

***Nasutitermes* (Comején, Hormiga Blanca, Nasute Termite, Arboreal Termite)**

Y. D. Lubin

Los nidos de las termitas *Nasutitermes* (fig. 11.45) son comunes y conspicuos en los bosques muy húmedos y en las orillas de los bosques en las tierras bajas de Centro América. Estos nidos, grandes y esféricos, de pardo oscuro a negro (Thorne 1980) generalmente son arbóreos. Están hechos de "cartón" —madera masticada por las termitas obreras y pegadas con "pegamento" fecal. La capa externa del cartón, a menudo, es suave, pero progresivamente se hace más dura hacia el interior del nido. Los senderos cubiertos compuestos de la misma sustancia, van desde el nido a los sitios de alimentación en los árboles y en la madera o en las hojas del suelo. El género se encuentra ampliamente distribuido en el Neotrópico, habiendo muchas especies en Centro América (Araujo 1970).

Básicamente *Nasutitermes* tiene tres castas: las reproductoras y dos castas estériles, las obreras y los



Fig. 11.45 a) *Nasutitermes*, nido en el tronco de un árbol del bosque pluvial (Parque Nacional de Corcovado, Península de Osa) b) *Nasutitermes*, nido en un árbol en un potrero. (Potrerillos, Guanacaste, Costa Rica) (Fotos de D. Janzen).

soldados. Estas dos últimas pueden ser machos o hembras. Por lo general, cada colonia tiene una única reina fisogastrica (fig. 11.46) y un rey, aunque se ha informado de algunos nidos con múltiples reinas. La casta sexual se produce estacionalmente. En el bosque tipo monzón de las tierras bajas en la Isla de Barro Colorado en Panamá, las ninfas con muñones de alas en desarrollo aparecen en los nidos al final de la época seca (marzo). Los enjambres de adultos alados se dan principalmente en abril y mayo, después de los primeros aguaceros de la época lluviosa y pueden encontrarse esporádicamente hasta agosto o setiembre. Las termitas son insectos hemimetábolos y por lo tanto, todas las etapas inmaduras técnicamente son "ninfas". Sin embargo, los especialistas en termitas se refieren a los inmaduros de las castas reproductivas como ninfas y a los inmaduros de las castas no reproductivas como larvas. Los adultos reproductivos también son llamados imagos, alados o adultos con alas para distinguirlos de los neoténicos reproductivos descendientes de las obreras o las ninfas con muñones alados.

No se ha estudiado la producción de enjambres o el comportamiento después del vuelo en ningún *Nasutitermes* del Neotrópico. En el género emparentado *Trinervitermes* (una termita nasuta de África), las hembras descienden y atraen a los machos hacia las feromonas sexuales emitidas por las glándulas tergaes o esternales en la punta del abdomen. Las alas se desprenden en ambos sexos y los machos siguen a las hembras en fila, uno detrás del otro, buscando sitios para anidar, manteniendo el contacto por medio de estímulos táctiles y olfatorios (Leuthold 1975).

Las feromonas juegan un papel importante en otras comunicaciones de *Nasutitermes*: en la orientación y en la alarma y defensa. Por ser las obreras ciegas, la orientación es totalmente por medio de rastros químicos.

La feromona del rastro es producida en las glándulas esternales de las obreras y los soldados produciendo el comportamiento que obliga a seguir el rastro en ambas castas (Stuart 1963). En *Trinervitermes* las glándulas esternales en los soldados son vestigiales, mientras que en las obreras y los alados éstas son grandes y funcionales (Leuthold y Luscher 1974). Probablemente las feromonas del rastro no tengan la misma importancia en todas las castas. Los rastros se tienden en dos contextos: a las fuentes del alimento y a los sitios de peligro. En el último caso, también está implicada la transmisión de la alarma a través de otras feromonas o medios táctiles.

Los soldados de *Nasutitermes*, los nasutes, están especializados para la defensa química: la cabeza es alargada, formando un hocico o "naso" (fig. 11.46) a través del que lanzan una secreción pegajosa de olor fuerte, fabricada en la glándula cefálica, que ocupa la mayor parte de la cápsula cefálica y contiene monoterpinas (que le dan un olor característico similar a la trementina) y un compuesto de bajo peso molecular (Moore 1964; VrKoc *et al.* 1973). Esta secreción atrapa a los pequeños artrópodos depredadores y quizá también es tóxica para ellos; es irritante y de sabor desagradable para los osos hormigueros *Tamandua* (Edentata, Myrmecophagidae) (Lubin y Montgomery 1980).

El éxito de los soldados en la defensa se debe a su gran cantidad en el nido y al comportamiento defensivo. Cuando se rompe un nido o un sendero tapado de *N. corniger* (una especie común encontrada en Panamá y Costa Rica), los soldados salen de prisa en grandes cantidades, mientras que las obreras desaparecen en segundos por el sendero o el nido. Las obreras regresan a arreglar el daño sólo después de unos cuantos minutos. El número de nasutes que emergen de las roturas en el nido de cartón es de dos a diez veces (Lubin y Montgomery 1980). Los depredadores, repelidos por las secreciones de los nasutes (las hormigas) o que encuentran a éstos de mal sabor (los osos hormigueros *Tamandua*), desisten de atacar el nido.



Fig. 11.46 *Nasutitermes physogastric* reina con las cabezas de "nasutes" claramente visibles sobre su abdomen amarillo. Palmar Norte, Costa Rica (foto, D. H. Janzen).

De hecho, los osos hormigueros *Tamandua* evitan los nidos de cartón de *Nasutitermes* donde se encuentran los soldados están en grandes cantidades, prefiriendo alimentarse de las concentraciones de termitas, lejos del nido (Lubin y Montgomery 1980). Los nidos son atacados en condiciones especiales: cuando contienen individuos reproductivos justo antes de que salgan en enjambres o cuando contienen hormigas. En ambos casos, las defensas de las colonias pueden tener una capacidad menor para defenderse (una producción reducida de soldados) o los osos hormigueros pueden alzar su nivel de tolerancia a las secreciones de los nasutes en vista de un recurso alimenticio altamente deseable (los individuos reproductivos ricos en lípidos).

En *N. corniger*, del 12 al 20% de la población total del nido está compuesta por nasutes (Lubin y Montgomery 1980). Esta es una proporción grande, comparada con otras especies diferentes al comején; por ejemplo, los soldados mandibulados de *Microcerotermes exiguus*, un termitido sin ningún sistema evidente de defensas químicas, forman sólo como el 2% de la población. Los nasutis no tienen mandíbulas y deben ser alimentados por las obreras y por lo tanto, deben representar un cuantioso consumo energético para la colonia. Las presiones de depredación causadas por los vertebrados principalmente los hormigueros, pueden ser responsables de mantener grandes proporciones de nasutis en las colonias.

Los principales depredadores de *Nasutitermes* son los osos hormigueros *Tamandua*, varias especies de hormigas (incluyendo a las especialistas en termitas, *Termitopone*), las lagartijas *Anolis* y varios chinches reduvios (Hemiptera) que se especializan en *Nasutitermes* (v.g., *Salvavata variegata* en Panamá). Los enjambres de los alados son atacados por casi todos los insectívoros que se encuentran en la vecindad. Varias aves (Trogonidae, Bucconidae y pericos) construyen sus nidos en los termiteros, causándoles grandes daños. Los ataques de los osos hormigueros a los nidos de cartón de *Nasutitermes* y *Microcerotermes* en la isla de Barro Colorado dieron cuenta de alrededor del 20% de todo el daño observado en una muestra de nidos; el resto del daño fue debido a las aves que anidaban y a causas desconocidas (Lubin, Montgomery y Young 1977). Las hormigas de los géneros *Azteca*, *Camponotus* y *Monacis*, a menudo, usurpan parte de un nido de *Nasutitermes* y eventualmente pueden causar que las termitas lo abandonen.

Araujo, R. L. 1970. Termites of the Neotropical region.

In *The biology of termites*, ed. K. Krishna and F. M. Weesner, pp. 527–76. New York: Academic Press.

Leuthold, R. H. 1975. Orientation mediated by pheromones in social insects. In *Pheromones and defensive secretions in social insects*, ed. C. Noirot, P. E. Howse, and G. Le Masne, pp. 197–211. Dijon: University of Dijon.

Leuthold, R. H., and Luscher, M. 1974. An unusual caste polymorphism of the sternal gland and its trail pheromone production in the termite *Trinervitermes bettonianus*. *Insectes Sociaux* 21:335–42.

Lubin, Y. D., and Montgomery, G. G. 1980. Defenses of *Nasutitermes* termites (Isoptera, Termitidae) against *Tamandua* anteaters (Edentata, Myrmecophagidae). *Biotropica* 13:66–76.

Lubin, Y. D.; Montgomery, G. G.; and Young, O. P. 1977. Food resources of anteaters (Edentata, Myrmecophagidae). 1. A year's census of arboreal nests of ants and termites on Barro Colorado Island. *Biotropica* 9:26–34.

Moore, B. P. 1964. Volatile terpenes from *Nasutitermes* soldiers (Isoptera, Termitidae). *J. Insect Physiol.* 10: 371–75.

Stuart, A. M. 1963. Origin of the trail in the termites *Nasutitermes corniger* (Motchulsky) and *Zootermopsis nevadensis* (Hagen), Isoptera. *Physiol. Zool.* 36: 69–84.

Thorne, B. L. 1980. Differences in nest architecture between the Neotropical arboreal termites *Nasutitermes corniger* and *Nasutitermes ephratae* (Isoptera: Termitidae). *Psyche* 87:235–43.

Vrkoc, J.; Ubik, K.; Dolejes, L.; and Hrdy, I. 1973. On the chemical composition of frontal gland secretions in termites of the genus *Nasutitermes*. *Acta Ent. Bohemoslov* 70:74–80.

Nephila clavipes

(Araña de Oro, Golden Orb-Spider)

Y. D. Lubin

Esta araña es la más grande de las tejedoras de espirales (familia Araneidae) del Nuevo Mundo; las hembras de *Nephila clavipes* (fig. 11.47) pesan cerca de 1 g y son como de 2,5 cm de largo (longitud del cuerpo). Las telas en espiral de *Nephila* se reconocen fácilmente por su tamaño (a menudo de 60 cm de diámetro) y por su seda fuerte y amarillenta, tan fuerte que antiguamente se utilizaba en miras de cañón en las armas de fuego (que requieren de hilos finos y durables). La seda de otra especie (*N. maculata*) todavía se usa como señuelos de pesca por las tribus costeras de Nueva Guinea.

La tela de *Nephila* consiste en una espiral vertical asimétrica con el eje cerca de la parte superior y una maraña de hilos no pegajosos —la barrera de la tela— en uno o ambos lados de la espiral (v.g., dorsal y/o ventral a la araña). La espiral, en sí, está construida por los radios no pegajosos, los hilos de la armazón y una espiral estructural viscosa (pegajosa) superpuesta en la espiral estructural. A diferencia de la mayoría de las otras tejedoras de espirales, *Nephila* no saca la espiral estructural conforme va hilando la espiral pegajosa, de manera que la tela terminada contiene estos dos elementos espirales. Toda la tela funciona como una trampa pegajosa para los insectos aéreos. La araña se posa en el centro, viendo hacia abajo, y vigila la tela por si hay vibraciones causadas por el impacto de un insecto en la tela o por su forcejeo.

Nephila inmoviliza a los insectos atrapados mor-diéndolos (Robinson y Mirick 1971), y probablemente

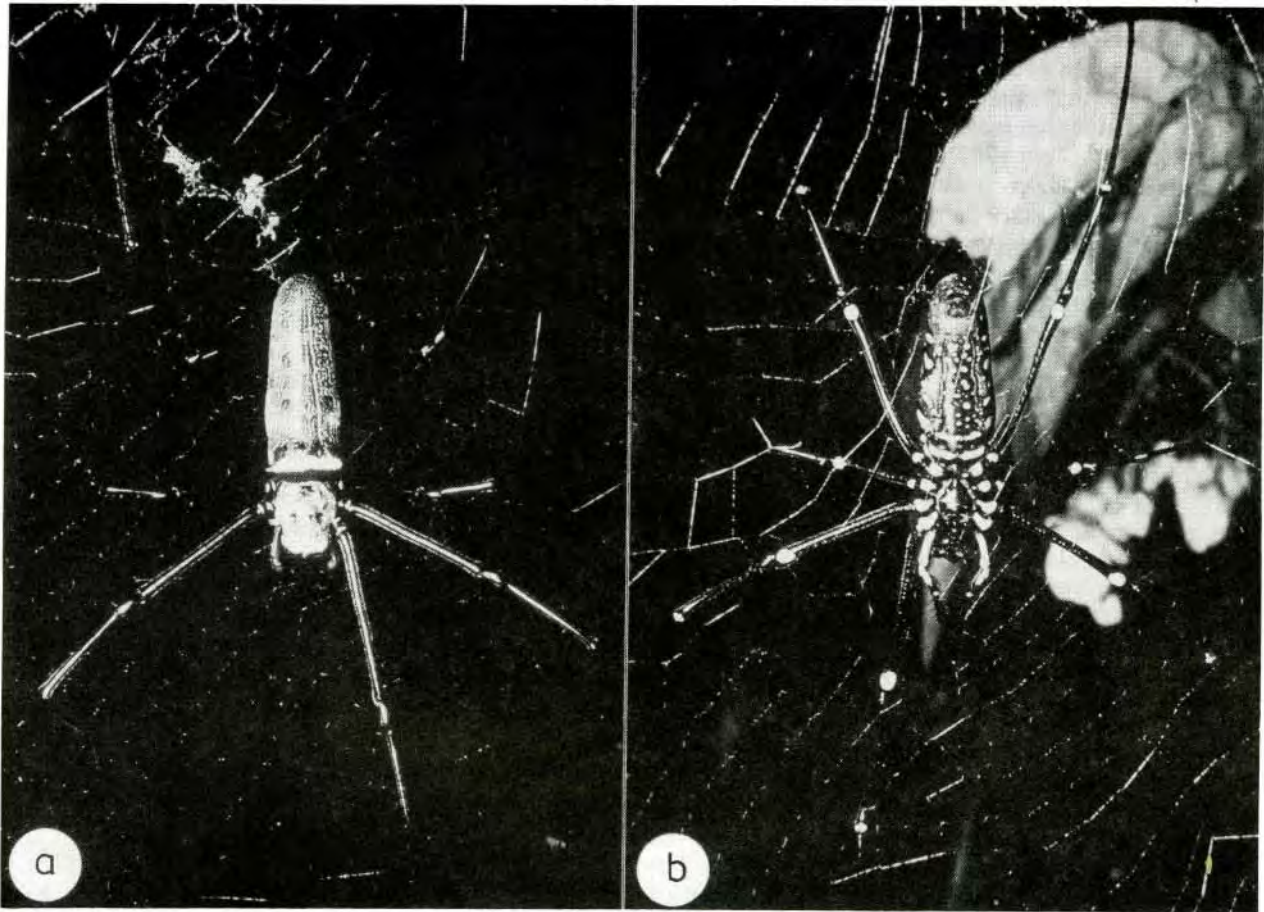


Fig. 11.47 *Nephila clavipes*, hembra adulta descansando en una tela de araña. a) Lado superior. b) Lado inferior. Sirena. Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (foto, D. H. Janzen).

inyectándoles veneno y enzimas digestivas. Luego la araña saca la presa de la tela o la libera con los quelíceros y se la lleva al eje para alimentarse; envuelve en seda las presas grandes o voluminosas antes de transportarlas al eje (pero después de la mordedura inicial). *Nephila* es activa en la captura de presas tanto de día como de noche y consume una gran diversidad de insectos, que varían desde los pequeños dípteros hasta los grandes abejones escarabidos y las mariposas nocturnas esfíngidas. A diferencia de muchas otras tejedoras en espiral (v.g., *Argiope*, *Eriphora*, *Araneus*) *Nephila* inicialmente no ataca a los insectos envolviéndolos en seda. Esto significa que el insecto que forcejea no puede ser inmovilizado a distancia (lanzándole seda); para poder morder, la araña debe estar en contacto directo con el insecto y por lo tanto, corre el peligro a su vez de ser mordida, pateada, punzada o rociada por la presa. Debido a esto, y realmente a pesar de su tamaño, *N. clavipes* es una araña "cobarde" y es incapaz de batirse exitosamente con los insectos grandes o agresivos (v.g., las esperanzas o las avispa grandes) o con los que tienen defensas químicas, como los chinches pentatómidos y muchas hormigas (Robinson, Mirick y Turner 1969).

Típicamente *Nephila clavipes* se encuentra en los claros del bosque y en las áreas de crecimiento secundario en una diversidad de hábitats a elevaciones bajas y medias. Cuando hay estructuras de apoyo disponibles, las arañas se agregan, a menudo, en grupos de varios centenares. Las telas individuales se adhieren unas a otras por hilos de la armazón y por las telas de barrera. Las agregaciones de este tipo son un espectáculo común en los alambres de teléfono y de electricidad, en las torres de radio y en los puentes en Panamá y Costa Rica. Las poblaciones de *N. clavipes* en las tierras bajas en Panamá son altamente estacionales, habiendo dos picos de adultos al principio de la estación seca (diciembre y enero) y en la primera mitad de la estación lluviosa (julio y agosto) (Vollrath, s.f. a; Lubin 1978).

Los machos de *N. clavipes* son pequeños, como una décima parte del peso de las hembras adultas. Maduran en menos estadíos que las hembras (Vollrath, s.f. b). El tamaño de los machos varía y su tamaño final depende del estadío en el cual maduren (esto puede estar bajo control ambiental o genético). Varios machos adultos pueden vivir en la tela de una sola hembra, alimentándose de sus presas y son comunes las interacciones agresivas

recíprocas entre ellos. El tamaño puede ser importante para determinar el resultado de estos combates y esencialmente en el éxito del macho por obtener el acceso a la hembra (Vollrath s.f. b).

En las telas de *Nephila* hay varios cleptoparásitos asociados a ellas. Las arañas terídidas del género *Argyrodes* viven en la tela de *Nephila* (y también de otras arañas), alimentándose de pequeños insectos que quitan directamente de la tela, así como de insectos más grandes capturados y predigeridos por la anfitriona (Vollrath 1980). *Argyrodes elevatus* puede responder a las vibraciones causadas por la hospedera cuando envuelve su víctima y las utiliza como señales para localizar a la presa (Vollrath 1979). Las moscas milíquidas (*Phyllophaga*) se alimentan de los jugos de las presas de *Nephila*, licuadas por la araña (Robinson y Robinson 1977). Las mariposas nocturnas pirálidas y las moscas nematocerosas se posan en los hilos del marco no pegajosos y en los de la barrera de la tela y supuestamente ganan protección contra los depredadores que se orientan visualmente (Robinson y Robinson 1975, 1976): los chinches emisíninos (*Hemiptera*), las avispas *Mischocyttarus*, las libélulas y los colibríes se roban las presas de las telas de *Nephila*, aunque no se les puede considerar como verdaderos cleptoparásitos (Vollrath 1980).

- Lubin, Y. D. 1978. Seasonal abundance and diversity of web-building spiders in relation to habitat structure. *J. Arachnol.* 6:31-53.
- Robinson, M. H., and Mirick, H. 1971. The predatory behavior of the golden-web spider *Nephila clavipes* (Araneae: Araneidae). *Psyche* 78:123-39.
- Robinson, M. H.; Mirick, H.; and Turner, O. 1969. The predatory behavior of some araneid spiders and the origin of immobilization wrapping. *Psyche* 76: 485-501.
- Robinson, M. H., and Robinson, B. 1973. Ecology and behavior of the giant wood spider *Nephila maculata* (Fabricius) in New Guinea. *Smithsonian Contrib. Zool.* 149:1-76.
- . 1975. A tipulid associated with spider webs in Papua New Guinea. *Entomol. Month. Mag.* 112:1-3.
- . 1976. The ecology and behavior of *Nephila maculata*: A supplement. *Smithsonian Contrib. Zool.* 218:1-22.
- . 1977. Associations between flies and spiders: Bibiocommensalism and dipsoparasitism? *Psyche* 84:150-57.
- Vollrath, F. 1979. Vibrations: Their signal function for a spider kleptoparasite. *Science* 205:1149-51.
- . 1980. Kleptoparasitism as opposed to kleptobiosis and commensalism. *Am. Nat.*, in press.
- . 1981. Behavior of the kleptoparasitic spider *Argyrodes elevatus* (Araneae, Theridiidae). *Anim. Behav.*, in press.
- . n.d.a. Population dynamics of *Nephila clavipes*. In preparation.
- . n.d.b. Considerations of male size and sex-ratio in spiders. In preparation.

Nyssodesmus python (Milpiés, Large Forest-floor Millipede)

I. L. Heisler

Nyssodesmus python (fig. 11.48) pertenece al orden de milípedos Polydesmida, cuyos miembros tienen veinte segmentos corporales, diecinueve de los cuales llevan un par de quillas orientadas más o menos horizontalmente. En *N. python* las quillas son largas y los segmentos son relativamente planos, dándoles la apariencia de isópodos muy grandes y demasiado largos. En su mayoría, los individuos son amarillo blancuzco opaco excepto por un par de franjas longitudinales pardo oscuras que se extienden a lo largo de los márgenes inclinados del dorso. Las hembras tienen de 70 a 100 mm de longitud y de 13 a 15 mm de ancho máximo. Los machos son más pequeños: de 65 a 90 mm de largo y de 12.5 mm de ancho. En los machos, el primer par de patas del último segmento está modificado en "gonópodos" pequeños y curvados, utilizados para transferir esperma. La información taxonómica sobre *N. python* y otros milípedos de Centro América puede encontrarse en Loomis (1968) y Pocock (1910).

Nyssodesmus python (anteriormente *Platyrhacus bivurgatus*) se encuentra en la vertiente del Caribe de Costa Rica, pero se desconoce su extensión exacta. Es muy abundante en La Selva y ahí se halla casi exclusivamente en la vegetación de *Heliconia imbricata* y en las viejas plantaciones de cacao donde el estrato inferior no ha sido cortado. Al igual que otros milípedos polidésmidos, parece que se alimenta ampliamente de madera en descomposición. Los milípedos tienen una flora intestinal diversificada para liberar las sustancias nutritivas y para reducir las toxinas de los materiales vegetales ingeridos (Sakwa 1974). Ecológicamente son importantes como elementos de descomposición. También tienen un papel importante en el ciclo de los minerales, ya que, a diferencia de la mayoría de los otros artrópodos terrestres, sus exoesqueletos contienen grandes cantidades de sales de calcio además de quitina (Gist y Crosley 1975).



Fig. 11.48 *Nyssodesmus python* en cópula en el suelo del bosque. Finca La Selva, distrito Sarapiquí, Costa Rica (foto, D. H. Janzen).

Se sabe muy poco acerca de la historia natural de los milípedos tropicales (ver a Causey 1943; y Lewis 1974; Toye 1967). El patrón general de reproducción y desarrollo en *Polydesmida* es el siguiente: las aberturas genitales externas (vulvas) de las hembras se localizan ventralmente en la membrana conectiva entre el segundo y el tercer segmento. En los machos, los conductos espermáticos se abren en las coxas o cerca de ellas en el segundo par de patas. Antes de la cópula, un macho arrolla la porción anterior de su cuerpo para poner sus gonópodos en contacto con estas aberturas, y así transferir a ellas el esperma. La cópula es de vientre con vientre y el esperma es transferido por una serie de empujones de los gonópodos a la vulva. Ahí se almacena en receptáculos especiales hasta el momento de la puesta de huevos.

Los huevos son puestos en el suelo en pequeñas cavidades, a menudo, construidas con desechos larvales, y dan origen a juveniles de siete segmentos en su primer estadio que luego pasan por una serie de estadios juveniles. En cada muda se añaden nuevos segmentos y aparecen patas en los segmentos originalmente ápodos. Las mudas se llevan a cabo en las cámaras del suelo, con frecuencia también construidas con desechos larvales.

Los juveniles más viejos de *Nyssodesmus python* se asemejan en forma a los adultos, pero carecen de pigmentos y son más pequeños y con menos segmentos. Los adultos recién mudados, son suaves y sin pigmentos; la pigmentación y calcificación total del exoesqueleto toma como un mes. *N. python* también muda después de haber alcanzado la madurez sexual. Se desconoce el ciclo de vida de esta especie pero probablemente alcance más de un año y puede ser hasta de varios años.

Casi todos los milípedos producen sustancias tóxicas utilizadas en la defensa contra los depredadores (Casnati *et al.* 1963). Cuando se les molesta, los individuos de *Nyssodesmus python* se enrollan en una espiral, expulsan el contenido del intestino posterior y liberan un líquido que contiene cianuro de hidrógeno y benzaldehído. Si es expulsado con violencia, el líquido puede ser rociado hasta 30 cm. Este comportamiento, junto con su gran tamaño y su exoesqueleto rígido, parece que acobarda a la mayoría de los depredadores potenciales. Las causas más probables de mortalidad en los adultos son el parasitismo, especialmente durante los períodos vulnerables de la muda.

El aspecto más obvio en el comportamiento de *Nyssodesmus python* en La Selva es la "monta" de las hembras por los machos después de la cópula. Durante todo el año se puede encontrar a la mayoría de los individuos en parejas heterosexuales, con el macho sobre el dorso de la hembra. Las hembras solitarias son poco comunes y rara vez permanecen sin escolta por más de 24 h. Los machos montan a las hembras hasta por 5 días y posiblemente mucho más. Ellos no esperan la receptividad femenina, ya que la cópula se lleva a cabo durante las primeras 6 h después del encuentro, y virtualmente todas las hembras montadas son receptivas.

La explicación más probable para la evolución del comportamiento de "monta" de esta especie es la selección sexual.

Las hembras permanecen receptivas durante períodos prolongados y se aparean con muchos machos. Ya que en los milípedos el esperma no es utilizado sino inmediatamente antes de la oviposición, los apareos múltiples de las hembras pueden conducir a la competencia entre el esperma de diferentes machos por fertilizar un solo grupo de huevos. En *N. python* probablemente cualquier ganancia en el éxito reproductivo experimentado por un macho al dejar a la hembra después de la cópula para buscar nuevas hembras sea balanceada por pérdidas mayores debido a la competencia con el esperma de los apareos subsiguientes. Los machos solitarios y sexualmente activos generalmente permanecen así por períodos más largos que las hembras receptivas solitarias, por lo tanto, la posibilidad de un macho por aparearse de nuevo es más baja que la de una hembra. La monta evidentemente reduce la posibilidad de que una hembra aparee con un nuevo macho. Cuando un competidor sexual está presente, un macho en posición de monta dobla los segmentos anteriores de su cuerpo para forzar la cabeza y los segmentos anteriores de la hembra sobre sus aberturas sexuales, haciendo imposible el acceso sexual por parte de otro macho. Las hembras probablemente sean incapaces de resistir esta flexión forzada, ya que los músculos que producen una flexión dorsal del cuerpo son mucho más grandes que los opuestos.

El comportamiento de monta después de la cópula no ha sido encontrado en otras especies de milípedos. En *Nyssodesmus python* éste probablemente resulte por la combinación de una densidad de población excepcionalmente alta y por la procreación no estacional, y ambos hacen que la receptividad extendida y el apareo múltiple de las hembras sea más probable.

- Casnati, G.; Nencini, G.; Quilico, A.; Pavan, M.; Ricca, A.; and Salvatori, T. 1963. The secretion of the myriapod *Polydesmus collaris collaris* (Koch.). *Experientia* 19:409–11.
- Causey, N. B. 1943. Studies on the life history and the ecology of the hothouse millipede, *Orthomorpha gracilis* (C. L. Koch, 1847). *Am. Midl. Nat.* 29:670–82.
- Gist, C. S., and Crossley, D. A., Jr. 1975. The litter arthropod community in a southern Appalachian hardwood forest: Numbers, biomass, and mineral element content. *Am. Midl. Nat.* 93:107–22.
- Lewis, J. G. E. 1974. The ecology of centipedes and millipedes in northern Nigeria. *Symp. Zool. Soc. London* 32:423–31.
- Loomis, H. G. 1968. *A checklist of the millipedes of Mexico and Central America*. Bulletin 266. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Pocock, R. I. 1910. *Biologia Centrali-Americana, Insecta: Chilopoda and Diplopoda*. London: R. H. Porter.
- Sakwa, W. N. 1974. A consideration of the chemical basis of food preference in millipedes. *Symp. Zool. Soc. London* 32:329–46.
- Toye, S. A. 1967. Observations on the biology of three species of Nigerian millipedes. *J. Zool., London* 152:67–78.

Orophus conspersus
(Esperanza, Bush Katydid)

D. C. F. Rentz

Orophus conspersus (fig. 11.44) y su pariente *O. tessellatus* Saussure son dos miembros muy comunes en la comunidad del bosque muy húmedo tropical en toda Costa Rica. Ambos parecen igualmente abundantes, pero tal vez *O. conspersus* lleve la ventaja. Estos insectos son miembros de los Phaneropterinae —las esperanzas. Inmediatamente se pueden reconocer como tales al inspeccionar sus tibias anteriores. Los Phaneropterinae del Nuevo Mundo tienen una estructura auditiva abierta en forma de pandereta. Las otras subfamilias de Tettigoniidae tienen una estructura auditiva con un puente que separa las porciones interiores y exteriores, el cual puede ser en forma de hendedura o rara vez ovado.

O. conspersus es un insecto en forma de hoja. Las alas anteriores son ovadas y angulares; las alas posteriores, cuando se doblan para descansar, sobresalen posteriormente por debajo de las anteriores. Por lo general, esta especie es amarillo verdoso o amarillo pardo. Es altamente variable en cuanto al color. Las tegminas o alas anteriores pueden tener unas cuantas manchitas o mosaicos. Los machos y las hembras, aunque similares, se distinguen con

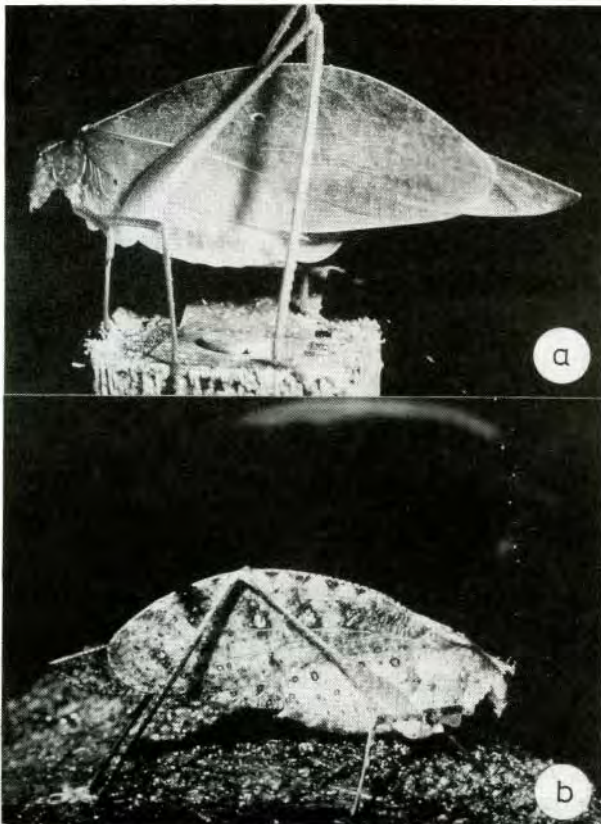


Fig. 11.49 *Orophus conspersus*. a) Esperanza hembra. b) Esperanza macho. Finca La Selva, distrito Sarapiquí, Costa Rica (fotos, D. C. F. Rentz).

facilidad. Los machos tienen un área de estridulación ligeramente modificada en la superficie dorsal del ala anterior. Puede verse cómo una vena pardusca un poco hinchada en posición horizontal. El lado inferior de esta vena consiste en una fila de clavijas o laminillas muy tupidas que sólo pueden verse bajo un microscopio. El macho levanta un poco los élitros y frota el aparato estridulador contra una vena modificada (el raspador) en el ala opuesta. Esto produce el sonido hecho por todos los tetigónidos (esperanzas). Las hembras de algunas especies son silenciosas, pero, las de muchas responden al canto del macho produciendo una llamada similar al frotar las alas unas con otras. Su canto, por lo general, tiene una intensidad mucho más baja e implica la acción de las laminillas en varias venas del ala anterior, a través de otras laminillas en el ala anterior opuesta. La función principal de la estridulación en los tetigónidos es para atraer al sexo opuesto. La estructura y el número de laminillas de una "lima" de estridulación es de gran valor taxonómico ya que morfológicamente refleja la singularidad del canto de cada especie. La estridulación es un mecanismo fundamental para la separación de los tetigónidos y en gran medida permanece sin estudiarse en los trópicos americanos.

O. conspersus es la más pequeña de dos especies que pueden encontrarse simpátricamente en la mayoría de los bosques tropicales muy húmedos en las tierras bajas de Costa Rica. Su longitud máxima tiene un promedio de 40 mm en los machos y 44 mm en las hembras —desde el frente de la cabeza hasta la punta de las alas posteriores. *O. tessellatus* es una especie más grande; la longitud total de los machos es en promedio de 53 mm y de las hembras de 54 mm. El fastigio del vértice en *O. tessellatus* es bajo y en *O. conspersus* es levemente surcado, pero es mucho más prominente en *O. tessellatus* (Hebard 1927). Los ejemplares más grandes de *O. conspersus* con frecuencia son difíciles de distinguir de los más pequeños de *O. tessellatus*. En general, *O. tessellatus* es pardo oscuro y la mayoría de los individuos parecen hojas secas del mismo color. Una pequeña cantidad puede ser verdusca y algunos totalmente verdes, pero éstos son poco comunes. La mayoría de los individuos de *O. conspersus* son verduscos y nunca he encontrado uno tan pardo oscuro como los más oscuros de *O. tessellatus*.

Ambas especies se encuentran en el sotobosque y la mayoría de las veces *O. tessellatus* está en el suelo entre las hojas secas y no en los arbustos, lugar preferido por *O. conspersus*. Parece que ambas especies son nocturnas, siendo quizás *O. conspersus* la especie de tetigónido más común durante la noche en los senderos en La Selva y en San Vito y en la Península de Osa. La mayoría de los individuos descansan expuestos en la superficie de las hojas hasta una altura de 2 m. Al igual que en la mayoría de los tetigónidos del bosque, la estridulación es esporádica (Rentz 1975).

Para ambas especies de *Orophus*, el ciclo de vida parece ser continuo durante todo el año, siendo mayor el número de adultos durante la época lluviosa. Las hembras tienen un extraño ovipositor aplastado lateralmente, de bordes dentados. Los huevos son en forma de disco y

extremadamente aplastados, lo que indica que la oviposición ocurre entre las capas de una sola hoja. Esto nunca ha sido observado, pero sería interesante verificarlo, ya que muchas especies tienen preferencias por un hospedero para ovipositar, lo que sería útil para una comparación entre dos especies. Una vez que los huevos eclosionan, las ninfas pasan por una serie de estadios (tal vez de seis a diez, aunque esto no se sabe con certeza) y eventualmente mudan al estado maduro. Las ninfas y los adultos son completamente fitófagos y prefieren ciertas plantas o quizá ciertas partes de ellas, como hojas, flores, polen o néctar. No se sabe nada respecto de la longevidad de los adultos o el tiempo tomado para madurar.

Ambas especies de *Orophus* tienen una amplia distribución geográfica. Se dice que *O. conspersus* se encuentra desde México hasta el Darién, Panamá, mientras que *O. tessellatus* se conoce desde México hasta Ecuador. Si se utilizan técnicas taxonómicas modernas para estudiar estas especies, principalmente grabaciones del canto del macho, quizá se descubran complejos de especies y de "especies gemelas".

Hebard, M. 1927. Studies in the Tettigoniidae of Panama (Orthoptera). *Trans. Am. Ent. Soc.* 53:79-156.

Rentz, D. C. 1975. Two new katydid of the genus *Melanonotus* from Costa Rica with comments on their life history strategies (Tettigoniidae: Pseudophyllinae). *Ent. News* 7, 8:129-40.

Osmilia flavolineata * (Chapulín de Raya 'Amarilla, Yellow-lined Grasshopper)

H. F. Rowell

Este probablemente sea el chapulín acrídido (fig. 11.50) más común y más ampliamente distribuido en los trópicos del Nuevo Mundo, extendiéndose desde el sur de México hasta la Argentina. Perteneció a la subfamilia Ommatolampinae de la familia Acrididae. Es de mediano tamaño: los machos tienen una longitud hasta de 3,3 cm y las hembras hasta de 4 cm. Sus alas son funcionales y vuelan sin esfuerzo. Su color general es pardo; las alas posteriores son amarillo pálido en Centro América, pero hacia el sur son azul pálido—en el pasado ésta fue la base para distinguir especies, ahora obsoletas. La especie se distingue, sobre todo el macho, por una conspicua franja amarilla a lo largo del borde ventral del fémur posterior y por una línea amarilla oblicua que se dirige hacia atrás y hacia abajo desde el punto de inserción del élitro en el terotórax, hasta la base de la pata posterior. Es esta característica la que le da el nombre específico. Las larvas tienen un color críptico, ya sea verde o pardo; por analogía con otros acrídidos, el polimorfismo probablemente esté influido tanto por factores genéticos como ambientales, de

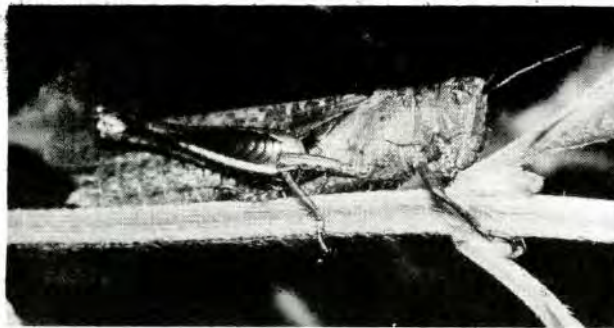


Fig. 11.50 *Osmilia flavolineata**, adulto. Finca Las Cruces, San Vito de Java, Costa Rica (foto, H. F. Rowell).

los cuales los más influyentes probablemente sean la humedad y la densidad de población—el hacinamiento y el ambiente relativamente seco favorecen la forma parda. Superficialmente la larva es muy similar a la de *Schistocerca nitens*, que, a menudo, se encuentra en el mismo hábitat. La larva de *Osmilia* puede distinguirse especialmente por su apariencia de "cara aplastada" y por su tamaño un poco menor en todas las etapas.

Osmilia parece un acrídido típico de las zonas templadas y se comporta como tal, excepto que no estridula. Ecológicamente es de interés debido a su formidable éxito para dispersarse a los hábitats interrumpidos y colonizarlos y debido a su estrategia de alimentación generalista, aún en los bosques de alta diversidad (Rowell 1978). Abunda en virtualmente todos los hábitats hechos por el hombre desde los jardines sub-urbanos y los campos cultivados a los senderos en el bosque; es muy común alrededor de todas las estaciones experimentales de la OTS y a veces alcanza densidades increíbles en la arboleda de La Selva. Comúnmente, también se encuentra en los hábitats alejados de las actividades humanas a gran escala, como, por ejemplo, en los claros causados por la caída de los árboles bien adentro del bosque, o en la vegetación de las dunas, a lo largo de la playa en Corcovado. Aparentemente, es una "especie de mala hierba" típica, virtualmente la única en toda la fauna acrídida; en Costa Rica se encuentran alrededor de 150 especies.

Hasta el momento no se ha llevado a cabo ningún trabajo completo sobre de los hábitos alimenticios de *Osmilia*, pero las observaciones preliminares demuestran que en cautiverio acepta una gran variedad de plantas y en la naturaleza lo he visto alimentarse cuando menos sobre diez familias de plantas diferentes. Esta universalidad es única entre los acrídidos del bosque (sólo *Schistocerca* y el gran romaleido *Taeniopoda* se le aproximan) y sería interesante examinar su habilidad bioquímica para manipular las sustancias químicas secundarias de las plantas. Las marcadas diferencias entre la forma de vida de *Osmilia* y la de la mayoría de los chapulines costarricenses por un lado y las marcadas semejanzas entre éste y los acrídidos típicos de las zonas templadas por otro lado sugieren que la especialización de planta-alimento en Costa Rica es una característica crítica en la historia natural de la mayoría de las especies de acrídidos nativos.

* Nota posterior a la publicación de este volumen: el nombre correcto para este chapulín ahora es *Abracris flavolineata*, y así se anota en la lista de especies.

Rowell, H. F. 1978. Food plant specificity in Neotropical rain-forest acridids. *Ent. Exp. Appl.* 24:642-51.

Papilio cresphontes
(Lechera, Papilio Grande, Giant Swallowtail)
 P. J. DeVries

Esta especie (fig. 11.51) se extiende desde Canadá hasta Panamá. En Costa Rica, se encuentra desde el nivel del mar, hasta alrededor de 800 m de altura, tanto en la vertiente del Atlántico como en el Pacífico, en los hábitats de sucesión secundaria y en el bosque caducifolio. *Papilio cresphontes* es simpátrica con otra especie, *P. thoas*, dos especies son semejantes y sólo se pueden distinguir "en la mano". La característica más confiable es una "ranura" justo sobre las valvas en los machos de *P. cresphontes* y puede ser vista (con práctica) o sentida con las uñas. *P. thoas* carece de esta ranura y todo el lado dorsal desde abdomen hasta las abrazaderas es liso. Otra característica, aunque menos confiable, es la presencia de una mancha dorsal amarilla en la fosa del ala anterior en *P. thoas*. Soy incapaz de diferenciar las hembras de las dos especies excepto porque las de *P. thoas* ponen los huevos en *Piper* spp. (Piperaceae).

Las plantas hospederas incluyen a *Zanthoxylum* spp. y *Citrus* spp. (Rutaceae). Los huevos son depositados individualmente en el envés de las hojas y las orugas son moteadas pardo verduscas con manchas blancas semejantes al excremento de las aves. Cuando se les molesta, las larvas invierten los "cuernos hediondos" u osmeterios que están justo por detrás de la cápsula cefálica. Estos emanan un olor "desagradable" identificado como ácido isobutírico y 2-metil butírico (Eisner *et al.* 1970) y se presume que es una defensa contra los depredadores. Los osmeterios no impiden que Hymenoptera parasíticas pongan huevos (obs. pers.) y éstas atacan a un gran número de larvas en el campo. Los osmeterios son característicos en todas las larvas de Papilionidae. La crisálida imita a una ramita quebrada y es muy críptica. Al parecer, los sitios para la pupación siempre están en los costados de los árboles o de las ramas, pero no en las hojas.

Los adultos se encuentran en áreas abiertas, en los cortes de los caminos y a la orilla de los bosques y son extremadamente rápidos y ágiles para volar. Son visitantes habituales de las flores y al igual que otros papilionidos, agitan las alas mientras las visitan. Frecuentan flores de *Lantana camara*, *Stachytarpheta* spp. (Verbenaceae), *Asclepias curassavica* (Asclepiadaceae), *Helicteres guazumaefolia* (Sterculiaceae), *Malvaviscus* spp. (Malvaceae), *Delonix regia* y *Caesalpinia pulcherrima* (Caesalpinaceae). En cuanto a las flores que visitan, hay un considerable traslape con las mariposas píeridas. Los machos persiguen a otras mariposas por grandes distancias y a menudo tienen riñas aéreas con otros machos

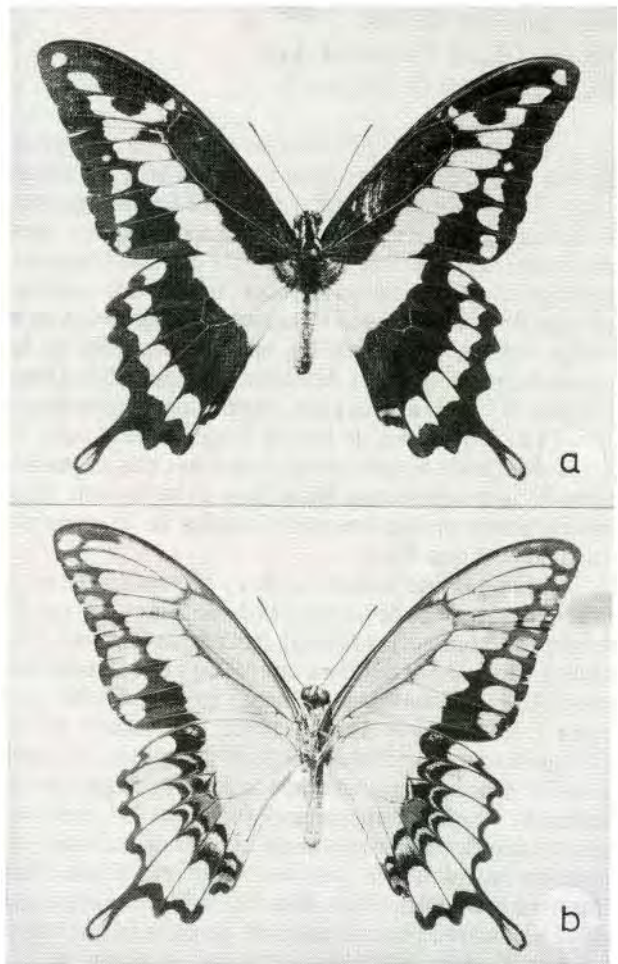


Fig. 11.51 *Papilio cresphontes*. a) Lado superior del macho. b) Lado inferior del macho. Costa Rica (fotos, P. J. DeVries).

de *P. cresphontes*. Estos visitan la arena mojada y el barro, al parecer por el sodio (Arms, Feeny y Lederhouse 1974) el cual se cree que es un suplemento dietético. No sería sorprendente si se encuentra que están obteniendo una sustancia química necesaria para el cortejo de las hembras. Las urracas enjauladas en la Pacífica comieron *P. cresphontes* adultos de buena gana sin que tuvieran efectos negativos. En Costa Rica, los adultos están presentes durante todo el año.

- Arms, K.; Feeny, P.; Lederhouse, R. 1974. Sodium: Stimulus for puddling behavior by tiger swallowtail butterflies, *Papilio glaucus*. *Science* 185:372-74.
 Eisner, T.; Pliske, T. E.; Ileda, M.; Owen, D. F.; Vasquez, L.; Perez, H.; Franclemont, J. G.; and Meinwald, J. 1970. Defense mechanisms of arthropods. 27. Osmeterial secretions of papilionid caterpillars (*Baronia*, *Papilio*, *Eurytides*). *Ann. Ent. Soc. Am.* 63:914-15.

Paraponera clavata (Bala, Giant Tropical Ant)

D. H. Janzen y C. R. Carroll

Esta hormiga negra como el carbón es la más grande de América Central. Las obreras son de 16 a 22 mm de largo y de constitución sólida; parecen ediciones gigantes de *Ectatomma ruidum* o *Ectatomma tuberculatum*, otras dos hormigas ponerinas comúnmente diseminadas y cercanamente emparentadas (Weber 1946). Las enormes obreras de *P. clavata* son forrajeadoras conspicuas en el follaje del sotobosque en los bosques pluviales de las tierras bajas de la costa Atlántica de Costa Rica (hasta cerca de 500 m de altura) y son especialmente comunes en Finca La Selva cerca de Puerto Viejo en Sarapiquí. Se extienden desde la cuenca del Amazonas cuando menos hasta la costa Atlántica de Nicaragua. Extrañamente, no se les encuentra en los bosques pluviales de la costa del Pacífico de Costa Rica.

Mientras que las obreras de *P. clavata* se ven en el follaje y los troncos de los árboles durante las horas del día (en especial durante la mañana), parece que forrajean principalmente en la noche (Hermann 1975) y en el laboratorio manifiestan un conspicuo aumento en la actividad nocturna (McCluskey y Brown 1972; McCluskey 1965). Forrajean en las partes altas del dosel del bosque, así como cerca del suelo y ocasionalmente se ve a las obreras cuando regresan al nido transportando insectos de mediano tamaño que probablemente matan con sus mandíbulas y su picadura muy dolorosa (cotéjese Hermann y Blum 1966; Hermann y Douglas 1976). Por otro lado, estas hormigas quizá sean carroñeras. Además de las presas de insectos, las hemos visto cuidando y colectando néctar de los nectarios extraflorales en el peciolo de las plántulas de *Pentaclethra macroloba* y de los nectarios extraflorales en las inflorescencias de *Costus*. Generalmente, se ve a las obreras cuando regresan al nido sin transportar nada externamente, o con una gran gota de néctar entre las mandíbulas. Young (1977) observó a *P. clavata* mordiendo el tejido vegetal de *Ochroma pyramidale* aparentemente para recoger los líquidos del área alrededor de la franja roja en los peciolos y raspando el tejido de la base de una hoja de *Eupatorium*. Todas estas observaciones se llevaron a cabo en Finca La Selva. No hay ninguna indicación de que las obreras de *P. clavata* se desvíen de la forma acostumbrada de las hormigas ponerinas de forrajear presas de insectos; al parecer caminan en la vegetación individualmente y no reclutan a otras obreras hacia una fuente de alimento.

Del 6 al 8 de agosto de 1969 excavamos dos nidos de *P. clavata* en Finca La Selva y aquí damos los detalles para obviar la necesidad de posteriores muestreos destructivos de los nidos, que sólo puede lograrse con gran esfuerzo humano y con la pérdida de muchos animales. Cada nido se encontraba en la base de un gran árbol en el antiguo bosque alterado, inmediatamente adyacente al bosque primario (otros nidos, a menudo, fueron encontrados en la base de los árboles *Pentaclethra macroloba*). Las entra-

das eran huecos desgastados y levemente alzados como de 6 cm X 2 cm; la hojarasca en el piso del bosque, el musgo y *Selaginella* llegaban hasta la orilla de la entrada y no había tierra excavada (túmulo). Nuestra excavación comenzó temprano en la mañana y todas las hormigas que regresaban a los nidos fueron colectadas (las últimas en regresar fueron recogidas entre las 1200 y las 1500 horas). Unos túneles de 2 ó 3 cm de diámetro y de paredes lisas se dirigían desde la entrada principal hacia abajo y hacia afuera hasta las cámaras.

El nido número 1 tenía treinta y tres cámaras (la más profunda a 35 cm) y el nido 2 cuarenta y tres (la más profunda a 62 cm). Las cámaras más superficiales estaban entre 7 y 10 cm por debajo de la superficie. Una cámara representativa a 7 cm de profundidad tendría otras dos o cuatro más debajo de ella con 0,5 a 5 cm de tierra entre ésta y la próxima, en cualquier dirección vertical. Las cámaras eran de 13 a 16 mm desde el techo hasta el suelo y de 5 a 10 cm de un diámetro aproximadamente circular. El piso era plano y liso; el techo una cúpula. Cada cámara tenía dos o tres salidas conectadas por túneles de 11 a 15 mm de diámetro con otras cámaras en el mismo nivel y en otros niveles. En resumen, la arquitectura del nido era una versión gigante de la de *Ectatomma tuberculatum*.

Cuando comenzábamos a excavar el nido, como diez obreras salieron corriendo (todas las hormigas encontradas durante las excavaciones fueron colectadas). Después de que las recogimos, no salieron más. Conforme excavábamos en otras cámaras, las obreras aparecían en grupos de cuatro a diez individuos seguidos por largos intervalos cuando no habían obreras atacando. Janzen fue picado con más frecuencia mientras juntaba las crías esparcidas en el piso de la cámara; una obrera entraba corriendo a la cámara desde una entrada aún no descubierta hasta entonces y se abalanzaba sobre sus dedos o sus pinzas. Estas oleadas de ataque ocurrieron hasta en la última cámara (que en ambos casos contenía a la reina) pero, no había evidencias de un gran ataque organizado a un nivel que abarcara a la mayoría de las obreras de la colonia. Las obreras molestadas liberan un fuerte olor almizclado que podía sentirse hasta a un metro de la excavación; pudo haber sido una feromona de alarma o un olor de advertencia (olfativamente aposemático). Las obreras producían un sonido agudo y chillante (¿de nuevo aposemático?) aun antes de que fueran capturadas. No había crías en la mayoría de las cámaras que encontramos, ni había huevos a menos de que no hubiera otra salida de la cámara, ya que nuestra excavación había cortado las conexiones con otros túneles. Las obreras estaban llevándose a las crías lejos del sitio de la excavación y fueron observadas cogiendo una gran larva o un capullo y salir corriendo con él hacia afuera de la cámara en vez de atacar. En las cámaras que aparentemente no fueron violadas, había de uno a seis huevos (como de 1 mm de diámetro y 2 mm de largo) y de una a cinco larvas pequeñas y de diez a treinta larvas grandes además de capullos.

En el nido 2, los individuos alados estaban esparcidos en las cámaras, aunque pudieron haberse alejado de sus residencias en forma normal. Para cuando se hubo

excavado la última cámara y encontrado la reina, ya no habían obreras en las cámaras. Ninguna de las reinas no aladas de la colonia era fisogástrica (abdomen dilatado con los ovarios agrandados).

Además de la reina sin alas, el nido 1 contenía 708 obreras, 211 capullos de obreras sin eclosionar, 68 huevos, 63 larvas grandes, 139 larvas medianas y 248 larvas pequeñas. El nido 2 contenía 14 reinas aladas vírgenes, doce machos alados, 1.329 obreras, 153 capullos de obreras sin eclosionar, 85 huevos, 71 larvas grandes, 72 medianas y 90 pequeñas. No hay razón para creer que estos nidos no fueran colonias maduras representativas. En esa época del año (agosto), se encontraban las reinas aladas (al parecer recién apareadas) deambulando sobre el follaje y se capturó a los machos de noche con luces. McCluskey y Brown (1972) informaron de la presencia de machos en las iluminaciones de la Isla de Barro Colorado, Panamá en el mes de enero. No sería extraño que esta hormiga produjera formas sexuales durante todo el año.

Debido a su gran tamaño y a la facilidad para marcar los individuos, esta hormiga debería ser ideal para los estudios del comportamiento individual de forrajeo en las ponerinas en las grandes copas de los árboles.

Varios insectos son miméticos de *Paraponera*. Por ejemplo, el escarabajo cerambícido *Acyphoderes sexualis*, en reposo se asemeja a *Paraponera* y en el vuelo se asemeja a *Polybia rejecta* (Silberglied y Aiello 1976). Aunque *Paraponera* probablemente tenga pocos enemigos, hay evidencia anecdótica de que las moscas parásitas pueden ser una fuente importante de mortalidad. En tales ocasiones Carroll vio tres moscas pequeñas (Díptera: Phoridae) revoloteando sobre las salidas de los nidos de *Paraponera* (Finca La Selva). En cada caso, cuando la mosca revoloteaba cerca de la salida del nido, más de diez hormigas salieron muy rápido y trataron frenéticamente de atraparla. En dos ocasiones posteriores matamos las moscas y las colgamos en frente de la salida del nido pero, las hormigas no respondieron. Tampoco lo hicieron a la presencia de otros insectos pequeños colgados al frente de la salida del nido aunque pasaron muchas hormigas a unos cuantos centímetros de los insectos. Tal vez las hormigas respondan al ruido que hacen estas moscas. Sin embargo, en muchos casos, ya que se sabe que las moscas fóridas son parásitos de insectos y ya que la respuesta de *Paraponera* parece ser estereotipada, vale la pena investigar la situación.

Hermann, H. R. 1975. Crepuscular and nocturnal activities of *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Ent. News* 86:94-98.

Hermann, H. R., and Blum, M. S. 1966. The morphology and histology of the hymenopterous poison apparatus. 1. *Paraponera clavata* (Formicidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* 59:397-407.

Hermann, H. R., and Douglas, M. 1976. Sensory structures on the venom apparatus of a primitive ant species (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* 69: 681-86.

McCluskey, E. S. 1965. Circadian rhythms in male ants of five diverse species. *Science* 150:1037-39.

McCluskey, E. S. and Brown, W. L. 1972. Rhythms and other biology of the giant tropical ant *Paraponera*. *Psyche* 79:335-47.

Silberglied, R. E., and Aiello, A. 1976. Defensive adaptations of some Neotropical long-horned beetles (Coleoptera: Cerambycidae): Antennal spines, tergiversation, and double mimicry. *Psyche* 83:256-62.

Weber, N. A. 1946. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proc. Ent. Soc. Washington* 48:1-16.

Young, A. M. 1977. Notes on the foraging of the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Formicidae: Ponerinae) on two plants in tropical wet forest. *J. Georgia Ent. Soc.* 12:41-51.

Pelidnota punctulata

(Comecornizuelo, Ant-Acacia Beetle)

D. H. Janzen y A. R. Hardy

En los bosques caducifolios de las tierras bajas de Costa Rica, los adultos de *Pelidnota punctulata* (fig. 11.52) son los escarábidos rutelinos más conspicuos y más fáciles de localizar. Una revisión cuidadosa de varias docenas de cornizuelos (*Acacia cornigera*, *A. collinsii*) durante la primera mitad de la estación lluviosa generalmente va a revelar de uno a cinco de estos brillantes escarabajos color crema gris verdoso de 2,5 cm de longitud colgando firmemente de los pequeños tallos y peciolos en las densas copas llenas de hojas. Durante la noche, estos escarábidos se alimentan de los vástagos tiernos de los cornizuelos y durante el día descansan ahí. El ámbito del escarabajo va desde el Trópico de Cáncer en México a tra-



Fig. 11.52 *Pelidnota punctulata* en su posición normal de agarre por las hormigas *Pseudomyrmex* que ocupan la *Acacia collinsii* de la cual se están alimentando. Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto, D. H. Janzen).

vés de la extensión de los cornizuelos hasta Colombia. El adulto se alimenta sólo del follaje de los cornizuelos en toda su extensión. Durante años de trabajo de campo en su hábitat, Janzen sólo los ha visto en el follaje de los cornizuelos. *P. punctulata* se encuentra en los cornizuelos aún en los hábitats del bosque pluvial (v.g., en *Acacia allenii* en el Parque Nacional Corcovado).

Los adultos son impenetrables a las mordeduras y picaduras de *Pseudomyrmex*, las hormigas de los cornizuelos. Las hormigas lo intentan, pero no pueden pasar la gruesa cutícula, a excepción de la boca. Cuando una hormiga logra insertar su aguijón en la boca del escarabajo, éste simplemente se lo sacude y permanece fijo a la planta. Los adultos de *P. punctulata* están bajo ataque de las hormigas casi constantemente pero no muestran ninguna respuesta de huida. Por otro lado, si se coloca a *P. punctulata* (de igual tamaño y muy similar a *P. punctulata*) sobre un cornizuelo, el primero sale volando o se deja caer de la planta en cuanto es atacado, una respuesta generalmente manifestada por los insectos que es normal no encontrarlos en los cornizuelos. Parece que *P. punctulata* ha evolucionado un comportamiento para no salir volando ante las hormigas, lo que le concede una fuente abundante de follaje verde y un lugar seguro para descansar durante el día; supuestamente, las aves y los insectos depredadores lo encuentran con mucho menos frecuencia cuando duerme y se alimenta en la copa de un cornizuelo, que cuando está en el follaje en general. Sin embargo, su comportamiento para no volar sería funcional sólo en un hábitat donde la única amenaza es una hormiga que no puede penetrar su coraza.

En *Pelidnota*, hay más de cien especies tropicales, con veintiséis especies en Norte y Centro América y quince en Costa Rica. *Plusiotis* (los grandes escarabidos metálicos brillantes dorados o plateados, verde manzana o amarillo que llegan a las luces en lugares como Monteverde y San Vito) muy cercanamente emparentado, tiene diez especies en Costa Rica. Quizá, *Pelidnota* deba ser separado en tres géneros, produciendo cuatro géneros de escarabajos bastante similares. Sin embargo, probablemente *P. punctulata* sea la excepción entre ellos al ser específico a un grupo de plantas cercanamente emparentadas como alimento para los adultos. Las larvas de todos estos escarabajos se asocian a la madera en descomposición, sistema de raíces en estado de descomposición y a otras superficies del suelo ricas en raíces. Son larvas blancas que probablemente se alimenten de hongos, raicillas y suelo orgánicamente rico. *Pelidnota punctata*, una especie que se extiende desde el centro de los Estados Unidos al menos hasta Costa Rica, tiene en Estados Unidos un ciclo de vida de dos años.

Los adultos subimagos (recién emergidos de la etapa pupal) de *P. punctulata* fueron encontrados en Guanacaste debajo de un pequeño tronco justo antes del comienzo de la estación lluviosa (Hardy obs. pers.). Estos escarabajos son muy comunes inmediatamente después del comienzo de las lluvias en las luces fluorescentes y en las luces negras colocadas en los hábitats con abundantes

cornizuelos y en el Parque Nacional Santa Rosa continúan llegando esporádicamente a las luces junto con *P. punctata* durante la estación lluviosa.

Hardy, A. R. 1975. A revision of the genus *Pelidnota* of America north of Panama (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae). *Univ. California Publ. Ent.* 78:1-43.

Janzen, D. H. 1967. Interaction of the bull's horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 47:315-558.

Phoebis philea
(Sulfúrea Quemada, Orange-barred Sulfur)
P. J. De Vries

Esta especie es común (fig 11.53) y se encuentra desde el sur de Estados Unidos hasta el sur de Brasil, y en todo Costa Rica, desde el nivel del mar hasta cerca de 1.400 m de altura. Los sexos son dimórficos. El macho es amarillo brillante con un disco anaranjado resplandeciente

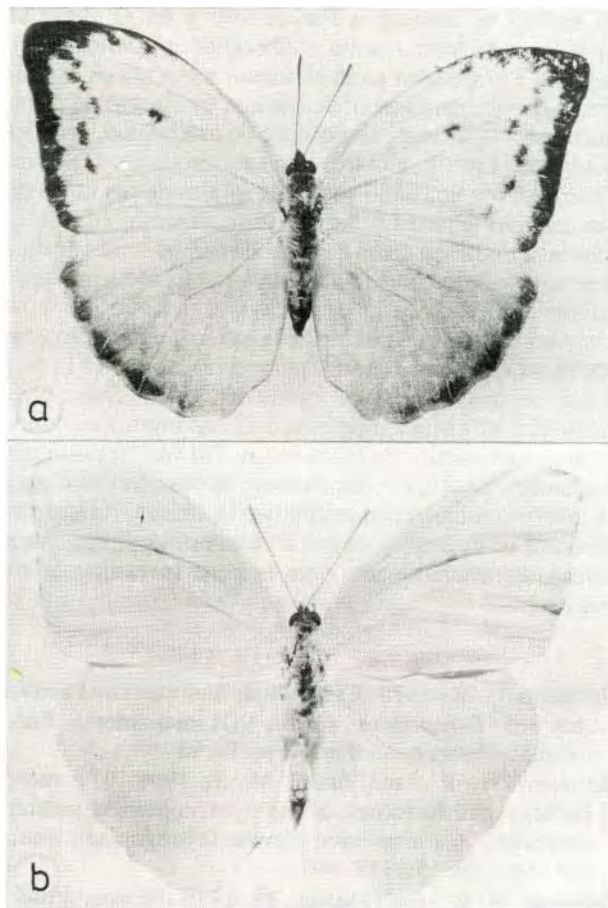


Fig. 11.53 *Phoebis philea*. a) Adulto hembra. b) Adulto macho (fotos, P. J. DeVries).

en el lado dorsal del ala anterior, fácilmente visible mientras vuela. La hembra es más extensamente anaranjada en el ala posterior y tiene bordes oscuros y manchados en ambas alas.

Las plantas hospederas incluyen a *Cassia fructifera*, *C. occidentalis* y *Caesalpinia pulcherrima* (Caesalpinaceae) estos árboles crecen a la orilla del bosque o en el crecimiento secundario o son cultivados como ornamentales. Los huevos son puestos individualmente debajo de las hojas de las plantas hospederas, y la misma hembra puede poner varios huevos individuales en sucesión en la misma hoja. EL huevo es amarillo y en forma de bala. Las larvas son verde claro con diminutas manchas negras en el dorso y están bien camufladas en la planta hospedera. La crisálida es verde claro y rosada a veces y tiene una porción torcida hacia fuera que corresponde a los muñones de las alas. Esta forma de crisálida es muy característica en una diversidad de géneros de Pieridae.

Los adultos vuelan muy rápidamente y se encuentran en las áreas abiertas y de crecimiento secundario. Visitan las flores de *Lantana camara*, *Stachytarpheta* spp. (Turneraceae), *Combretum farinoso* (Combretaceae), *Malvaviscus arboreus* (Malvaceae) y *Delonix regia* (Caesalpinaceae). *P. Philea* en apariencia se traslapa considerablemente con las mariposas papilionidas y los colibríes en su visita a las flores. Al parecer, son muy sensibles al rojo; a menudo, he visto a individuos volar rápidamente y de pronto dejarse caer a la vegetación para visitar a una flor roja solitaria. Comparada con otras mariposas que visitan las flores, *P. philea* parece que visita las flores que se encuentran más alto y luego vuela a la próxima planta en lugar de visitar todas las flores en la misma planta. Además de flores, los machos de *P. philea* visitan la arena mojada y el barro, probablemente para obtener sodio (Collenette y Talbot 1928; Arms, Feeny y Lederhouse 1974). Este hábito general, en muchas pieridas, se conoce desde que Henry Bates estuvo en el Amazonas. Aunque no hay ninguna respuesta satisfactoria de por qué acuden a los charcos, sospecho que así obtienen alguna sustancia química necesaria para el cortejo de las hembras, por analogía con las mariposas itóminas masculinas que obtienen alcaloides de pirrolicidina de las Boraginaceae (Pliske 1975). La fuerza de atracción de la arena puede ser aumentada orinando en ella y colocándole una *P. philea* muerta o una hoja amarilla lisa. A diferencia de otras especies de *Phoebis* (v.g., *P. sennae*, *P. argente*), que a veces forman enormes agregaciones en los charcos, *P. philea* tiende a visitar los charcos solitariamente.

Los colores en las alas de *P. philea* probablemente se deban a las teridinas, como se ha demostrado en otros miembros de la familia Pieridae (Harmsen 1966) y pueden jugar un papel importante en los patrones ultravioleta.

Arms, K.; Feeny, P.; and Lederhouse, R. 1974. Sodium: Stimulus for puddling behavior by tiger swallowtail butterflies, *Papilio glaucus*. *Science* 185:372-74.

Collenette, C. L., and Talbot, G. 1928. Observations on the bionomics of the Lepidoptera of Matto Grosso, Brazil. *Trans. Ent. Soc. London* 76:391-416.

Harmsen, H. 1966. The excretory role of pteridines in insects. *J. Exp. Biol.* 25:1-13.

Pliske, T. E. 1975. Attraction of Lepidoptera to plants containing pyrrolizidine alkaloids. *Environ. Ent.* 4:455-73.

Pilica formidolosa (Mosca Asesina, Robber Fly)

E. M. Fisher

Pilica formidolosa (Walker) es una mosca llamativa (fig. 11.54) de 20 a 33 mm de largo, con el cuerpo negro y el abdomen rojo fuertemente contrastante. Al igual que todos los otros miembros de la familia de la mosca asesina, Asilidae, éste es un depredador que se alimenta exclusivamente de artrópodos. Sus características estructurales están bien adaptadas para la depredación: las patas largas y fuertes que terminan en penetrantes garras están cubiertas por cerdas; las partes bucales forman una proboscis puntiaguda, y sus ojos son muy grandes y bastante separados en frente de los cuales hay un grupo de cerdas que sirven para protegerlos, junto a las antenas, de los breves embates de las presas capturadas.

Las numerosas especies de *Pilica* del Neotrópico y los géneros emparentados *Andrenosoma* y *Pogonosoma*, todos viven en hábitats similares, ocupando los árboles caídos en los claros del bosque. *P. formidolosa* es muy común en América Central, desde el sur de México hasta el este de Panamá. Es un habitante característico de los claros en los bosques perennifolios y semicaducifolios de las tierras bajas, donde se puede ver a los adultos descansando en los árboles caídos recientemente. Los claros en el bosque son ocupados por ésta especie (y otras emparentadas) hasta que la vegetación emergente empieza a cubrir y dar sombra a los troncos muertos.

Los estudios realizados en la Isla de Barro Colorado en Panamá, indican que la actividad de *P. formidolosa* se rige estrechamente por la intensidad de la luz solar. Estas

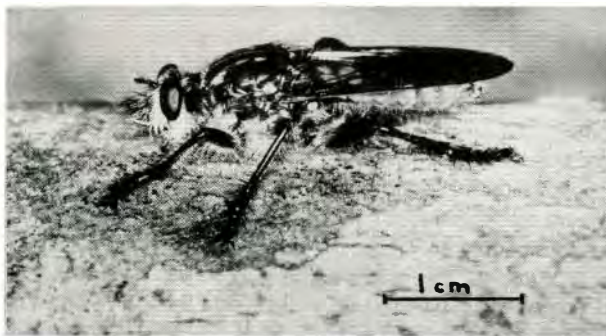


Fig. 11.54 *Pilica formidolosa* sujeta a un tronco podrido. Panamá (foto, E. M. Fischer).

moscas aparecen en la parte superior de los troncos muertos poco después de que el área recibe el sol directo—como a las 1000 en los claros más pequeños del bosque. Cuando el clima es bueno, esta especie permanece en los árboles caídos hasta entrada la tarde, cuando de nuevo avanza la sombra. Durante los aguaceros o en los días especialmente frescos y nublados, las moscas descansan en los delgados tallos de los árboles vivos lejos de los claros; es probable que también pasen la noche en éstas áreas. La actividad es mayor en la mañana y avanzada la tarde; durante las horas más calientes del día (entre 1200-1400) los adultos tienden a descansar en las partes sombreadas de los árboles caídos. Sin embargo, tienen una tolerancia limitada por la luz directa del sol durante cualquier hora del día y se les puede ver moviéndose hacia la sombra y fuera de ella a intervalos regulares—al parecer para evitar el sobrecalentamiento. Estos cambios de posición consisten tanto en girar alrededor de los bordes del tronco y en los vuelos cortos—varios metros— hacia los troncos adyacentes.

Poco se conoce respecto de cuales especies de árboles prefiere *P. formidolosa* como sitios para descansar. En la Isla de Barro Colorado, generalmente ha sido vista en los árboles con corteza relativamente lisa, de los cuales se han identificado los siguientes: *Tachigalia versicolor*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Prioria* sp., *Inga* sp. (Fabaceae); *Tetragastris panamensis* (Burseraceae) y *Ceiba pentandra* (Bombacaceae).

El comportamiento de forrajeo de *P. formidolosa* implica una vigilancia constante mientras que el adulto está posado sobre un tronco. Casi todos los insectos que vuelan cerca son evaluados visualmente, como lo indica el movimiento de la cabeza de la mosca para mantener el contacto visual con su presunta presa y aun puede detectar insectos pequeños (como de 5 mm de largo) desde 2 m de distancia. La mosca también cambia de lugar con frecuencia, moviéndose en semicírculos o círculos completos para estar alerta de las presas (y los depredadores, como lagartijas *Anolis* que rondan los troncos). Cuando divisa una potencial presa que pasa lo suficientemente cerca (como hasta 1 m es la distancia de ataque normal), la mosca asesina lo persigue, intentando atraparlo por detrás. Sólo los insectos voladores son atacados por *P. formidolosa*; cuando percibe un insecto que se arrastra sobre un tronco cercano, la mosca lo aborda de varias maneras, o lo ignora totalmente. También lo puede observar muy atento, incluso puede volar sobre otro insecto (si esto provoca el vuelo del primero, la mosca asesina puede perseguirlo inmediatamente); la mosca asesina también puede cambiarse de sitio si el insecto que se arrastra es grande y se aproxima demasiado. Se desconoce la cantidad de presas que un individuo de *P. formidolosa* captura, pero la tasa probablemente sea baja. Se observó a una mosca hacer cuatro vuelos de persecución infructuosos a insectos pasajeros en un período de 35 min. Se cree que la especie europea *Andrenosoma bayardi* Séguy captura ocho presas por día y 360 durante toda su vida (Musso 1971).

Los estímulos que indican que *P. formidolosa* intenta capturar una presa tal vez sean una combinación del tamaño corporal y la velocidad de vuelo de las presas, como generalmente es el caso en las Asilidae (Lavigne y Holland 1969; Hespenheide y Rubke 1978). Las presas observadas en la Isla de Barro Colorado evidencian que esta mosca ejerce alguna selección. Se identificaron catorce insectos de diferentes especies como presas de *P. formidolosa*: once Hymenoptera, dos Coleoptera y un Diptera, entre 45% y 80% de la longitud de los captadores individuales y su promedio fue como de 60%. De los Hymenoptera, cinco eran Vespidae, dos Pompilidae y uno cada uno Sphecidae, Formicidae e Ichneumonidae (un registro de presas adicional de Puerto Viejo, Heredia, Costa Rica es de otro pompílido). Los individuos capturados de las tres primeras familias de avispa eran todas hembras, cada una por lo tanto, capaz de picar y matar a su atacante si hubieran podido.

Las moscas asesinas son capaces de vencer a insectos tan grandes y potencialmente tan peligrosos por la acción de las secreciones de las glándulas salivales y labiales que inyectan a la presa con la proboscis. Estos líquidos—veneno y enzimas proteolíticas—matan a la víctima de inmediato y digieren los tejidos internos extraintestinalmente y la mosca los succiona (Kahan 1964). Se observó a un macho alimentándose de un pompílido (*Priocnemella rufothorax* (Banks) durante 30 min, moviendo la proboscis por diversas partes del cuerpo de la avispa. Para reposicionar la avispa, la mosca la manipula con sus patas delanteras; de otro modo la avispa estaba empalada solamente en la proboscis de la mosca y ésta tenía completo uso de todas sus patas y se movía con frecuencia. A través de un lado para otro seis veces el claro mientras se alimentaba de la avispa (posiblemente en respuesta al ser molestada por este observador). Casi toda la depredación fue observada entre las 1000 y 1200 horas; esto se debe en parte a que estas observaciones se realizaron durante la estación lluviosa: las tardes con frecuencia eran lluviosas.

Otros tipos de comportamiento observados en *P. formidolosa* incluyen el aseo, las interacciones atléticas y el apareo. El aseo es frecuente, como cada 5 min, durante todo el día. Esta es del "tipo común en las moscas" y consiste en frotar las "almohadillas de limpieza" de las patas delanteras sobre los ojos y las antenas y luego frotar las patas unas con otras. Estas almohadillas están hechas de hileras de cerdas aplanadas colocadas muy juntas en la superficie ventral de las tibias. Las tibias posteriores tienen un grupo similar que usan para limpiar las alas—ambas superficies—y el abdomen.

Aunque aparentemente *P. formidolosa* no es territorial (los individuos marcados no volvieron a verse después de que se soltaron en el área de captura), se ha observado a algunos individuos espantando a otras moscas asesinas de sus sitios de descanso. Si un insecto (incluyendo a su pariente *Andrenosoma* sp.) aterriza dentro de 2 m de un ejemplar de *P. formidolosa* posada, por la general, ésta vuela a "investigar" al recién llegado, y casi siempre vuela

muy cerca, por encima. Si esto provoca el vuelo del otro insecto, inmediatamente *Pilica* lo persigue; si el recién llegado permanece posado, será ignorado. Esta actividad probablemente sea un componente del comportamiento de depredación normal para esta especie.

Supuestamente, el cortejo de *P. formidolosa* es muy similar. Si un macho observa a uno de su clase posado cercanamente, lo observa con cuidado por un rato—hasta por varios minutos. Luego vuela hasta él y si es una hembra receptiva se posa directamente sobre ella. Si la otra mosca es una hembra no receptiva (o un macho), generalmente vuela hacia arriba y se encuentra con el macho—que se aproxima; tendrán un contacto breve interpretado como un “amago beligerante” ya que aparentemente entrelazan sus patas momentáneamente) y después se separan y uno o ambos se alejan. Si el macho ha aterrizado sobre una compañera receptiva, el apareo se lleva a cabo de inmediato y rápidamente las moscas se dan vuelta viendo en direcciones contrarias, unidas por los extremos. Se ha visto a moscas copulando que se quedan juntas hasta por 20 min, a menudo, volando varias veces durante el apareo a nuevos sitios de descanso, una guiando a la otra (ambas aleteando). Aunque, antes del apareo puede haber señales imperceptibles entre los individuos de *P. formidolosa*, definitivamente esta especie carece del comportamiento de cortejo estereotipado y, a menudo, complejo, que poseen muchas otras moscas asesinas. El apareo ha sido observado al final de la mañana y en la tarde a las 1300 horas.

Las hembras de *Andrenosoma* spp. depositan los huevos en la entrada de las madrigueras de los escarabajos. En la isla Barro Colorado, se vio a una hembra *Andrenosoma* sp. grávida que tentaba con su aguijón en las grietas y depresiones de un árbol de *Platygodium elegans* (Fabaceae) caído, deteniéndose en las más profundas hasta por 1 min; durante los 15 min de observación, no encontró madrigueras de escarabajos, tampoco halló huevos depositados. La oviposición en el género *Pilica* no ha sido observada.

También se desconocen las etapas inmaduras de *Pilica*, aunque probablemente compartan los hábitos de la especie *Andrenosoma* de la zona templada, cuyas larvas viven dentro de la madera en descomposición de los árboles que frecuentan los adultos. Ahí, viajan en las madrigueras de Coleoptera (especialmente Buprestidae y Cerambycidae) alimentándose de las larvas de estos escarabajos. Se desconoce la duración de la etapa larval. La pupación ocurre cerca de la periferia del tronco y eventualmente las pupas toman posiciones de manera que sus extremos anteriores se proyectan sobre la superficie de la madera, de modo que los adultos emergen directamente al exterior.

En Costa Rica y Panamá, *P. formidolosa* coexiste con otras especies de *Andrenosoma*, *Pilica* y *Pogonosoma*. En agosto de 1978, en la Isla Barro Colorado, en unos pocos días fueron encontradas ocho especies de estas moscas en un solo árbol caído de *Tachigalia versicolor*; durante este mismo tiempo, seis fueron vistas en una rama caída de *Enterolobium cyclocarpum* (otras moscas asesinas

mucho más pequeñas también se encuentran en estos árboles muertos, pero, no son parientes cercanos de *Pilica*). Un problema interesante es como estas diferentes especies de moscas se dividen los recursos del hábitat de los árboles caídos. *P. formidolosa* es considerablemente más grande que cualesquiera de las otras moscas y, por lo tanto, puede consumir artículos no disponibles a las otras especies. Aunque los registros de presas son escasos, la especie definitivamente consume insectos, como avispas grandes, que sus parientes son incapaces de capturar. *Pilica erythrogaster* (Wied.), de 12 a 19 mm de largo, se alimenta principalmente de pequeños escarabajos, en especial de Platypodidae (que probablemente sean los insectos más abundantes en los árboles caídos) pero, también ocasionalmente de avispas pequeñas. Los doce artículos de presa registrados para esta especie variaban entre 2 y 6,5 mm de largo, con un promedio de cerca de 35% de la longitud de sus captores. Las observaciones sobre las preferencias alimenticias de las diversas especies de *Andrenosoma* son aún más limitadas, pero sólo se vio que consumieran pequeñas Hymenoptera y Diptera (de 5 a 7 mm de longitud). Las tendencias aparentes en la selección de especies en estas moscas también puede correlacionarse con la estructura de las partes bucales. Las dos especies *Pilica* tienen una proboscis curvada hacia arriba que disminuye hasta terminar en una punta aguda (en forma de lezna), mientras que la de *Andrenosoma* es recta, aplastada y roma, en forma de cuña). Las especies de *Andrenosoma*, que en la mayoría tienen el mismo tamaño (de 15 a 20 mm de largo), además se diferencian entre ellas porque cada una tiene una proboscis de un ancho singular. Tal diversidad, en la estructura de las partes bucales, es poco común entre las especies de Asilidae cercanamente emparentadas. Aunque se desconoce la relación funcional entre la forma de la proboscis y la selección de las presas en este grupo, parece posible que esta diversidad estructural (divergencia de caracteres) sea el resultado de presiones selectivas—esto es, para la alimentación especializada—para disminuir la competencia entre estas especies.

Las preferencias temporales y en el microhábitat posiblemente se relacionan con *Pilica* y *Andrenosoma*. Típicamente se ve a las especies de *Pilica* en los troncos muertos más grandes y más expuestos que tienden a ocupar por períodos del día más largos. *Andrenosoma* se ve con menos regularidad en los troncos principales, frecuentando en cambio, las ramas más pequeñas y sombreadas por debajo y a las orillas de los árboles caídos. Una especie de *Andrenosoma* prefiere los árboles muertos más viejos—aquellos en que la corteza se está cayendo; las otras especies de este grupo casi siempre se encuentran en los árboles menos podridos. Al parecer, la estacionalidad es similar entre estas especies, ya que los adultos de todas ellas parece que son activos tanto en la estación seca como en la lluviosa.

El conocimiento de la biología larval, desconocida para el 99.9% de las especies de Asilidae del Neotrópico, probablemente sea esencial para una evaluación adecuada de las interacciones ecológicas de estas moscas. Sin

embargo, es difícil obtener información biológica aun de los adultos. *Pilica*, especialmente *P. formidolosa* y *Andrenosoma* son insectos extremadamente cautelosos que alzan el vuelo a la molestia más insignificante. Al igual que muchas especies tropicales, sus poblaciones son pequeñas y en cualquier momento dado en un claro del bosque hay unos pocos individuos presentes como máximo. La identificación de *Andrenosoma* en el campo también es un problema, ya que la mayor parte de las especies del género no son fáciles de diferenciar. La identificación de las especies de sus presas implica la colecta de la mosca con su alimento, una tarea cuando menos difícil, ya que revolotea en una maraña en la caída del árbol. A pesar de estos inconvenientes, *P. formidolosa* y sus parientes son componentes muy importantes e interesantes en la comunidad de los árboles caídos y como tales merecen un mayor estudio.

- Hespenheide, H. A., and Rubke, M. A. 1978. Prey, predatory behavior, and the daily cycle of *Holopogon wilcoxi* Martin (Diptera: Asilidae). *Pan-Pac. Ent.* 53:277-85.
- Kahan, D. 1964. The toxic effect of the bite and the proteolytic activity of the saliva and stomach contents of the robber flies (Diptera, Asilidae). *Israel J. Zool.* 13:47-57.
- Lavigne, R. J., and Holland, F. R. 1969. Comparative behavior of eleven species of Wyoming robber flies (Diptera: Asilidae). *Univ. Wyoming Agr. Exp. Sta. Sci. Monogr.* 18:1-61.
- Musso, J.-J. 1971. Etude préliminaire sur les activités journalières d'une population d'*Andrenosoma bayardi* Séguy. *Bull. Soc. Ent. France* 76:175-82.

***Polistes* (Quita Calzón, Lengua de Vaca [nombre del nido], Paper Wasp)** M. J. West-Eberhard.

Hay varias especies de *Polistes* (fig. 11.55) comunes en Costa Rica, incluyendo a *P. canadensis* (L.), *P. versicolor* (Olivier), *P. carnifex* (F.) y *P. erythrocephalus* Latreille. Las últimas dos especies se han estudiado brevemente en Costa Rica (Corn 1972; Nelson 1971) (el comportamiento de algunas *P. erythrocephalus* colombianas ha sido descrito por West-Eberhard 1969 bajo el antiguo nombre de *P. canadensis erythrocephalus*). Skutch (1971, pp. 266-68) informa de algunas observaciones a largo plazo de una *Polistes* costarricense, que según su descripción (una especie negra, con mandíbulas rojas, de las tierras altas) probablemente sea *P. aterrimus* de Saussure (incidentalmente, esta especie no está incluida en la clave dada en Nelson 1971). Por ser las especies de *Polistes* y aún las variantes regionales dentro de las especies, sorprendentemente (e interesante) diversas en cuanto a los detalles del comportamiento social y la ecología,

los estudiantes pueden dar por un hecho que las observaciones de las poblaciones locales quizá ofrezcan nueva información.

Polistes es fácil de reconocer por los rasgos distintivos de los nidos y de los adultos. Todas las especies de *Polistes* construyen panales de papel desnudo (sin involucro) y simples con celdas hexagonales suspendidos por uno o más tallos cortos o "pedicelos". La mayoría de las especies tropicales construyen nidos con sólo un pedicelo, situado en el borde más alto del panal. Comúnmente, los nidos se encuentran en las ramas de los matorrales espesos o debajo de salientes de rocas o en los edificios humanos. El único género que podría confundirse con *Polistes*, según la estructura del nido, es *Mischocyttarus*, que también construye nidos de papel sin involucro. Pero las avispas *Mischocyttarus* generalmente son pequeñas (1-1.5 cm de largo) o tienen un abdomen pedunculado (primer segmento gástrico alargado). Con seguridad pueden separarse de *Polistes* por tener longitudes asimétricas en las espinas laterales de los tarsos medios y posteriores (los segmentos terminales de las patas). Nelson (1971) suministra una clave para *Polistes* de Costa Rica, tanto en español como en inglés. La revisión más reciente del género es de Richards (1978).

Polistes y *Mischocyttarus* difieren de otras avispas quita calzón del Neotrópico (v.g., *Polybia*, *Metapolybia*, *Synoeca*, *Brachygastra*) porque muy rara vez tienen más de un miembro por nido que ponga huevos y por carecer de la capacidad para fundarlos en grandes enjambres. En general, las colonias de *Polistes* son fundadas por una sola hembra ("fundadora") a la que en la mayoría de las especies tropicales, pronto se le unen una o más hembras adicionales. *Polistes* es famosa por el desarrollo de una jerarquía de dominancia entre las fundadoras, la mayoría de las hembras apareadas con los ovarios algo desarrollados. Sin embargo, en las especies tropicales que he observado en Colombia, la situación de competencia sería mejor descrita como territorialidad en el nido por parte de una hembra hiperagresiva, cuya dominancia física (los ataques y la persecución) evita que otras hembras fértiles pongan huevos o aun (por lo general) que entren en el nido, especialmente a la porción que contiene celdas recién hechas donde pudieran poner huevos. Como resultado de esto, muchas de las hembras dominadas pasan la mayor parte de su tiempo posadas ociosamente junto a los nidos recién fundados, en lugar de sobre ellos como es típico en las colonias más viejas. A menudo, hay mucho movimiento en los nidos recién fundados (v.g., en la vecindad de un nido viejo en decadencia—ver West-Eberhard 1969). Como resultado, la mayoría de los huevos depositados por una única hembra territorial, a menudo, (pero no siempre) la que inició el nido. La avispa ponedora principal, por lo general, también es la principal iniciadora de nuevas celdas, mientras que la mayor parte del forrajeo y la ampliación de las celdas es tarea de otras hembras ("obreras").

Con frecuencia, se ve a los machos en la vecindad de los nidos recién fundados (algunas fundadoras no han

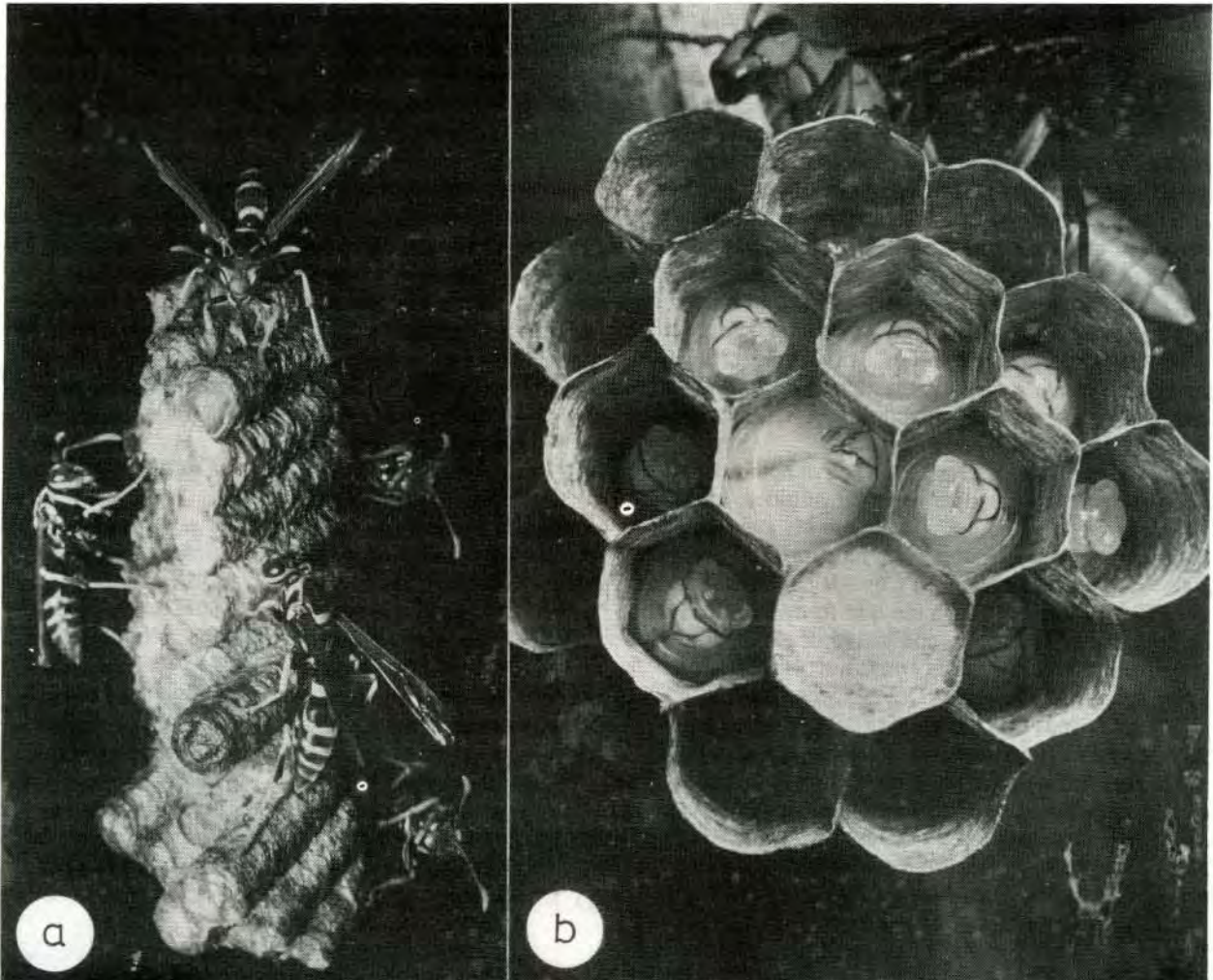


Fig.11.55 *Polistes*. a) Panal de varios meses con celdas divididas al pie y con trabajadores al lado. b) Panal joven con hembras; larvas de diversas edades en celdas y una celda con un tejido nuevo.

apareado), de donde van y vienen; pareciera que en algunas especies marcan químicamente la región al frotar la superficie cerca del nido con el lado ventral del abdomen (obs. pers.). Los machos pueden distinguirse de las hembras por tres características: antenas más largas (trece segmentos en lugar de los doce presentes en las hembras); en que las extremidades son más delgadas y más curvadas; sus "caras" (clípeos) se muestran más cortas y planas y en algunas especies tienen un color sorprendentemente más claro; y el abdomen del macho es bastante despuntado y redondo en su extremo en lugar de puntiagudo como en las hembras (como en todos los Hymenoptera punzantes, el macho carece del aguijón, que en la hembra se deriva del órgano ovipositor ancestral). Generalmente, los machos son producidos ya avanzado el ciclo del anidado, luego de que algunas hembras (algunas o todas "obreras") han emergido.

La cría se desarrolla, una por celda, a través de una metamorfosis "completa" (etapas de huevo, larva y pupa) y el huevo está adherido al lado de la celda. Después de un

período variable (generalmente 1 ó 2 semanas) el huevo se transforma en larva, que es, en forma progresiva, alimentado por las hembras adultas aproximadamente durante un mes, cuando deja de alimentarse y comienza a hilar un capullo de seda que cierra la boca de la celda con un "tapón" blanco. La larva pupa cerca de 3 ó 4 semanas y luego cuando está madura se abre camino a mordiscos fuera de la celda. Las celdas, en muchas especies, son usadas de nuevo para otras crías.

Polistes se alimenta de néctar (a veces se encuentra almacenado como gotas viscosas de "miel"—realmente néctar sin transformar—en las celdas que contienen huevos) y de larvas de lepidópteros (orugas) de diversas clases. En ocasiones, he visto a los machos visitando flores y al capturárseles a veces están cubiertos de polen, que pueden consumir (una sospecha sin probar que podría ser investigada con una simple disección de los intestinos). Las hembras, a menudo, mastican extensivamente a las orugas en el sitio de captura, de manera que cuando vuelan de regreso al nido sus abdómenes están pesados con los lí-

quidos ingeridos del cuerpo y la bolita sólida que llevan en las mandíbulas está relativamente seca y bien masticada. Los líquidos ingeridos son regurgitados en el nido para los adultos y larvas y el alimento sólido también se divide extensivamente entre éstos. Las larvas grandes tienen mandíbulas quitinosas bien desarrolladas y a diferencia de las larvas de otras avispas sociales (Vespidae), son capaces de ingerir alimentos sólidos. Ya que *Polistes* es un insecto común en muchas áreas y aparentemente un depredador eficaz sobre las larvas de lepidópteros, ocasionalmente ha sido considerado de uso potencial para el control de ciertas plagas de algunos cultivos (v.g., gusano del tabaco).

Además de orugas y miel, las hembras forrajean en fibras de la madera, las que mastican con agua y secreciones orales claras para formar una pulpa cruda con la cual construyen el nido.

Polistes defiende sus nidos activamente contra los diversos depredadores e insectos parasitoides, siendo las hormigas los más comunes, así como las avispas icneumonas (*Pachysomoides* spp.) y las moscas (v.g., Sarcophagidae) (ver Nelson 1968). En Costa Rica *Ancistrocercus infictus*, una esperanza grande que forrajea de noche, a menudo descansa ("se esconde") durante el día junto a los nidos de las avispas *Polistes* (y otras), al parecer para evitar la depredación por las aves (Downhower y Wilson 1973).

Las avispas *Polistes* son particularmente fáciles de estudiar para cualquiera con un poco de paciencia, un lápiz y una libreta. Los individuos pueden ser marcados con lacas de secado rápido (v.g., las pinturas para modelos de aviones o el líquido corrector de las máquinas de escribir). Quizá, el aspecto de su complejo comportamiento social, con recompensas más rápidas y seguras, sea el estudio de la naturaleza de las interacciones entre las hembras en los nidos recién fundados. Aunque se ha dado mucho énfasis a las asociaciones entre hembras en las especies de las zonas templadas, es evidente que la cooperación entre parientes es sólo un factor fundamental de las asociaciones de fundadoras, y hay muchas indicaciones de que en las especies tropicales las avispas no emparentadas pueden asociarse y competir para poner huevos. Se han estudiado inadecuadamente muchos aspectos de fácil observación de la biología de *Polistes* del Neotrópico, incluyendo la comunicación intracolonia, el comportamiento de forrajeo y la división del trabajo entre las compañeras del nido. La disección de las hembras colectadas (especialmente de colonias enteras) puede revelar bastante sobre su edad y su condición reproductiva así como la organización social de las colonias. Mucho se puede aprender sólo de las disecciones que, a menudo, facilitan la interpretación de las observaciones del comportamiento en términos de la competencia reproductiva. Las técnicas para la colección y disección están descritas en términos generales en West-Eberhard (1975).

Una lista de las personas que actualmente están haciendo investigaciones con *Polistes*, al igual que referencias de las publicaciones recientes sobre temas especializados, puede obtenerse con Chris Starr, Department of Entomology, University of Georgia, Athens, Georgia 30602 (editor de *Polistes Newsletter*).

Corn, M. L. 1972. Notes on the biology of *Polistes carnifex* (Hymenoptera, Vespidae) in Costa Rica and Colombia. *Psyche* 79:150-57.

Downhower, J. J., and Wilson, D. E. 1973. Wasps as a defense mechanism of katydids. *Am. Midl. Nat.* 89:451-55

Evans, H. E., and West-Eberhard, M. J. 1970. *The wasps*. Ann Arbor: University of Michigan Press.

Nelson, J. M. 1968. Parasites and symbionts of *Polistes* wasps. *Ann. Ent. Soc. Am.* 61:1528-39.

———. 1971. Nesting habits and nest symbionts of *Polistes erythrocephalus* Latreille (Hymenoptera, Vespidae) in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 18:89-98.

Richards, O. W. 1978. *The social wasps of the Americas excluding the Vespinae*. London: British Museum (Natural History).

Skutch, A. F. 1971. *A naturalist in Costa Rica*. Gainesville: University of Florida Press.

West-Eberhard, M. J. 1969. The social biology of polistine wasps. *Misc. Publ. Univ. Michigan Mus. Zool.* 140:1-101.

———. 1975. Estudios de las avispas sociales (Himenópteros) y notas para facilitar la identificación de especies comunes. *Cespedesia* 4:245-68.

Wilson, E. O. 1971. *The insect societies*. Cambridge: Harvard University Press.

Polybia occidentalis (Cojones de Toro (nombre del nido), Paper Wasp)

D. M. Windsor

Polybia occidentalis bohemani Holmgren (Vespidae: Polistinae: Polybiini) es la avispa social constructora de nidos de cartón más común en las tierras bajas del Pacífico al noroeste de Costa Rica (fig. 11.56). La especie se extiende desde el suroeste de Estados Unidos hasta Argentina. La subespecie se conoce en todo Centro América y en el extremo norte de América del Sur (Richards 1978) y generalmente se puede encontrar los nidos de ésta y otras especies de avispas en cantidades considerables por debajo de los puentes a lo largo de la carretera Interamericana. En circunstancias más naturales, por lo general los nidos se encuentran en las marañas de la vegetación perennifolia espinosa o colgando del raquis de las hojas de la palmera *Acrocomia vinifera* o en las ramas cubiertas de espinas de *Acacia farnesiana*, *Parkinsonia aculeata* (Leguminosae) y *Pisonia macranthocarpa* (Nyctaginaceae).

Es probable que uno se encuentre tres especies de *Polybia* en el noroeste de Costa Rica; cada una puede ser identificada por la arquitectura de la colonia y por la morfología de los adultos. La especie más común es *P. occidentalis* y la menos común es *P. rejecta*. Los nidos de todas las especies varían considerablemente según la edad, el tamaño del enjambre fundador y las condiciones estacionales. Con frecuencia, los nidos de *P. diguetana* (fig. 11.56 a) son cilíndricos, color canela claro y colocados en

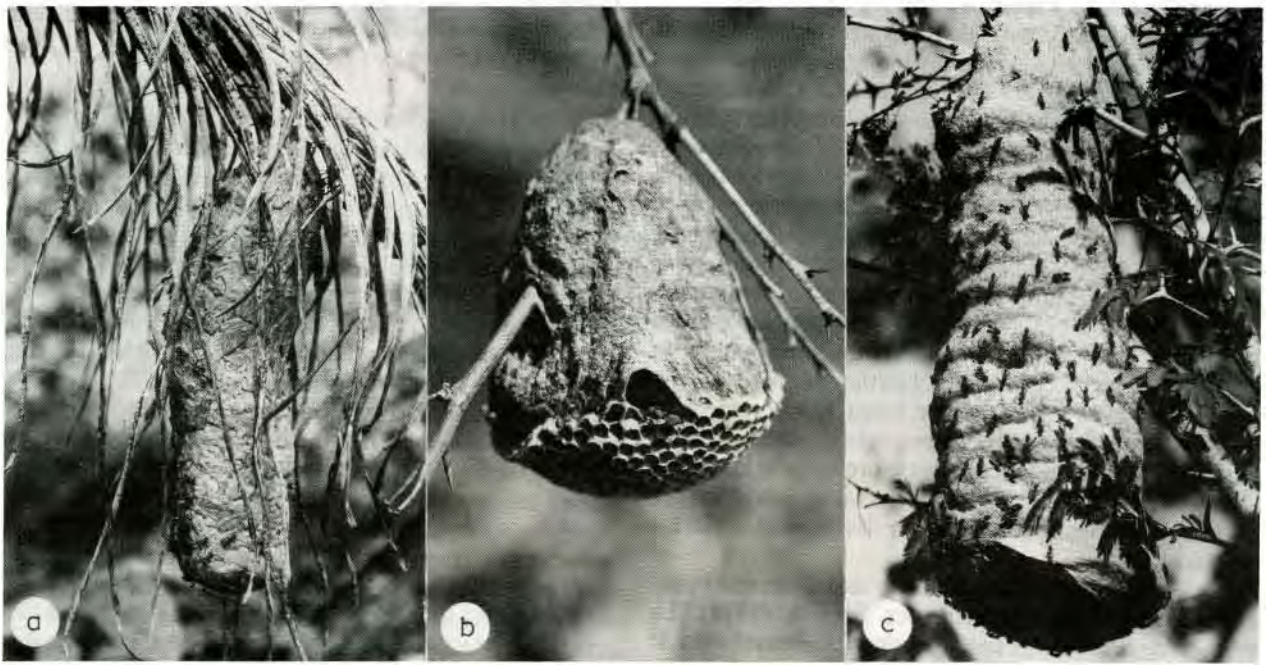


Fig. 11.56 *Polybia*. a) Panal de *Polybia diguetana*. b) Panal de *Polybia occidentalis*. c) Panal de *Polybia rejecta*. Costa Rica (fotos, D. M. Windsor).

lugares más sombreados que los nidos de *P. occidentalis* y *P. rejecta* (fig. 11.56 b,c) y tienen con frecuencia una ligera forma de cono; las capas de celdas más jóvenes y más grandes se encuentran hacia la base del nido. Los grandes nidos de *P. rejecta* de 60-70 cm de profundidad, tienen cuando menos dos veces el tamaño de los nidos grandes de *P. occidentalis* o de *P. diguetana*. *P. rejecta* también es la única especie de las tres que usualmente tiene nidos en asociación con hormigas. En las sabanas y las orillas de los bosques, *P. rejecta* anida en los cornizuelos grandes y saludables habitados por las hormigas agresivas *Pseudomyrmex*. En los bosques, los nidos de *P. rejecta* se encuentran en las grandes ramas de los árboles entre los múltiples nidos de cartón de las hormigas dolícoderinas (*Azteca* sp.), evitando así, quizá, los ataques de las columnas invasoras de hormigas arrieras.

Los adultos de estas tres especies de *Polybia* son aproximadamente iguales en tamaño (8-10 mm) y todas atacan y pican para defender a un nido que contenga crías. Las obreras de *P. rejecta* son asombrosamente fáciles de provocar—a veces sólo con caminar a 5 ó 10 m del nido es un estímulo suficiente. Los adultos de *P. occidentalis* son negros con marcas amarillas, incluyendo una viva mancha dorada viva en el propodio (área dorsal inmediatamente posterior al metatórax); los adultos de *P. diguetana* son negros con marcas amarillo limón claras y las obreras de *P. rejecta* son todas negras con un resplandor rojo en las alas, visible a la luz del sol.

Los nidos de *P. occidentalis* permanecen intactos por un tiempo relativamente corto, un promedio de 1 mes en la estación seca y 3 meses durante la estación lluviosa. Sólo uno de los 273 nidos observados en el Parque

Nacional Santa Rosa duró más de 12 meses. La mayoría de los nidos son destruidos por depredadores vertebrados, especialmente las tángaras y el milano de cabeza gris (*Leptodon cavanensis*) (Windsor 1976). Mientras que estas aves depredadoras consumen estas crías, la mayoría de la población adulta es capaz de formar un enjambre, trasladarse a un nuevo sitio y completar en una semana los rudimentos de un nuevo nido de dos celdas de espesor. Por lo general, los nidos de *Polybia* son poco frecuentes en los bosques y abundan en las sabanas abiertas y la vegetación achaparrada, reflejando la frecuencia del forrajeo de las hormigas arrieras en estos dos hábitats. Las colonias son más abundantes durante la favorable estación lluviosa y menos abundante al comienzo de la estación seca. El tamaño promedio del nido en la población disminuye durante la estación seca.

Las presas de *P. occidentalis* incluyen una gran diversidad de artrópodos de cuerpo suave, especialmente orugas y las larvas de Coleoptera, al igual que otras avispas polistinas. Las obreras de *Polybia* sacan provecho por lo menos de una presa importante, las termitas aladas al comienzo de la estación lluviosa. Luego de los primeros aguaceros de mayo y junio y la liberación de las termitas reproductoras; hay un aumento dramático en el forrajeo de los adultos de *Polybia*. Atrapan cientos o miles de termitas en el aire o lejos del suelo y las llevan al nido, donde las ocultan hasta que puedan ser consumidas por las crías en desarrollo (Forsyth 1978).

Por lo común, los nidos de *P. occidentalis* son buscados por las hembras fundadoras de otra avispa polibina, *Mischocyttarus immarginatus* (Windsor 1972). Esta tímida avispa, generalmente construye sus pequeños

nidos pedicelados y abiertos entre 5 y 15 cm de los nidos de *Polybia*. Se han observado hasta siete nidos satélite de *M. immarginatus* alrededor de una sola colonia de *Polybia*. Por lo general, más del 90% de todos los nidos de *M. immarginatus* en el hábitat están asociados a las colonias de *Polybia*. Las colonias asociadas de *M. immarginatus* tienen aproximadamente más éxito en criar la progenie que las colonias sin asociar. Todavía se desconoce como se realiza la supervivencia y la productividad del nido por la proximidad de las colonias de *Polybia*. *M. immarginatus* también tiene el extraño hábito de establecer los nidos adheridos a las fibras que sobresalen de la base de los nidos negros pedunculados de un pájaro mosquero que por lo común anida en los cornizuelos. Los nidos de *M. immarginatus* son pardo oscuro y por consiguiente, son muy difíciles de percibir en el contorno del nido del ave. Quizá por su aislamiento, estas colonias se protegen de los depredadores pedestres, ya que son pocos los que pasarían por encima de ramas patrulladas por las hormigas de los cornizuelos.

El ciclo y la demografía de las colonias de *P. occidentalis* ha sido estudiada por Forsyth (1978). La mayoría de las colonias son "poliginas", que contienen de dos a veinte hembras inseminadas y ponedoras o "ginas". Parece que no existe la puesta de huevos masculinos por las obreras o es extremadamente poco común. Los nidos son fundados por enjambres de obreras y hembras ponedoras jóvenes que rápidamente construyen dos o tres capas de celdas y luego las llenan con huevos, de manera que la cría se desarrolla en una gran oleada sincronizada. Varias oleadas de producciones de obreras ocurren junto con los episodios de agrandamiento de los nidos. El número original de reinas disminuye con el tiempo, conforme algunas se hacen dominantes, otras sumisas, adoptando el papel de obreras y aún otras dejan el nido o son expulsadas. Conforme continúa disminuyendo el número de reinas, comienza la producción de machos, y comienzan a aparecer hembras jóvenes inseminadas que muestran un comportamiento similar al de las reinas. Luego siguen las interacciones recíprocas agresivas y el canibalismo, eventualmente conduciendo al éxodo en masa de las reinas jóvenes y las obreras en enjambres fundadores. Algunas obreras y reinas jóvenes se quedan atrás para continuar el ciclo en el nido materno. La fisión de la colonia parece que es más común durante los meses favorables al comienzo y finales de la estación lluviosa.

Forsyth, A. D. 1978. Studies on the behavioral ecology of polygynous wasps. Ph.D. diss. Harvard University.

Richards, O. W. 1978. *The social wasps of the Americas*. London: British Museum (Natural History).

Windsor, D. M. 1972. Nesting association between two Neotropical polybiine wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Biotropica* 4:1-3.

———. 1976. Birds as predators on the brood of *Polybia* wasps (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) in a Costa Rican deciduous forest. *Biotropica* 8:111-16.

Pseudomyrmex ferruginea (Hormiga del Cornizuelo, Acacia-Ant)

D. H. Janzen

Esta hormiga color herrumbre (fig. 11.57 a) de 6 mm de largo, es un habitante común de los cornizuelos en las tierras bajas de la costa del Pacífico. Habita en *Acacia collinsii* en la Provincia de Guanacaste y en el norte de la Provincia de Puntarenas (y una mancha de bosque subcaducifolio en las colinas sobre Palmar Norte); en el norte de Guanacaste también se encuentra en *Acacia cornigera*, con mucho menos frecuencia. En el Valle Central, donde *A. collinsii* solía ser común (v.g., en el área de Villa Colón y Santa Ana), también ocupaba a *A. collinsii*. En la región de Golfito y la Península de Osa, es el habitante obligatorio exclusivo de *Acacia allenii*, el cornizuelo del bosque pluvial (Janzen 1974). Esta hormiga se encuentra desde las tierras bajas y secas de Colombia hasta alrededor de Acapulco y Tampico en México y utiliza todas las especies conocidas de cornizuelos. En Costa Rica en la ocupación de *A. collinsii*, comparte la población de plantas (aunque no los árboles individuales) con otras dos hormigas del cornizuelo, *Pseudomyrmex belti* (completamente negra) y *Pseudomyrmex nigrocincta* (cuyas obreras son más pequeñas y más amarillas que *P. ferruginea*, y las reinas con un cinturón negro a través del dorso anterior del abdomen; las obreras mantienen el abdomen recto hacia atrás, mientras que *P. ferruginea* lo retuerce por debajo hacia la cabeza).

Por lo general, parece que *P. belti* ocupa con más frecuencia los cornizuelos al sol directo (los pastizales), *P. nigrocinctus* se encuentra con más frecuencia a la sombra completa (sotobosque) y *P. ferruginea* se encuentra en todos los hábitats.

Las reinas vírgenes aladas de *P. ferruginea* dejan el cornizuelo paterno (durante todos los días del año) de 1 a 2 horas antes del amanecer, vuelan hacia un objeto alto que está cerca (un árbol en la cima de una colina o la copa más alta de un árbol en un llano) y se posan liberando una feromona a favor del viento descendente (ver Janzen 1966, 1967 sobre otros detalles de esto y lo que sigue). Los machos ya han dejado los cornizuelos y vuelan contra el viento para aparearse con las reinas casi media hora antes de que claree lo suficiente para ser vistos. La depredación de las abejas sociales (*Polybia* spp.) a los machos es común en estos enjambres de apareo conforme la luz del alba los ilumina. Una reina aparea una vez y se tira del árbol, quitándose al macho en el aire. Se desconoce si éste puede aparearse de nuevo. Después de aterrizar, la reina vuela una distancia corta, se arranca a mordiscos las alas y camina buscando un cornizuelo desocupado. Cuando lo encuentra (puede pasar al menos por un mes sin comida), si hay una espina tierna, le hace un hueco de entrada y la vacía (fig. 11.57 b). Pone los huevos adentro y ahí cría sus primeras obreras. Deja la espina para recoger los cuerpos Beltianos (fig. 11.57 d, e) y el néctar peciolar (fig. 11.57 c); si una reina sin espina encuentra desocupada la espina de la primera reina, se apodera de ésta, desecha la cría de la

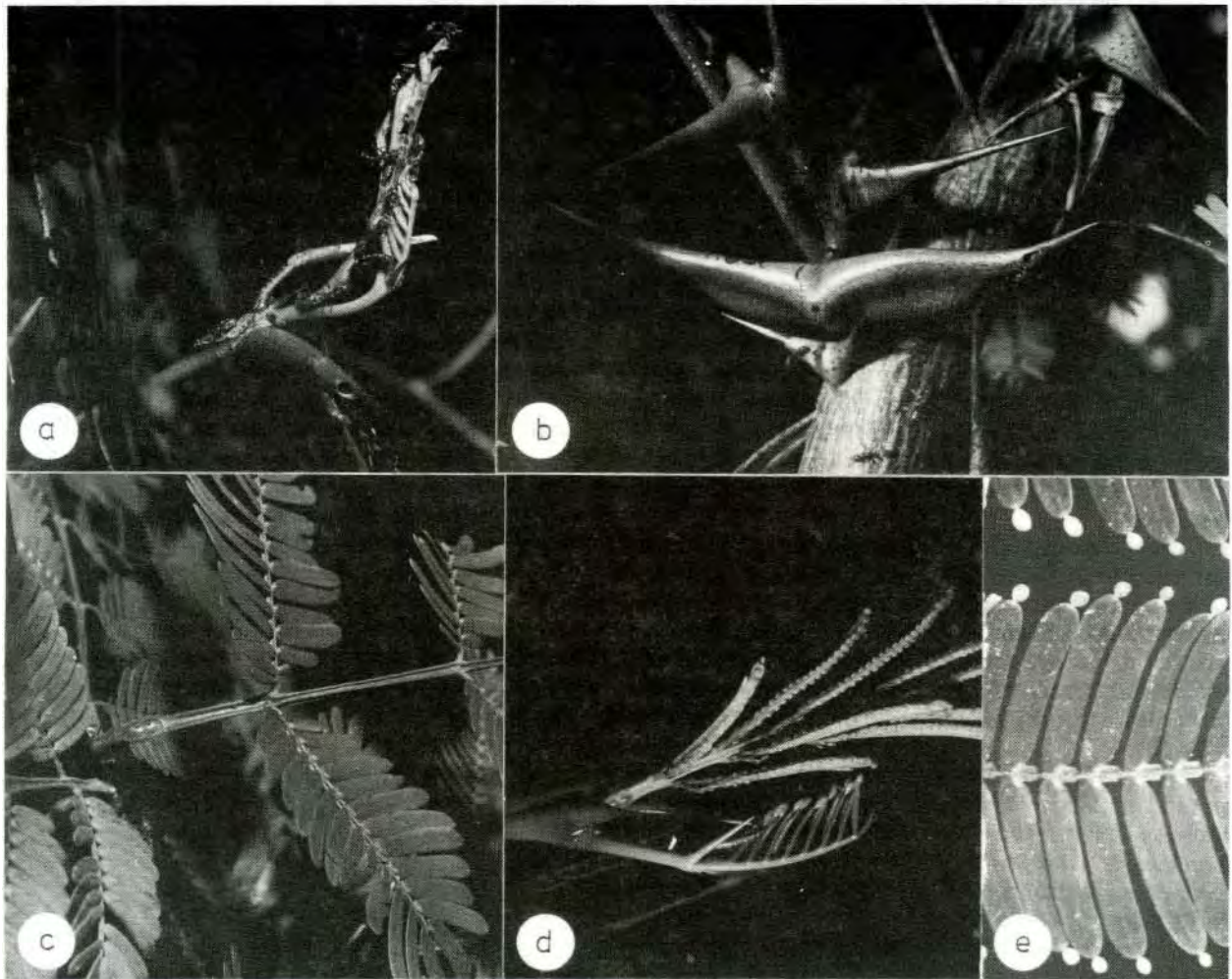


Fig. 11.57 *Pseudomyrmex ferruginea* sobre *Acacia colinsii*. a) Hoja nueva inspeccionada por ocho hormigas trabajadoras. b) Espina madura con un agujero de entrada en la punta, la colonia de la reina está generalmente en una espina de este tamaño. c) Dos néctares peciolares en la base de la hoja madura. d) Nuevas hojas con nuevos cuerpos Beltian en las puntas pinnae. e) Hoja madura crecida con cuerpos sin cortar en las punta pinnule. Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica (foto, D. H. Janzen).

dueña original, y trata de criar las suyas. En áreas, con altas densidades de cornizuelos, una plántula normalmente tiene las diversas espinas ocupadas cada una por una reina fundadora y varias docenas de reinas que buscan en su superficie. Cuando una reina establece una colonia joven, sus obreras matan o desalojan a la fuerza a las otras reinas y a sus colonias jóvenes del cornizuelo, de manera que una colonia con una única reina ocupe el árbol de ese momento en adelante (ver Janzen 1973 sobre una discusión acerca de las especies de hormigas del cornizuelo con reinas múltiples). Una colonia comienza a producir machos alrededor de un año después y las primeras reinas vírgenes aparecen al segundo año.

La colonia puede agrandarse para ocupar de diez a treinta retoños del cornizuelo. En general, todos los retoños dentro del círculo basal descubierto están ocupados por sólo una colonia. Sin embargo, en la vegetación sucesional tardía con varios metros de alto, un círculo basal muy grande (v.g., 3 m x 6 m) puede contener dos

colonias, cada una en propiedad de un subgrupo de los retoños. Parece que la longevidad normal de vida de una reina, y por lo tanto de una colonia, es alrededor de veinticinco años (no hay ninguna evidencia de sobreesimiento en la naturaleza). En Guanacaste, en la sucesión retardada de los pastizales y en alguna vegetación baja del pantano, hay grupos de cornizuelos que pueden vivir más que esto y, por lo tanto, perder sus colonias de hormigas antes de la vejez. Estas enigmáticas plantas a menudo están ocupadas por *Crematogaster*, una pequeña hormiga negra con el abdomen vuelto hacia arriba que se resiste agresivamente a la recolonización, aún por las grandes colonias de hormigas del cornizuelo. Los cornizuelos desocupados pueden estar habitados por una diversidad de otras hormigas, desde obligadamente parasíticas del sistema (v.g., *Pseudomyrmex nigropilosa*—grandes, amarillo rojizas, de grandes ojos y no agresivas, Janzen 1975) hasta aquellas que toman la espina hueca como si fuera un simple palillo hueco (v.g., *Camponotus*, *Paracryptocerus*).

Al comienzo de la estación lluviosa, una gran colonia adulta de *P. ferruginea* contiene entre diez y quince mil obreras, dos mil machos, mil reinas vírgenes y cincuenta mil larvas.

En Guanacaste, *A. collinsii* y su colonia de hormigas acompañantes son parasitadas por un gran escarabajo rutelino comedor de retoños (*Pelidnota punctulata*), una gran oruga de una polilla ceratocampina comedora de hojas (*Sphingicampa mexicana*) y una larva de polilla comedora de semillas de movimientos rápidos (*Mimosestes* sp.). Los cornizuelos desocupados son atacados por el chinche coreido *Mozena tomentosa* (distinto al *Mozena* sp. que ataca los vástagos de *Acacia farnesiana*). En el área de Cañas, las colonias de *P. ferruginea* usualmente contienen las larvas de un coleóptero coccinélido que imita a sus larvas y parece que se alimenta de ellas. A veces las espinas sin abrir contenían larvas de un gorgojo zigopino, cuyos adultos corren por la superficie del cornizuelo.

En Guanacaste, los bolseros (*Icterus* sp.) y el bien-teveo grande (*Pitangus sulphuratus*) por lo común, anidan en los cornizuelos ocupados. Al principio, las hormigas atacan al nido en desarrollo pero luego se acostumbran a él y no atacan ni al ave ni al nido. Sin embargo, sí atacan a los vertebrados trepadores y por lo tanto, aunque estos nidos estén muy cerca del suelo, son de mucho éxito para los polluelos.

Las semillas de *Acacia collinsii* están encajadas en un arilo amarillo y dulce relativamente seco, que queda expuesto al abrirse la vaina; el arilo es comido por aves y murciélagos y las semillas son dispersadas después de pasar por sus tractos digestivos. Todos los cornizuelos son dispersados por aves o murciélagos, ya sea porque son los animales más capaces de penetrar un árbol abundante en hormigas o porque son los más aptos para transportar las semillas a un nuevo terreno de suelo descubierto, o por ambas razones.

Al igual que otras hormigas del cornizuelo, *P. ferruginea* produce feromonas de alarma muy perceptibles y fáciles de oler al aplastar una obrera entre los dedos. Una colonia perturbada puede ser detectada a varios metros a favor del viento por humanos y mucho más lejos por otra colonia. En una colonia alterada las obreras corren mucho más rápido, salen más de las espinas y se vuelven con más frecuencia mientras corren. El ganado evita los cornizuelos tanto de día como de noche y probablemente empleen estas sustancias químicas para reconocer su presencia.

Las hormigas del cornizuelo protegen a éste enteramente de la mayoría de las especies de herbívoros artrópodos (Janzen 1966, 1967). *P. ferruginea* mata la vegetación extraña que toca al cornizuelo y mantiene desmontado un círculo como de 1 a 4 m de diámetro alrededor de ellos, con más vigor que *P. belti* y a veces con menos vigor que *P. nigrocincta*. En Nicaragua, incluso poda los retoños de las puntas para producir una copa espesa similar a un seto; al parecer, estas marañas espinosas las protegen de la depredación por parte de las aves (Janzen 1974). Esta depredación (por división de espinas) de las hormigas del cornizuelo es poco común en Gua-

nacaste en otras partes de su extensión es de ocasional hasta común. Los monos cara blanca pueden depredar sobre sus larvas durante la estación seca (Freese 1976).

Freese, C. H. 1976. Predation on swollen-thorn acacia ants by white-faced monkeys, *Cebus capucinus*. *Biotropica* 8:278-81.

Janzen, D. H. 1966. Coevolution between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20:249-75.

———. 1967. Interaction of the bull's horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 47:315-558.

———. 1973. Evolution of polygynous obligate acacia-ants in western Mexico. *J. Anim. Ecol.* 42:727-50.

———. 1974. Swollen-thorn acacias of Central America. *Smithsonian Contrib. Bot.* 13:1-131.

———. 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: A parasite of a mutualism. *Science* 188:936-37.

Pseudosphinx tetrio (Oruga Falso-Coral, Frangipani Sphinx)

D. H. Janzen

La larva de polilla más grande y conspicua (fig. 11.58) en los bosques caducifolios de la Provincia de Guanacaste es la larva de una gran polilla esfíngida con manchas grises (Sphingidae). La oruga negra tiene anillos amarillos brillantes y la cabeza y el primer segmento torácico rojo anaranjados y pesa hasta 15 g cuando alcanza el tamaño completo. Mide hasta 10 cm de largo y 10 a 15 mm de diámetro y no es difícil de imaginar que sea mimética de la serpiente de coral (Janzen 1980). La larva

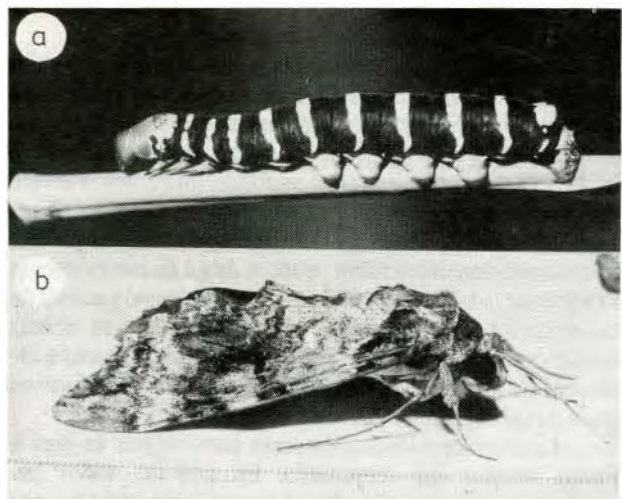


Fig. 11.58 a) Vista dorsal del adulto *Pseudoxychila tarsalis*. b) Vista frontal de a), note las largas mandíbulas que se cruzan sobre la cabeza. Finca Las Cruces, San Vito de Java, Costa Rica (fotos, D. H. Janzen)

pasa el día en lo grandes tallos descubiertos de *Plumeria rubra* (Apocynaceae), flor blanca o sacuanjoche (frangipani), de cuyas hojas se alimenta por la noche. Además de su coloración ostentosa, la oruga se agita para atrás y para adelante cuando se le toca, como hacen las serpientes de coral constreñidas, y muerde agresivamente (un comportamiento bastante inusitado en una oruga). Mantiene el mismo color a partir del primer estadio. En la misma planta, las orugas del esfíngido *Isognathus rimosus*, cercanamente emparentado, son extremadamente crípticas (cuando jóvenes son blancas y se alimentan de flores; W. A. Haber, com. pers.) y cuando viejas parecen ramas muertas alejándose de la planta para esconderse en la hojarasca durante el día. Si la larva de *P. tetrio* es mimética de la serpiente de coral, probablemente dependa de las respuestas de evasión programadas genéticamente a este patrón de colores y a alguna clase de respuesta aprendida por las aves. Sin embargo, debido a que la planta hospedera de *P. tetrio* es miembro de una familia cuyos miembros generalmente son considerados poseedores compuestos tóxicos, puede ser que la coloración brillante de *P. tetrio* sea simplemente aposemática. Cualquiera sea el caso, *P. tetrio* es casi única entre las orugas de las polillas esfingidas por ser visualmente tan conspicua.

En el Parque Nacional Santa Rosa, la mayoría de los árboles de *Plumeria* están llenos de orugas de *P. tetrio* en algún momento de la estación lluviosa. Las larvas duran alrededor de 6 semanas para alcanzar el tamaño completo y luego se apartan de la planta hospedera para pupar en la hojarasca. Perforan en la capa de hojas y producen una enorme pupa brillante sobre el suelo. Los adultos emergen 1 ó 2 meses después y pueden ser colectados en las luces en el bosque caducifolio desde el comienzo de la estación lluviosa (mayo) hasta el final (enero). Ya que *P. rubra* es completamente caducifolio en la estación seca, las últimas orugas que se alimentan de hojas se encuentran en diciembre. Sin embargo, yo encontré una que había alcanzado su tamaño completo alimentándose de las flocres de *P. rubra* en marzo.

De las veintiséis orugas de tamaño mediano a grande, traídas del campo y criadas, sólo una estaba parasitada por una larva de mosca taquinida (Santa Rosa), pero, con frecuencia, se mueren en cautiverio si no se les abastece de follaje muy fresco para comer, y pareciera que sucumben a una enfermedad microbiana.

Janzen, D. H. 1980. Two potential coral snake mimics in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 12:77-78.

Pseudoxychila tarsalis
(Abejón Tigre, Tiger Beetle)
M. K. Palmer

Los adultos de esta especie de cicindélido (fig. 11.59) son cerca de 13 mm de largo, azul verdoso atercio-

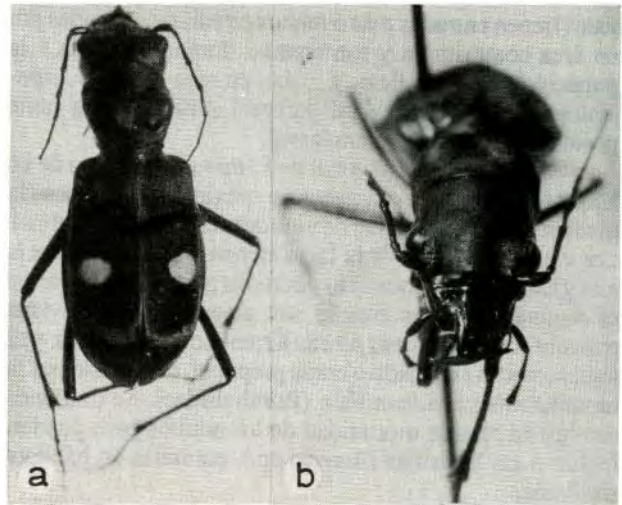


Fig. 11.59 a) Vista dorsal del adulto *Pseudoxychila tarsalis*. b) Vista frontal de a), note las largas mandíbulas que se cruzan sobre la cabeza. Finca Las Cruces, San Vito de Java, Costa Rica (fotos, D. H. Janzen)

pelado con una sola mancha blanca rodeada con negro en cada élitro. Los adultos esencialmente ciegos y sin vuelo, pueden encontrarse en el suelo descubierta o cerca de él en casi cualquier época del año pero son más numerosos al comienzo de la estación lluviosa. Esta especie probablemente se encuentre por todo el país a elevaciones entre 600 y 2.000 m, estando los límites exactos determinados (al parecer) por la humedad.

He visto adultos o larvas confirmadas en San Vito, Monteverde, cerca de los pueblos de Zapote, Quesada y San Carlos y a lo largo de la carretera a Puerto Viejo alrededor de los 600 m de altura. La mayor elevación a que han sido registrados es 1970 m (cerca de El Poás) y ninguno ha sido visto en el Cerro de La Muerte. Por debajo de los 600 m hay otro abejón tigre de tamaño parecido, *Megacephala* sp., que se encuentra en hábitats similares; los adultos de esta especie se distinguen fácilmente de *P. tarsalis* por las patas pardo claras y las marcas corporales moradas y amarillentas. Esta especie tampoco vuela y es crepuscular o nocturna, mientras que *P. tarsalis* es estrictamente diurna.

En el campo, se observó que las hembras ponían un promedio de 0,47 huevos por día (el promedio en el laboratorio fue de 2,05 huevos por día). Los huevos, de 1,5 mm de largo, color crema y pegajosos, son depositados en el fondo de cuevas de 5 a 7 mm de largo cavadas por las hembras en los bancos de arcilla verticales o con declives muy precipitados. Permanecen en quietud durante la estación seca en San Vito y eclosionan en abundancia al principio de la estación lluviosa; los huevos puestos durante esta estación eclosionan con una media de 34 días.

Las tres etapas larvales de *P. tarsalis* ocupan las madrigueras en el sitio donde la hembra puso el huevo. Las medidas de tiempo requeridas por el primer, segundo y tercer estadio son de 70.25, 60.7, 94.3 días; la variación de longitud en los estadios es grande. Las madrigueras lar-

vales tienen entradas más o menos circulares rodeadas por un área comprimida y son tapadas durante la muda y la pupación. Esta se lleva a cabo en una porción especialmente agrandada y (al parecer) sellada, en la parte posterior de la madriguera larval.

El tiempo generacional de *P. tarsalis* es como de un año y los adultos viven hasta un máximo de 2 meses (la mediana de la longevidad de vida de un adulto es de 8 días). Las etapas del huevo y la larva tienen una supervivencia alta y es del tipo I (convexo) por todas partes. Las larvas en el segundo y tercer estadio son atacadas por la avispa parasitoide *Pterombrus piceus* Krombein (Tiphidae), y el tercer estadio avanzado o etapa prepupal, es atacado por la mosca *Anthrax gideon* Fab. (Bombyliidae). Se desconocen las fuentes de mortalidad de los adultos pero pueden incluir a las lagartijas (*Ameiva* sp.), comunes en hábitats similares.

Las larvas son depredadoras al acecho y están bien camufladas cuando la placa aplastada de la cabeza y el tórax está acomodada en la entrada de la madriguera. Las mandíbulas se curvan para arriba y están bien abiertas cuando la larva está en posición de alimentación; las larvas mantienen esta posición casi en cualquier momento cuando no estén comiendo, mudando o evitando a observadores humanos (esta posición es la más segura; también pueden evitar que los parásitos y los depredadores entren a la madriguera). Cualquier animal pequeño que pase cerca de la madriguera puede servir como presa; yo he visto a las larvas comiendo mariposas, orugas, arañas, ortópteros, pequeñas ranas y (casi) a un adulto de su especie (el adulto al fin ganó y a cambio se comió a la larva). Los restos no comestibles de una presa son lanzados afuera de la madriguera.

Los adultos son tanto depredadores como carroñeros; los he visto comiendo lombrices, orugas, hormigas, ortópteros, gelastocóridos, ranas y a otros adultos (¿que encontraron muertos?). Los adultos mastican la vegetación o el suelo para obtener humedad.

Palmer, M. K. 1976. Natural history and behavior of *Pseudoxychila tarsalis* Bates. *Cicindela* 8:61-92.

———. 1977. Natural history and population dynamics of *Pseudoxychila tarsalis* Bates (Coleoptera: Cicindelidae). Ph.D. diss., University of Michigan.

***Pterombrus piceus* (Avispa Escarabajo, Tiphid Wasp, Beetle Wasp)**

M. K. Palmer

Esta avispa, al igual que otros miembros del género, es ectoparasitoide de la larva del abejón tigre (*Pseudoxychila tarsalis* es el único hospedero conocido). Las hembras son negras, aladas, cerca de 1 cm de largo y con una apariencia similar a las hormigas. Prácticamente se desconoce su ámbito, ya que la especie fue descrita por primera vez en 1976. He colectado ejemplares en San Vito

(localidad tipo), Monteverde y entre 1665 y 1350 m de altura en la carretera a Puerto Viejo; aparte de los adultos de San Vito, todos fueron colectados como larvas o pupas en las madrigueras de las larvas de *P. tarsalis*.

Las hembras adultas buscan activamente las madrigueras del abejón en el segundo estadio (y algunas en el tercero) durante la estación lluviosa. Generalmente, las hembras de las avispas pasan por alto las entradas de las madrigueras vacías (aun cuando la larva esté adentro) y también pasan por las madrigueras con las larvas inmóviles en la entrada. A menudo, las avispas rodean la entrada a la madriguera o golpean con sus antenas cerca de las orillas hasta que el abejón se retire (al parecer asustado por la avispa), en cuyo momento la larva se lanza al hueco. El hecho de la entrada a la madriguera sólo cuando la larva se esté retirando probablemente se asocie con un posible ataque del abejón.

Las larvas del escarabajo parece que no tienen defensas contra las avispas una vez que han entrado a la madriguera. Otras especies de larvas de escarabajos cicindélidos, a menudo, se lanzan hacia afuera de sus huecos cuando entra una avispa y a veces así evitan la depredación. Las avispas parásitas de las especies de las zonas templadas (*Methocha stycia*, también tífido) pican ansiosamente a las larvas del escarabajo que encuentran arrastrándose por el suelo y las jalan a los huecos o depresiones cercanas y ponen huevos en ellas. Sin embargo, las hembras de *P. piceus* no muestran ningún interés en las larvas del escarabajo afuera de sus madrigueras, aun en el caso cuando se observó a la larva y a la avispa se caer juntas de una madriguera mientras la avispa estaba picando a la larva.

Una vez que la avispa paraliza a su presa picándola varias veces en el tórax, coloca la larva con el lado ventral hacia arriba como a 3 cm de la entrada de la madriguera y pone en su abdomen un único huevo color crema. Luego la hembra cierra el hueco con un tapón de tierra suelta y busca nuevos hospederos.

Los huevos tienen cerca de 1 mm de largo y eclosionan en el laboratorio en 5 días. La larva color salmón se alimenta insertando la cabeza por debajo del tegumento del hospedero. En el laboratorio crece un promedio de 1 mm por día, hasta que tienen entre 7 y 10 mm de largo. El desarrollo de las larvas en el campo requiere entre 8 y 13 días. Cuando se ha completado el desarrollo, la larva construye un capullo compuesto por varias capas de seda (de pardo rojiza a blanca) inmediatamente detrás y adherido a la cápsula cefálica del hospedero. La etapa prepupal como de 20 días está seguida por una etapa pupal de 25 a 30 días y en el campo los adultos emergen aproximadamente 65 días después que los huevos son puestos.

Se han visto pocos hospederos en el tercer estadio parasitados por la avispa y casi todos fueron colectados a fines de noviembre o diciembre, indicando un posible cambio a presas mayores hacia finales de la estación lluviosa, cuando quedan unos pocos hospederos en el segundo estadio en la población. Los capullos de estas avispas son mucho más grandes (1,5 a 2 cm) pero contienen pupas de un tamaño aproximadamente igual a

aquellas encontradas en los hospederos del segundo estadio. Mucha de la diferencia en el tamaño se debe así a las capas adicionales de seda en el capullo, que pueden ayudar a la pupa a resistir la desecación durante la estación seca.

Palmer, M. K. 1976. Notes on the biology of *Pterombrus piceus* Krombein (Hymenoptera: Tiphidae). *Proc. Ent. Soc. Washington* 78:369-75.

Quichuana angustiventris
(Mosca Abeja, Cola de Ratón, Rat-tailed Maggot, Syrphid Fly)
R. P. Seifert

Quichuana angustiventris (= *Q. picadoi* Knab y *Q. aurata* Walker) está entre varias especies de sírfidos cuyas larvas viven en la brácteas florales de las plantas de *Heliconia* llenas de agua del Neotrópico (ver capítulo 7 para detalles de *H. latispatha*). Por lo común, las larvas de *Q. angustiventris* por lo común viven en Costa Rica dentro de las brácteas florales de *H. wagneriana* y *H. imbricata* y ocasionalmente en *H. latispatha*, por debajo de la línea del agua de las brácteas. Respiran principalmente a través de un largo tubo respiratorio en el abdomen que puede alcanzar una extensión de hasta dos veces la longitud del cuerpo del insecto. Las larvas que acaban de eclosionar se desplazan en las brácteas nadando con movimientos ondulatorios y serpentinos pero, las larvas más grandes pueden arrastrarse por debajo del agua a lo largo del borde de las brácteas y de la flor arrastrándose de bráctea en bráctea en una misma inflorescencia.

El desarrollo de *Q. angustiventris* desde la oviposición hasta la eclosión dura cerca de 55 días. No se conocen los lugares donde ocurre el apareo, pero en muchos sírfidos el cortejo ocurre cerca de la fuente alimenticia de los adultos, la cual es el néctar y polen de diversas plantas. Los adultos de las diferentes especies de *Quichuana* no se alimentan de flores de *Heliconia* y se desconocen las especies de flores usadas como alimento. Las hembras ponen huevos en las brácteas que están abriéndose, y éstas están sólo levemente reflejadas del raquis de la inflorescencia. La hembra aterriza en la bráctea y extiende un ovipositor de tres puntas. Parece que prueba táctilmente el interior de la bráctea y rechaza aquellas donde ya ha habido puestas. Una hembra pone huevos en varias inflorescencias de un grupo de *Heliconia*, y cada grupo de huevos tiene un número desde ocho a treinta y dos. Los huevos eclosionan en 3 días y las larvas se alimentan de detrito y partes florales entrando a veces en las flores abiertas para alimentarse de néctar. El desarrollo larval toma cerca de 45 días en las tierras bajas de Costa Rica. Las pupas se colocan en la orilla de las brácteas o en la unión del raquis y la hoja. La vida pupal dura 8 días y la eclosión siempre ocurre en la mañana. Esto parece ser una

respuesta a las lluvias de la tarde: los adultos que eclosionan y se mojan antes que sus alas se sequen, nunca son capaces de volar. Los adultos de *Q. angustiventris* pueden distinguirse de otras especies del mismo género en Costa Rica por tener pelusa dorada y brillante en el tórax.

Las larvas se encuentran en las inflorescencias de *H. wagneriana* durante todo el período en que ésta florece (estación seca), pero, la reproducción en *H. imbricata* generalmente ocurre al comienzo de la estación lluviosa. Aunque las larvas se encuentran en *H. latispatha* durante todo el año, estas inflorescencias son muy pequeñas para mantener grandes poblaciones larvales. Parece que los adultos parece que tienen una vida larga. Hay grandes poblaciones de ellos aún después de varios meses sin ninguna floración de *Heliconia* y por lo tanto la reproducción no ha podido ocurrir.

Aunque, ocasionalmente, las hormigas se comen los huevos en las brácteas y las tijeretas se comen las larvas, parece que la vida larval es poco depredada. Los adultos son comidos por arañas y lagartijas al emerger de la pupa y al regresar a *Heliconia* para poner huevos. Hay otros depredadores, que probablemente se comen a los adultos de *Q. angustiventris*, entre ellos las moscas asesinas, libélulas y pequeñas aves.

Las especies del género *Quichuana* están obligatoriamente asociadas a *Heliconia* en Colombia, Ecuador, Venezuela y Martinica. Quizá, la mayoría de las especies de *Heliconia* de brácteas grandes y erguidas sirvan como sitios de alimentación para las larvas de *Quichuana*. Las asociaciones de *Q. angustiventris* con otros insectos que habitan *Heliconia* han sido estudiadas tanto en Costa Rica como en Venezuela.

Seifert, R. P., and Seifert, F. H. 1976a. A community matrix analysis of *Heliconia* insect communities. *Am. Nat.* 110:461-83.

———. 1976b. Natural history of insects living in inflorescences of two species of *Heliconia*. *J. N.Y. Ent. Soc.* 84:233-42.

———. 1979. A *Heliconia* insect community in a Venezuelan cloud forest. *Ecology* 60:462-67.

Rhinoseius colwelli (Acaro Floral del Colibrí, Totolate floral de Colibrí, Hummingbird Flower Mite)

R. K. Colwell

Este ácaro (orden Mesostigmata: Ascidae) de 0.6 mm de largo depende del mutualismo entre los colibríes y las plantas polinizadas por aves. Se alimenta y se reproduce en las flores de varias especies, principalmente del género *Centropogon* (Lobeliaceae) en las tierras altas de Costa Rica. Viajan entre flores en las cámaras nasales de los colibríes. Hunter (1972) describió la especie de los ejemplares colectados durante un programa de campo de la OTS en el Cerro de la Muerte. Ahí, se encuentra fácil-

mente en las flores de *C. talamancensis* Wilbur rosado lila, las flores de *C. valerii* (Standl.) Mc Vaugh rojo anaranjado, y en las flores anaranjadas de dos especies de *Bomarea* (Amaryllidaceae) (Colwell 1973). Los huevos son puestos en pequeños grupos en la región de los nectarios en las flores y producen un estadio larval activo de seis patas, seguido por la protoninfa, la deutoninfa y el adulto de ocho patas. El tiempo generacional es de 7 a 10 días. Los huevos se encuentran sumergidos en el néctar y las otras etapas se alimentan de néctar y tal vez de exudados de polen. En el Cerro de la Muerte, las deutoninfas y los adultos de ambos sexos pueden ser encontrados en las cavidades nasales del colibrí *Eugenes fulgens*, *Colibri talassinus* (colibrí orejivioláceo-verde) (Colwell *et al.* 1974) y *Panterpe insignis* (colibrí garganta de fuego). (Los ácaros se pueden extraer de las aves colectadas en redes sin causarles daño, por medio de la aspiración). En respuesta a señales olfatorias, los ácaros saltan a la planta mientras que su portador se alimenta en la flor de la especie apropiada. Ellos no obtienen nutrimentos de las aves, pero deben contar con el transporte de las aves para su dispersión. (El viaje local caminando probablemente esté limitado a las flores cercanas de una misma planta.)

Estos ácaros muy activos son fáciles de ver a simple vista en una flor disecada o vivos en un frasco (son blancuzcos). Proporcionalmente para su tamaño, corren tan rápido como un chita (felino africano)—una habilidad muy útil cuando tienen sólo unos 2 ó 3 segundos para saltar de un colibrí de pico largo. Bajo el microscopio, los machos parecen más copiosamente esclerotizados que las hembras, con espinas oponibles en el segundo par de patas y setas más largas en el dorso. Con frecuencia, pueden ser vistos cortejando y copulando activamente con las hembras, más calmadas. Bajo el microscopio es mejor incluir un pedazo de corola en el tubo o plato y si es posible usar luz fría. La proporción de sexos de los adultos es como de dos o tres hembras por macho, y se cree que este es un fenómeno de selección grupal (Colwell 1981). Los ácaros *Rhinoiseius* son casi de seguro, funcionalmente haplodiploides (machos haploides, hembras diploides), pero todavía se desconoce como se determina genéticamente el sexo o se regula su comportamiento.

En el Cerro de la Muerte, *R. colwelli* coexiste con un sólo congénere: *R. richardsoni* Hunter, cuyas plantas hospederas son las epífitas de flores rojas, *Cavendishia smithii* Hoer. y *Macleania glabra* (Klotzsch) Hoer. (ambas Ericaceae) cuyas aves portadoras son *Panterpe* y *Eugenes*. A menudo, los colibríes individuales transportan ácaros de ambas especies al mismo tiempo, pero en las plantas hospederas no hay mezcla de especies, en las plantas hospederas, aunque los experimentos demuestran que cada especie es capaz de sobrevivir y reproducirse en plantas hospederas de la otra especie si es introducida a la fuerza en las flores desocupadas (Colwell 1973). Esta severa segregación se da por la discriminación olfatoria de las plantas hospederas y es puesta en ejecución por los

ataques mortales de los machos residentes sobre los intrusos de cualquier sexo. Los machos de *R. colwelli* aplastan a sus víctimas con el segundo par de patas raptorales y los machos de *R. richardsoni* están armados de cuatro setas muy grandes y en forma de espina en el centro del dorso (fácilmente vistas bajo un microscopio de disección). Por lo general, este comportamiento puede ser observado bajo el microscopio entre los ácaros en cautiverio.

El repertorio de las plantas hospederas para los ácaros florales de los colibríes juega una complicada función con los patrones de forrajeo, la fenología del florecimiento y la dispersión de las plantas hospederas (Colwell 1973). Las afinidades taxonómicas de las plantas tienen poca influencia directa, en contraste con el repertorio de plantas hospederas de Lepidoptera y Coleoptera. Por ejemplo, cerca de Monteverde en Costa Rica *R. colwelli* se encuentra en dos especies de *Centropogon* (Lobeliaceae), una *Bomareae* (Amaryllidaceae), una bromelia y una especie de *Columnea* (Gesneriaceae)—un repertorio que abarca dos órdenes de dicotiledóneas y dos de monocotiledóneas. En la misma área, *R. chiriquirensis* (Baker y Yunker) se encuentra en otra Lobeliaceae, *Lobelia laxiflora*, así como en *Hamelia patens* (Rubiaceae) y *Cuphea* sp. (Lythraceae). La explicación es que todas las hospederas de *R. colwelli* en Monteverde son bastante visitadas por *Campylopterus hemileucurus* (alas de sable violeta) de pico largo, mientras que las especies hospederas de *R. chiriquirensis* son visitadas por varias especies oportunistas de pico corto (ver Feinsinger 1976). (*R. richardsoni* también se encuentra en Monteverde, junto con una cuarta especie de *Rhinoiseius* y una especie del género *Proctolaelaps*, un pariente cercano).

Hasta ahora los ácaros florales de los colibríes han sido encontrados en más de cincuenta especies de colibríes y en las flores de más de cien especies de plantas en unas veinte familias, desde el norte de California (Colwell y Naeem 1979) hasta el centro de Chile, y desde el nivel del mar hasta alturas superiores a 4.500 m (Ecuador). Aunque hay varios miles de especies de plantas hospederas, yo calculo que existen menos de quinientas especies de ácaros florales de los colibríes—de los cuales se han descrito sólo como cincuenta (Colwell 1979). En los bosques de las tierras bajas de Trinidad, coexisten al menos dieciséis de estas especies, cada una monopolizando de una a tres especies de plantas hospederas mientras que comparten los colibríes portadores con varias otras especies del grupo. Al menos unas veinte especies de plantas hospederas y ocho o más especies de colibríes están implicadas. Esta comunidad y la de Monteverde están actualmente bajo estudio. La radiación adaptativa en la morfología, la proporción de sexos, la dispersión y el comportamiento entre los ácaros florales de los colibríes, en relación con los patrones espaciales y temporales de las plantas hospederas potenciales y sus portadores avícolas (Feinsinger y Colwell 1978), proporcionan una descripción bastante detallada acerca de la coevolución.

- Colwell, R. K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. *Am. Nat.* 107:737-60.
- . 1979. The geographical ecology of hummingbird flower mites in relation to their host plants and carriers. *Rec. Adv. Acarol.* 2:461-68.
- . 1981. Group selection is implicated in the evolution of female-biased sex ratios. *Nature*, in press.
- Colwell, R. K.; Betts, B. J.; Bunnell, P.; Carpenter, F. L.; and Feinsinger, P. 1974. Competition for the nectar of *Centropogon valerii* by the hummingbird *Colibri thalassinus* and the flower-piercer *Diglossa plumbea*, and its evolutionary implications. *Condor* 76:447-52.
- Colwell, R. K., and Naeem, S. 1979. The first known species of hummingbird flower mite north of Mexico: *Rhinoseius epoecus* sp. nov. (Mesostigmata: Ascidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* 72:485-91.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectivorous birds. *Ecol. Monogr.* 46:257-91.
- Feinsinger, P., and Colwell, R. K. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *Am. Zool.* 18:779-95.
- Hunter, P. E. 1972. New *Rhinoseius* species (Mesostigmata: Ascidae) from Costa Rican hummingbirds. *J. Georgia Ent. Soc.* 7:27-36.

***Scolytodes atratus panamensis* (Escarabajito de Guarumo, Cecropia Petiole Borer)**
S. L. Wood

Este es uno de los escarabajos de corteza más comunes y con una distribución más amplia en Costa Rica (fig. 11.60). Es de 2,5 a 3,5 mm de largo y de pardo oscuro a negro. Se reproduce exclusivamente en los pecíolos de las hojas de *Cecropia* recién caídas. Los árboles de *Cecropia* crecen en todo Costa Rica a elevaciones inferiores a 2.000 m y botan unas cuantas hojas todos los meses del año. Como 80% de las hojas que quedan atrapadas en la vegetación y suspendidas sobre el suelo del bosque, son infestadas por este insecto. Al igual que los escolítidos en otras partes, esta especie tiene hábitos ocultos, pero difieren de aquéllos de los escolítidos en las zonas templadas del Norte.

Los pecíolos se infestan de 3 a 15 días después que se caen. La competencia ha dividido este microhábitat de manera que varias otras especies de *Scolytodes* viven en armonía con *S. a. panamensis* en la mayor parte de Panamá o en el extremo sureste de Costa Rica. Los pecíolos de *Cecropia* tienen en su base de 3 a 5 cm de tejido más denso con poco o nada de médula suave; en esta área se encuentra *S. maurus*, una especie de 1,5 a 2,1 mm de largo. En el resto del tercio basal se encuentra *S. a. panamensis*, aunque en 10% de los pecíolos la infestación puede alcanzar la mitad del pecíolo y en 1% el tercio distal. Cualquiera de una docena de especies de *Scolytodes* más pequeñas, todas menores de 1,2 mm de largo, pueden encontrarse en la mitad distal del pecíolo.

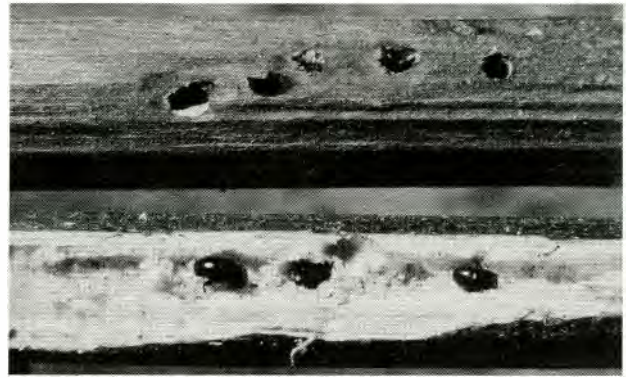


Fig. 11.60 Adultos de un escarabajo de corteza (*Scolytidae*) expuestos en sus galerías quebrando el tallo (inferior) y los agujeros de salida de los escarabajos (superior). Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (foto, D. H. Janzen).

Un macho perfora un hueco de entrada a través de la corteza dura hasta la médula suave cerca de la base en el envés del pecíolo. Cuando el túnel ha alcanzado una profundidad de 3 a 5 mm, una hembra se le ha unido (se cree que la atracción es por feromonas, como en otros escolítidos). El túnel básicamente cilíndrico tiene cerca del hueco de entrada, un nicho para girar, adonde entra el macho permitiendo que pase la hembra. Ella entonces amplía el túnel. El apareo se lleva a cabo en este nido y puede repetirse varias veces. Después del apareo, el macho expulsa excremento desde la galería y bloquea el hueco de entrada para impedir la invasión de depredadores y parásitos. La hembra amplía el túnel a través de la médula, a menudo, ramificando el sistema de túneles en forma irregular. Pone grupos de uno a veinte huevos en un excremento suelto que se deja en varias áreas del túnel. Parece que los huevos eclosionan en 3 a 5 días. Las larvas blancas y sin patas, similares a larvas de gorgojos, consumen la médula en asamblea, extendiendo la cámara paterna. La pupación ocurre en los túneles y los jóvenes adultos, por lo general, se alimentan por algún tiempo antes de emerger. Todo el ciclo de vida puede completarse en un mínimo de 25 días.

Por lo general, no más de cuatro pares de padres infestan un pecíolo. Rara vez emergen más de cien crías de uno de ellos.

Wood, S. L. 1982. The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph. *Great Basin Nat. Mem.*, no. 6.

Simulium
(Mosca de Café, Mosca Negra, Black Fly)
M. Vargas V., F. Fallas B.

Simuliidae es un grupo muy homogéneo de moscas bien adaptado y que ha prosperado, presentándonos singu-

lares patrones evolutivos del comportamiento y la explotación del hábitat. Su origen geológico es reciente y su potencial para la dispersión y la especiación ofrece un arreglo singular de características para aquellos interesados en comprender los fenómenos biológicos en el Neotrópico.

Las moscas de café, como se las conoce popularmente, son moscas más bien pequeñas (2 a 5 mm de longitud) pero compactas y robustas de una apariencia característicamente jorobada y patas y alas cortas y anchas. Con frecuencia, se encuentran cerca de los arroyos, donde las hembras de algunas especies atacan gustosamente a los humanos por una ración de sangre, causando mucha molestia y dolor, especialmente a los que reaccionan severamente a sus picaduras dolorosas. Otras especies prefieren sangre de reptiles, aves y otros mamíferos. Los machos no son chupadores de sangre y se alimentan de néctar y de otras secreciones expuestas de las plantas. Estos insectos son activos principalmente durante el día. Son poderosos voladores y pueden cubrir largas distancias, ayudados parcialmente por las corrientes de viento.

Los juveniles normalmente requieren hábitats acuáticos para su desarrollo y es típico encontrarlos en corrientes de agua bien aireada y sin contaminar; sin embargo, en Costa Rica, las poblaciones más altas de larvas de ciertas especies se asocian a los arroyos muy contaminados. Los huevos son puestos en masas de doscientos a quinientos en la vegetación o en rocas en la superficie o debajo de ella, pero el plástico, las telas, o casi cualquier objeto puede servir como un sustrato adecuado para poner los huevos. Algunas especies prefieren poner los huevos en las hojas de plantas rastreras en el agua, como por ejemplo, *Simulium panamense*, una especie de amplia distribución, que tolera una gran variedad de condiciones ecológicas. *Simulium paynei*, también común en el Valle Central, pone sus huevos en las rocas y piedras grandes donde la corriente es más fuerte y rápida.

Las larvas al eclosionar, pasan por seis o siete estadios antes de alcanzar la madurez. Las grandes glándulas salivales producen una secreción que les permite hacer hilos de seda utilizados para adherirse al sustrato o para moverse o ser llevadas a otros hábitats más convenientes. Se alimentan por filtración y tienen en la cabeza dos órganos en forma de abanico que contribuyen a su singular aspecto en forma de botella, haciéndolos fácilmente reconocibles entre los macroinvertebrados bénticos, de los cuales son de los más prósperos. A menudo, las poblaciones de larvas y pupas son tan abundantes que cubren grandes secciones de rocas y hojas sumergidas. Cuando llegan a la madurez, las larvas hilan un capullo de seda que adhieren al sustrato con firmeza. Las pupas tienen filamentos respiratorios largos y ramificados que varían en figura, forma y número y son muy útiles para identificar la especie, al igual que la forma y tamaño del capullo.

Las moscas del café tienen importancia médica y económica considerable, no sólo por sus picaduras dolorosas y ataques persistentes, que pueden causar grandes pérdidas de sangre en los vertebrados silvestres y domes-

ticados, sino también porque pueden transmitir enfermedades, principalmente *Onchocerca volvulus*, un gusano de filaria responsable de la oncocerciasis en el hombre. Además pueden servir como vectores de enfermedades por protozoarios en las aves. Más recientemente también han sido incriminados en la transmisión de virus. Los biólogos que se proponen realizar trabajos de campo en Costa Rica, especialmente en el Valle Central donde el paisaje de colinas favorece los hábitats de reproducción de dos especies antropofílicas importantes, *Simulium metallicum* y *Simulium quadrivittatum*, deberían evitar las severas reacciones alérgicas protegiéndose con un repelente eficaz, ya que no hay mejores métodos de control.

Actualmente no se debe temer a la exposición de la oncocerciasis ya que no ha sido encontrada en el país, aunque la enfermedad está presente en algunos países de América Latina al norte y al sur de Costa Rica. Hasta ahora no hay ninguna explicación adecuada para esto.

Desde 1968, se ha estado llevando a cabo un proyecto para estudiar la bionomía de los simúlidos en el país. Se han observado y colectado poblaciones juveniles y adultas en cien arroyos representativos del Valle Central y fuera del mismo.

Los datos biométricos obtenidos han ayudado a comprender la biología y la distribución de estos insectos y pueden ayudarnos a interpretar los aspectos epidemiológicos de la transmisión de patógenos por estas moscas. Las complejidades taxonómicas de este grupo plantean muchas dificultades para los no especialistas, pero no deberían desalentar el trabajo ecológico a nivel de poblaciones.

La posibilidad de utilizar depredadores y patógenos en el control biológico de las poblaciones de simúlidos está ganando interés. El papel de *Neomesomermis travisi* n. sp., un nemátodo mermítido descrito de un material de Costa Rica, en la regulación de los estadios inmaduros de la mosca del café está siendo evaluado y la información puede ser útil donde ocurre la transmisión de oncocerciasis, con la necesidad de diferentes métodos de control.

Travis, B. V., and Vargas V., M. 1970. Bionomics of black flies in Costa Rica. 2. An ecological consideration. *Proc. Fifty-seventh Ann. Meet. New Jersey Mosq. Exterm. Assoc.*, pp. 111–12.

———. 1978. Bionomics of black flies (Diptera: Simuliidae) in Costa Rica. 6. Correlations with ecological factors. *Rev. Biol. Trop.* 26:335–45.

Travis, B. V.; Vargas V., M.; and Fallas N., F. 1979. Bionomics of black flies (Diptera: Simuliidae) in Costa Rica. 3. Larval population dynamics in five selected streams. *Rev. Biol. Trop.* 27:135–43.

Travis, B. V.; Vargas V., M.; and Swartzwelder, J. C. 1974. Bionomics of black flies (Diptera: Simuliidae) in Costa Rica. 1. Species biting man, with an epidemiological summary for the Western Hemisphere. *Rev. Biol. Trop.* 22:187–200.

Vargas V., M.; Rubtsov, I. A.; and Fallas B., F. 1980. Bionomics of black flies in Costa Rica (Diptera: Simu-

- liidae). 5. Description of *Neomesomermis travisi* n. sp. (Nematoda: Mermithidae). *Rev. Biol. Trop.*, in press.
- Vargas V., M., and Travis, B. V. 1973. Bionomía de los Simúlidos (Diptera: Simuliidae) en Costa Rica. 4. Localización y descripción de los lugares de recolección. *Rev. Biol. Trop.* 21:143-75.
- Vargas V., M.; Travis, B. V.; Díaz Nájera, A.; and Fallas N., F. 1977. Bionomics of black flies (Diptera: Simuliidae) in Costa Rica. 7. Genus *Simulium* subgenus *Hearlea*. *Rev. Biol. Trop.* 25:137-49.

Trigona fulviventris (Abeja Atarrá, Abeja Jicote, Culo de Vaca, Trigona, Stingless Bee)

L. K. Johnson

Trigona fulviventris fulviventris Guérin (Hymenoptera: Apidae) se encuentra desde Colima y la Península de Yucatán en México hasta Sao Paulo, Brasil. En Costa Rica es común a elevaciones bajas y medias en hábitats desde el bosque seco al bosque muy húmedo tropical. Puede distinguirse de más de otras sesenta especies de *Trigona* en Costa Rica por la combinación del tamaño (5 a 6,5 mm) y la coloración (negra con el abdomen delgado anaranjado).

Al igual que todas las abejas sin picadura o Meliponinae, *Trigona fulviventris* es eusocial y vive en colonias, en el caso de *T. fulviventris* desde varios miles a diez mil individuos. Los nidos se encuentran en la base de los árboles con un DAP de 85 cm o más. El interior del nido puede abrirse a una concavidad en la base del tronco, aunque frecuentemente es subterráneo, encontrándose entre las raíces del árbol. Aquí, son prácticamente inaccesibles a los depredadores como loras, pájaros carpinteros, tolomucos, armadillos y osos hormigueros, que podría ser la razón por la cual *T. fulviventris* no defiende su nido picando en masa, como otros miembros de su subgénero. Las obreras tienen una feromona de alarma (principalmente nerol) en la glándula mandibular, que puede ser olida al destripar una abeja entre los dedos. Sin embargo, la liberación de esta feromona rara vez obtiene una respuesta de otras obreras. Aun cuando una abeja es atrapada por una hormiga o una chinche asesina en la entrada del nido, si acaso una sola abeja será atraída al lugar donde se liberó la feromona.

Algunas entradas al nido, relativamente ovaladas y a ras del suelo, son difíciles de encontrar. Las que abren en una concavidad en la base de un árbol, son más fáciles de localizar. En tales casos, las abejas construyen un tubo de entrada perpendicular al tronco, en forma de embudo irregular y a veces con un borde inferior funcionando como una plataforma para el aterrizaje. Las paredes del embudo de entrada tienen un espesor de 0,2 cm de ancho, lo que permite a muchas abejas entrar y salir al mismo tiempo, ya sea cuando están forrajando o cuando hay una incursión al nido por otras especies de meliponinas. Conforme el día calienta más, las abejas se pueden ver abanicando sus alas

en la garganta del embudo en lo que se cree es un método de control de temperatura.

Las abejas forrajea desde el amanecer hasta el anochecer. La emanación parece que está estimulada por el nivel de luz, ya que las colonias a la orilla de los claros empiezan a forrajear hasta un cuarto de hora antes que las colonias que están dentro del bosque. Al amanecer, las abejas salen a montones hasta que unas dos mil se encuentran en el campo en cualquier momento dado. Este número permanece constante hasta la media mañana y después disminuye lentamente hasta el final de la tarde, cuando hay una explosión menor en la actividad. Hacia el final de la mañana y a mediodía, cuando las flores han sido vaciadas, los forrajeadores toman más tiempo por viaje y pasan menos tiempo en cada flor. En Guanacaste, este patrón de actividad persiste tanto en la estación seca como en la lluviosa, aunque durante la estación seca en los años áridos, la actividad puede cortarse drásticamente entre las 0800 y 1630 horas.

Entre las abejas sin picadura, *T. fulviventris* es insólita por la diversidad de la carga que lleva al nido en cualquier día. Como materiales para construcción, recoge barro, hongos, heces y una diversidad de exudados de plantas que incluyen resinas de *Bursera*, *Bombacopsis*, *Hymenaea* y *Machaerium*. Como alimento, colecta polen y néctar de casi todas las especies de flores en su ambiente y puede recoger más de veinte clases de polen en un día. A pesar de la gran diversidad de recursos que se colecta en la colonia, los individuos son relativamente fieles a un tipo de recurso y a una localidad específica y si hay un cambio, éste probablemente ocurra en diferentes días y no en uno solo.

Las obreras de *T. fulviventris*, la mayor parte del tiempo, forrajea solamente en flores pequeñas y dispersas, pero si una forrajadora es recompensada varias veces en un mismo sitio, puede sentirse estimulada a traer a otros miembros. Antes que se inicie la conducta de reclutamiento, la abeja vuela al punto, revolotea, aterriza y colecta y regresa directamente al nido. Pero después de varias recompensas, de pronto la abeja experimenta un cambio de comportamiento ya que vuela al sitio y revolotea pero no colecta nada. A cambio, se posa una vez por segundo en la



Fig. 11.61 *Trigona fulviventris* luchando a muerte con las mandíbulas con cuatro dientes puntiagudos. Durante la pelea las antenas y patas están continuamente en juego. Costa Rica (redibujado por L. Johnson de una ilustración de S. Abbott).

fuente alimenticia y en las hojas y ramitas cercanas, depositando un poco de una feromona aceitosa de su glándula mandibular cada vez que se posa. Inspecciona o prueba la fuente de alimento a intervalos y entonces continúa incansablemente con el marcado, favoreciendo ciertas hojas que sobresalen. En algunas ocasiones, las marcas atraen a otra abeja de la colonia que se encontraba por ahí y ésta puede empezar el marcado aún antes de encontrar o probar el recurso. Finalmente la exploradora original regresa al nido, a veces marcando una o dos hojas en su viaje de regreso. En la siguiente visita, la exploradora conduce un grupo de una a doce reclutas. Si estas abejas son recompensadas, reclutarán a otras y de esta manera, más de doscientas abejas pueden saber de una localidad de alimento.

Los experimentos con cebo de agua azucarada muestran que el número de reclutas conducidos por el explorador se da en función a la concentración molar de sacarosa, o la calidad del recurso. Esto y el hecho de que el reclutamiento no se inicie hasta que un número de visitas exitosas no se lleven a cabo, aseguran que el reclutamiento sólo ocurrirá con una provisión abundante de un recurso bastante rico.

Cuando dos o más colonias de *T. fulviventris* son atraídas a un mismo recurso, de buena gana las abejas amenazan y a veces pelean, especialmente si el recurso no se concentra en un área pequeña. El comportamiento de despliegue incluye levantarse sobre las patas sosteniendo las alas hacia afuera y abriendo las mandíbulas. Dos abejas pueden enfrentarse en el aire y juntas ir subiendo despacio hasta una altura de 7 m o más. Los vuelos pueden incluir contiendas breves, tirones de las extremidades y luchas que se prolongan hasta la muerte en donde las abejas se muerden las mandíbulas y el cuello unas a otras (fig. 11.61). Sin embargo, son raros los severos encuentros entre colonias por los recursos, ya que éstas tienden a estar uniformemente espaciadas (separadas como 180 m en el bosque seco de Guanacaste), de manera que la mayor parte del forrajeo de la colonia se lleva a cabo en un área exclusiva intraspecíficamente.

Contrastando con la prontitud para comprometer a un coespecífico en las peleas entre colonias, *T. fulviventris* no está dispuesta a combatir a los miembros agresivos del subgénero, especialmente *T. fuscipennis*, *T. silvestriana* y *T. corvina*. Las luchas interespecíficas que ocurren por recursos abundantes y amontonados, por lo general, terminan mal para *T. fulviventris*. Las especies agresivas mencionadas son negras y conspicuas, más grandes o por lo menos con una constitución más gruesa y tienen mandíbulas con más dientes. Son buenas para reclutar y tienen sus propias feromonas de marcado, cuya percepción inquieta a las *T. fulviventris* forrajeadoras y las hace salir volando. Esta huida ayuda a que las rivales agresivas se apoderen del recurso.

Aunque, es probable que uno o más competidores agresivos estén presentes en cualquier hábitat de las tierras bajas en Costa Rica, *Trigona fulviventris* aún es capaz de explotar recursos abundantes y amontonados ya que encuentran recursos nuevos con más rapidez que cualquier otra especie. Esto sucede en parte porque *T. fulviventris*

tiene un cuerpo de forrajeo grande, solitario y bien disperso en el campo en cualquier momento dado. El descubrimiento rápido también está favorecido ya que una gran proporción de las forrajeadoras puede funcionar como exploradoras — esto es, están dispuestas a visitar otros puntos de interés y probar olores nuevos y si son recompensadas, pueden marcar el sitio del descubrimiento y reclutar a otras. Este hábito de descubrimiento rápido le da a *T. fulviventris* un período inicial libre de competencia, durante el cual puede recoger gran parte del recurso. Sin embargo, la mayor parte del tiempo las abejas individuales visitan recursos dispersos.

En Guanacaste, los intentos por multiplicar la colonia ocurren principalmente en la época seca, cuando florecen las copas de los árboles. Esto sugiere que los esfuerzos de multiplicación se estimulan en las épocas de abundancia cuando la colonia está creciendo. En las meliponinas, las obreras de la colonia original localizan nuevos sitios potenciales y revolotean sobre ellos y sus alrededores. Si una localidad es favorecida por la mayoría de las obreras exploradoras, éstas empiezan a aprovisionarla con polen, néctar y materiales de construcción llevado desde el nido original. En unas pocas semanas, una o varias hembras emergen de la colonia original y realizan un vuelo nupcial con los machos, que han estado posados y bullendo afuera de la entrada del nido nuevo y del viejo. El nuevo nido abastecido es entonces ocupado por una de las nuevas reinas y su cohorte de obreras.

Una exploradora de *Trigona fulviventris* que ha descubierto un nido potencial marcará el sitio y reclutará otras abejas. A veces, las abejas de una segunda colonia son atraídas y ocurren demostraciones agresivas. En un caso se desarrolló una batalla a gran escala cuando varios cientos de abejas de una colonia se vieron reclutadas a un árbol hueco que ya tenía un nido de *T. fulviventris*. Se informó de más de mil muertes y el sitio, una vez prometedor, fue abandonado. Esto sugiere que un mecanismo importante para el espaciamiento de los nidos de *T. fulviventris* puede ser el encuentro agresivo por sitios para los nidos nuevos que están cerca de una colonia rival.

La tasa de establecimiento de las nuevas colonias de *T. fulviventris* es lenta y las colonias existentes probablemente duren varios años. De ocho nidos que han sido observados por varios años en Costa Rica, cinco todavía existen, uno fue abandonado, uno fue destruido por humanos y otro destruido por una colonia de abejas saqueadoras *Lestrimelitta limao*.

Hubbell, S. P., and Johnson, L. K. 1977. Competition and nest spacing in a tropical stingless bee community. *Ecology* 58:949–63.

———. 1978. Comparative foraging behavior of six stingless bee species exploiting a standardized resource. *Ecology* 59:1123–36.

Johnson, L. K. 1980. Alarm response of foraging *Trigona fulviventris* (Hymenoptera: Apidae) to mandibular gland components of competing bee species. *J. Kansas Ent. Soc.* 53:357–62.

- . 1982a. The costly extermination of a *Trigona fulviventris* colony by nest-robbing bees. *Biotropica*, in press.
- . 1982b. Foraging strategies and the structure of stingless bee communities in Costa Rica. In *Social insects in the tropics*, ed. P. Jaisson. Paris: University of Paris Press. Forthcoming.
- Johnson, L. K., and Hubbell, S. P. 1974. Aggression and competition among stingless bees: Field studies. *Ecology* 55:120-27.
- . 1975. Contrasting foraging strategies and co-existence of two bee species on a single resource. *Ecology* 56:1398-1406.
- . 1982. Solitary foraging by *Trigona fulviventris* bees: Evolved or enforced? In manuscript.
- Johnson, L. K., and Wiemer, D. F. 1982. Nerol: An alarm substance of the stingless bee, *Trigona fulviventris* (Hymenoptera: Apidae). In manuscript.
- Schwarz, H. F. 1948. Stingless bees (Meliponidae) of the Western Hemisphere. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 90:1-546.
- Wille, A. 1965. Las abejas atarrá de la región mesoamericana del género y subgénero *Trigona* (Apidae-Meliponini). *Rev. Biol. Trop.* 13:271-91.
- Wille, A., and Michener, C. D. 1973. The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera: Apidae). *Rev. Biol. Trop.* 21:1-278.

Tropidacris cristata (Saltamonte o Chapulín Gigante, Giant Red-winged Grasshopper)

H. F. Rowell

El género *Tropidacris* consta de tres especies que están entre los acrídidos más grandes que se conocen, y está limitado a los trópicos del Nuevo Mundo. La hembra de *T. cristata* (fig. 11.62) tiene hasta 14,5 cm de longitud desde la cabeza a la punta de las alas y casi 25 cm a través de las alas extendidas; pesa casi 30 g. Gary Stiles confesó que en cierta ocasión le disparó a uno, creyendo que era un colibrí. Es moteado verde oscuro y amarillo, excepto por las alas posteriores que son carmesí moteadas con manchas azul negruzcas. Debido a esta dramática apariencia, se incluye aquí, aunque es muy poco común; en la mayoría de los cursos de la OTS aparecen dos o tres en dos meses de trabajo de campo. Pertenecen a la subfamilia Romaleinae, familia Romaleidae y superfamilia Acridoidea.

Las larvas son amarillas con rayas verticales como de tigre, pardo rojizas. Estas y los adultos comen de una amplia variedad de arbustos y árboles. Al igual que muchos en su subfamilia, parecen preferir plantas con abundantes sustancias químicas secundarias, a las que muchos herbívoros no pueden hacerles frente. En Costa Rica, la especie, a menudo, se encuentra sobre *Quassia*, una Simarubaceae. Ocasionalmente es abundante y en Trinidad los bosques han sido rociados con insecticidas por la perceptible amenaza de esta especie a los árboles



Fig. 11.62 *Tropidacris cristata*, hembra. Sirena, Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica (foto, H. F. Rowell).

maderables. Los adultos son poderosos voladores y el ámbito de reproducción del insecto se extiende desde el Amazonas hasta México; hay informes de algunos errantes que llegan tan al norte como a Illinois urbano. Los adultos han sido registrados en todas partes en Costa Rica y la especie a veces llega de noche a las luces. Yo he encontrado larvas en La Selva y en Guanacaste.

Hay varios géneros de romaleinos con este hábito, como voladores grandes y poderosos, todos viven en los bosques húmedos del Neotrópico. No se conoce mucho de ninguno de ellos.

Umbonia crassicornis (Bicho Espino, Thorn Bug, Treehopper)

T. K. Wood

Umbonia crassicornis Amyot y Serville (antiguamente *U. oziombe*) (fig. 11.63) es un membrácido (Homoptera) que frecuentemente se encuentra en Costa Rica en una diversidad de hábitats ecológicos. Ballou (1963 a,b) encontró la especie en Guadalupe, Paso Ancho, San Lucas y San Pedro, y yo la he colectado en La Selva, en San José y La Pacífica. Tiene un ámbito geográfico extensivo; se encuentra desde Brasil hasta el sur de Florida. Los límites de distribución hacia el norte y el sur probablemente se relacionan con su inhabilidad para tolerar temperaturas glaciales prolongadas.

Aunque se encuentra en una gran diversidad de hábitats, es más común a la orilla de los bosques y en áreas sucesionales o muy interrumpidas. Nunca he encontrado esta especie en los bosques densos. La población puede alcanzar densidades altas a lo largo de las calles de San José, en diversos árboles y arbustos ornamentales.

Umbonia crassicornis utiliza una gran variedad de plantas hospederas en un gran número de familias. Mi experiencia indica que es más común en plantas hospederas de Leguminosae. Ballou (1936 a,b) informa que en Costa Rica las plantas hospederas son *Citrus*, *Inga*,

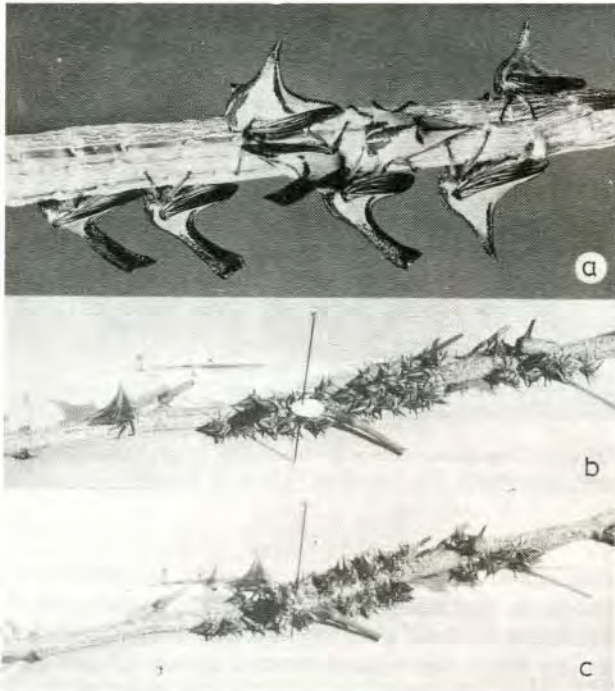


Fig. 11.63 *Umbonia crassicornis*. a) Conjunto de adultos. El adulto negro en el superior derecho es el padre de todos. b) Posición del padre (a la derecha del alfiler) lejos de las ninfas que presentaban antes una ninfa aplastada en el punta del alfiler. c) Posición del padre (cerca de la punta del alfiler) que presentaba antes una ninfa aplastada en el alfiler (fotos, T. K. Wood).

Calliandra grandiflora, *Parkinsonia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Pyrus communis* y *Guazuma*. En Florida, se ha informado que *U. crassicornis* se encuentra en un gran número de plantas hospederas (Mead 1962), pero, he hallado que las más comunes son *Calliandra* sp., *Albizia lebbek*, y *Lysiloma bahamensis*.

La biología de *U. crassicornis* es especialmente interesante debido al alto grado de inversión que las hembras ponen en sus crías. Las hembras fecundadas insertan los huevos en ramas o pecíolos de las plantas hospederas y permanecen ahí hasta que los huevos eclosionen. Durante este período las hembras son inactivas (Wood 1974) y si físicamente se molestan escudriñándolas con un lápiz, pueden abanicar sus alas, pero no abandonan los huevos. Las hembras desplazadas físicamente, pueden volver a localizar la masa de huevos, pero cuando se les pone a escoger entre los suyos y otros ajenos, no saben la diferencia (Wood, datos inéditos). El experimento de trasladar las hembras en el campo demostró que las masas de huevos sin hembras sufren una mortalidad mayor asociada a los depredadores que los que están con la hembra (Wood 1976).

Antes de que los huevos eclosionen, las hembras se quitan de las masas de huevos y con su ovipositor hacen una serie de incisiones en la corteza. Estas tienen un arreglo en espiral alrededor de la rama y se extienden de 3 a 6 cm por debajo de los huevos. Durante la eclosión, la hembra se coloca por debajo de la masa de huevos. Con-

forme las ninfas en su primer estadio se alejan de la masa, se van alineando en las incisiones en espiral al frente de la hembra. El golpe de las patas delanteras de las hembras sobre el dorso de las ninfas, detiene su descenso por las ramas. Estas responden deteniéndose o regresando a la agregación. Conforme maduran y se hacen más grandes, la hembra va bajando por la rama pero permanece con sus crías hasta que lleguen a adultos. La remoción de las hembras de las agregaciones de ninfas en el primer estadio, resulta en alguna dispersión de las ninfas y en una mortalidad alta, asociada a los depredadores; la presencia cerca de las crías de un escarabajo coccinéido adulto y de otros invertebrados depredadores provoca un despliegue agresivo en las hembras. El comportamiento de éstas también es evocado cuando se libera una feromona de alarma si experimentalmente se lesiona la pared corporal de una ninfa (fig. 11.63). Las hembras se ven atraídas a la ninfa lesionada y probablemente a un depredador potencial y tienen los mismos despliegues agresivos que si un depredador estuviera presente. Las ninfas no responden a las feromonas de alarma de sus hermanas lesionadas (Wood 1974, 1976).

Mientras las madres se encuentran sobre los huevos y con la cría, se reduce la vulnerabilidad a los depredadores vertebrados de varias maneras. Durante la maduración de los huevos, el poco movimiento de la hembra realiza su color críptico verde oscuro y supuestamente reduce el peligro ante depredadores como *Anolis* que capturan presas en movimiento. El pronoto altamente esclerotizado con su cuerno dorsal puntiagudo es un elemento físico disuasivo para este depredador. Al remover el pronoto de las hembras maduras, éstas se convierten en presas aceptables para *Anolis* (Wood 1975, 1977 a).

La sociabilidad no se restringe a la acción recíproca entre las hembras y sus crías sino que continúa entre hermanos sub-adultos, en agregaciones que duran de 20 a 30 días. Parece que el mantenimiento de estas agregaciones involucra al cuerno dorsal del pronoto (Wood 1977 a). Las agregaciones de sub-adultos pueden realizar la alimentación pero también cumplen una función defensiva. El pronoto del sub-adulto tiene una coloración aposemática, con el fondo amarillo claro contrastado por franjas negras y la punta roja en el cuerno dorsal. En esta etapa el pronoto es suave y flexible, y no presenta obstáculos físicos a para un depredador vertebrado potencial como *Anolis*. Cuando las lagartijas, sin experiencia, se liberan en la base de los árboles con agregaciones adultas, el movimiento de las lagartijas en la rama provoca una respuesta cataléptica en los insectos individuales. Las lagartijas pueden caminar y hasta posarse sobre los insectos sin interrumpir la agregación; incluso pueden "chupar" el pronoto de los insectos en una agregación. Las hembras sub-adultas fueron rechazadas por lagartijas enjauladas cuando se las ofrecieron individualmente. Se está investigando la base química de esta evasión. Conforme maduran los adultos y se esclerotizan más, los individuos o toda la agregación pueden dispersarse explosivamente al ser molestados. Esta dispersión rápida puede producir una res-

puesta de sobresalto en algunos depredadores. Cuando las hembras llegan a la madurez sexual, han perdido la coloración aposemática y el pronoto es lo suficientemente duro para protegerlas de las lagartijas (Wood 1975, 1977 a).

Umbonia crassicornis es sólo una de unas treinta especies en Costa Rica que proporcionan cuidado materno (Wood, en prep.). La naturaleza del cuidado materno de estas especies es variable pero consistente con las líneas genéricas. Tanto *U. crassicornis* como *Guayaquila compressa* Walker (Wood 1978) representa una tendencia del cuidado paterno en los membrácidos que enfatiza la inversión femenina en las crías. Por lo general, en estas especies, no hay asociación con organismos mutualistas como las hormigas, abejas *Trigona* o las avispa. Una segunda tendencia de cuidado paterno en los membrácidos está representada por *Entylia bactriana* (Wood 1976 b) y parece ser típica en muchas especies tropicales. La inversión materna de este grupo parece restringirse a la protección de huevos y ninfas en el primer estadio. Las madres son cuidadas en las masas de huevos por las hormigas, lo que establece su presencia en la eclosión de los mismos. Ya que las hembras abandonan las crías poco después de la eclosión, la supervivencia de las ninfas en el campo depende de su localización y consecuente atención por las hormigas, lo cual reduce la mortalidad asociada a los depredadores.

Por lo general, se desconoce la ecología de los membrácidos tropicales, que es sorprendente si se considera su diversidad y abundancia. La importancia de algunas asociaciones de hormigas con árboles tropicales ha sido documentada por Janzen (1966, 1969). En términos más generales, Leston (1973 a, b, 1978) propone una teoría de mosaico para las hormigas en los trópicos húmedos donde una especie dominante de hormigas controla un área limitada de vegetación. De acuerdo con esta teoría, para coexistir, los insectos deben asociarse positiva o negativamente a las hormigas dominantes, y según Leston (1978), esto ha resultado en la coevolución del mutualismo entre hormigas, Homóptera y plantas.

Una gran parte de los membrácidos tropicales, al menos en Costa Rica, parece que se asocia positivamente con algunas hormigas, especialmente *Ectatomma ruidum* y *E. tuberculatum*. Estas asociaciones tienen una diversidad de formas. Algunas especies parecen ser como *Enchenopa binotata* de Norte América, donde las hembras que han apareado se ven atraídas a las ramas por un estimulante del ovipositor en una cubierta cerosa del huevo. Una vez que se ha colocado una masa de huevos en una rama, otras hembras se ven atraídas y ponen los suyos. Al final de la oviposición, las ramas pueden tener de cincuenta a cien masas de huevos de diferentes hembras. Cuando los huevos eclosionan, la agregación de ninfas proporciona una fuente concentrada de secreciones azucaradas que aparentemente atrae y mantiene la presencia de las hormigas (Wood, datos inéditos). En otras asociaciones, las ninfas y los adultos de los membrácidos pueden encontrarse en refugios hechos por hormigas. En

La Selva se encontraron agregaciones de ninfas y adultos de tres especies en refugios hechos por la hormiga *Monacis* sp. alrededor de las flores de una enredadera de *Markea*. Esta es una asociación bastante permanente, ya que las hormigas y los bichos espinos coexistieron en la misma enredadera por más de un año. Las ninfas membrácidas solitarias también se han encontrado sobre *Vismia* en refugios contruidos por las hormigas *Pheidole*, donde fueron consecuentemente cuidadas. En otras especies como *Sphonogophorus* sp., las ninfas pueden estar solas o en grupos de dos o tres. Las hormigas son capaces de coleccionar secreciones azucaradas de las ninfas, pero, el cuidado no es necesariamente estable día con día (Wood, datos inéditos). Esto parece apoyar la creencia de que debe haber un número crítico de ninfas para que se produzca suficiente volumen de secreciones azucaradas como para atraer a las hormigas protectoras en una forma estable.

La importancia de los membrácidos en los ecosistemas tropicales no se puede determinar por nuestro conocimiento actual. Lo que es evidente es que la especificidad de las plantas hospederas y las interacciones con las hormigas pueden ser indicios. Bentley (1977) señala que los nectarios extraflorales de las plantas proporcionan una fuente energética a las hormigas, que a la vez reducen el daño, ahuyentando a algunos insectos herbívoros. Una ninfa membrácida que se alimenta de savia de la planta y produce secreciones azucaradas es en varias formas similar a un nectario extrafloral. Ya que los membrácidos rara vez alcanzan niveles de población que pongan en dificultad a una planta, es tentador especular que de hecho puedan beneficiar a la planta hospedera de igual manera que los nectarios extraflorales. Esto sería especialmente cierto en las plantas sin nectarios extraflorales u otros mecanismos de defensa en las áreas sucesionales, donde la competencia entre plantas es intensiva.

- Ballou, C. H. 1936a. Insectos observados durante el año 1934. *Cent. Nac. Agr. Bol.* 20:1-60.
 ———. 1936b. Insect notes from Costa Rica in 1935. *Insect Pest. Surv. Bull.* 16:437-97.
 Bentley, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8:407-27.
 Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20:249-75.
 ———. 1969. Allelopathy by myrmecophytes: The ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 50:147-53.
 Leston, D. 1973a. The ant mosaic, tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *PANS* (London) 19:311-41.
 ———. 1973b. Ecological consequences of the tropical ant mosaic. *Proc. Seventh Congr. Int. Union Study Social Insects* (London) 1973:235-42.
 ———. 1978. A Neotropical ant mosaic. *Ann. Ent. Soc. Am.* 71:649-53.

- Mead, F. W. 1962. The thorn bug, *Umbonia crassicornis* (Amyot and Serville) (Homoptera: Membracidae). *Florida Dept. Agr. Div. Plant Industry, Ent. Circ.* no. 8.
- Wood, T. K. 1974. Aggregating behavior of *Umbonia crassicornis* (Homoptera: Membracidae). *Can. Ent.* 106:169-73.
- . 1975. Defense in presocial membracids (Homoptera: Membracidae). *Can. Ent.* 107:1227-31.
- . 1976. Alarm behavior of brooding female *Umbonia crassicornis* (Membracidae: Homoptera). *Ann. Ent. Soc. Am.* 69:340-44.
- . 1977a. Defense in *Umbonia crassicornis*: The role of the pronotum and adult aggregations. *Ann. Ent. Soc. Am.* 70:524-28.
- . 1977b. Role of parent females and attendant ants in the maturation of the treehopper, *Entylia baccariana* (Homoptera: Membracidae). *Sociobiology* 2:257-72.
- . 1978. Parental care in *Guayaquila compressa*. *Psyche* 85:135-45.

Urania fulgens
(Colipato Verde, Green Urania)
N.G. Smith

Esta "polilla diurna" (Uraniidae) (fig. 11.64) se asemeja a las mariposas colas de golondrina. Es negra con barras verdes iridiscentes a través de cada ala y "colas" blancas en las alas posteriores. Los sexos pueden distinguirse en el campo, ya que las hembras son más grandes (las hembras grávidas pesan de 0,9 a 1,2 g; los machos pesan de 0,2 a 0,3 g) y, por lo tanto, son voladoras más pesadas, tienen barras verdes brillantes en las alas en lugar de las barras verdes bronce de los machos y tienen las alas posteriores más anchas a diferencia de los machos similares a papalotes.

Al igual que todas las uránidas, *Urania fulgens* experimenta explosiones de población y migraciones en masa que pueden no ser superadas por ningún otro insecto del Neotrópico. Estas poblaciones y sus subsiguientes migraciones han ocurrido en algunos años más o menos simultáneamente (en la misma semana) sobre los 34 de latitud transequatorial desde México hasta Bolivia. Se desconocen los factores que producen esta sincronización.

Urania está restringida al Neotrópico, pero la familia pasa por alto a África y se encuentra en Madagascar (*Chrysidia madagascarensis*, tal vez el lepidóptero más hermoso del mundo), en Papuasía y en el sur de Filipinas. Este singular patrón, refleja la distribución de plantas alimenticias para las larvas, especies del género *Omphalea* (Euphorbiaceae) que generalmente son bejucos, pero en ocasiones son árboles.

La clasificación actual considera que hay cuatro especies de *Urania*: *U. fulgens* (Veracruz, México, a través de Centro América hasta el norte de Ecuador al oeste de los Andes; *U. boisduvalii* (Cuba); *U. sloanus* (Jamaica,

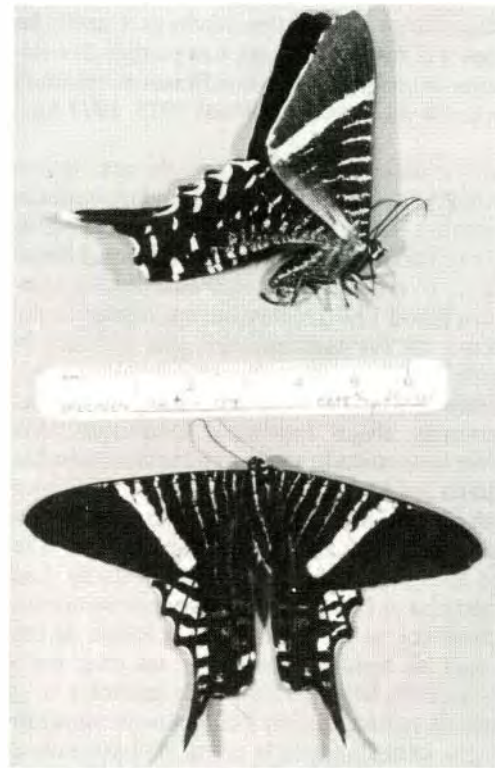


FIG. 11.64 *Urania fulgens*, lado superior (pie) y con las alas dobladas (cabeza, pero está en una posición que no es normal en la cual tiene la base fuera del ala inferior) Panamá. (foto, N. G. Smith).

y poco común), y finalmente *U. leilus* (Sur América al este de los Andes). Las diferencias morfológicas son mínimas y pueden ser tratadas como razas de una especie biológica. Esta distribución en las tierras bajas del Neotrópico coincide exactamente con la distribución de *Omphalea* spp.

En Costa Rica y Panamá, *Omphalea diandra*, a menudo, es un bejugo enorme de los bosques muy húmedos y pantanosos, generalmente encontrado en las áreas costeras detrás de la zona de mangle blanco (*Laguncularia*). A través de su extensión, tiene una distribución en parches (¿motivo?), siendo más abundante en las bolsas de clima relativamente no estacional (Península de Osa y las tierras bajas del Atlántico en Panamá). *Urania fulgens* es endémica en estas áreas donde los individuos sobreviven como adultos durante la estación seca, generalmente en diapausa reproductiva. La reproducción comienza en mayo y puede haber hasta cinco generaciones antes de que comience la próxima estación seca. Los primeros movimientos de las poblaciones en Costa Rica y Panamá pueden comenzar en julio y principios de agosto, y dependiendo del año pueden ser bastante masivos, continuando hasta cinco meses sin disminuir. El movimiento es "hacia abajo" por Centroamérica, hacia el sur, sureste o el este dependiendo de la localidad. En Cuba, el movimiento es desde la costa norte hacia el sur y en América del Sur es al este, desde la base de los Andes hacia el Atlántico.

No todos los adultos recién eclosionados abandonan un área. Por ejemplo la población más septentrional, cerca de Veracruz en México, a veces produce cinco generaciones de individuos migratorios y en este período no hay remigración. La pregunta de por qué algunos se van y otros se quedan todavía no ha sido contestada de manera satisfactoria.

El análisis de los registros, desde 1850, sugiere que el intervalo más común entre vuelos realmente grandes fue de ocho años, pero desde mediados de la década de 1950 hasta la fecha, este intervalo parece ser de unos cuatro años (¿motivo?). No hay registros de un gran vuelo un año después de un gran movimiento, pero casi siempre hay un movimiento anual de “regreso” anual en la estación seca (generalmente en marzo). Estos vuelos de regreso (“hacia arriba” por América Central y hacia el oeste en América del Sur) se caracterizan por durar menos de dos semanas, por ser bastante locales y compuestos por individuos que no muestran ninguna actividad de reproducción. Son las crías de los individuos que en noviembre volaron en dirección contraria.

Las hembras de *Urania* ponen huevos en masas (¿por qué?) hasta de ochenta en el envés de las hojas relativamente nuevas. Estos eclosionan en 3 ó 4 días y hay cinco estadios larvales. En el primer y segundo estadio, las orugas tienen franjas blancas y negras y son un poco gregarias. Cuando se les toca, se tiran rápidamente de la hoja en un hilo de seda, que aparentemente es una adaptación contra las hormigas. En el tercer y cuarto estadios tienen la cabeza roja y “plumas” largas, se dispersan, se alimentan en la parte superior de las hojas y es menos probable que salten cuando se les molesta. Por esta época pueden haber adquirido alguna protección química o simplemente pueden ser demasiado grandes para ser atacadas por hormigas individuales. Las larvas, en el quinto estadio, descienden de la enredadera por medio de hilos largos durante la noche y pupan en diversos lugares, a menudo debajo de las hojas maduras y adheridas a trepadoras de *Monstera*. El período desde el huevo a la eclosión puede ser corto (31 días en el laboratorio), pero en la naturaleza el promedio parece ser de 42 días.

Los colipatos se alimentan en la fase adulta, mostrando una fuerte atracción por las flores blancas y “mullidas” como las de leguminosas mimoseoideas, como *Inga* sp., *Leucaena* y la compuesta *Eupatorium* (¿por qué?). En el laboratorio, los adultos no viven más de cuatro días sin una fuente de carbohidratos. Al parecer, solo agua es insuficiente. Las hembras no son receptivas a los machos sino hasta nueve días después de la eclosión. Por consiguiente, si no se alimentan no se reproducen. La presencia o ausencia de una provisión de alimento para los adultos debe ser considerada al preguntarse: ¿por qué migran? Los adultos son voladores fuertes y pueden proponer los 40 km/h, pero en la migración la velocidad promedio es 20 km/h en un día de 12 horas. Emergen con grandes cantidades de grasa y se alimentan durante la migración, lo que sugiere que son capaces de volar enormes distancias. Están poco influidos por los variables

vientos de la estación lluviosa y pueden volar distancias de 240 km sobre el agua.

¿Por qué todas vuelan básicamente en la misma dirección sobre los 34 de latitud? Evidentemente si se toma en cuenta la población de Veracruz, la selección debió actuar para producir individuos programados para ir al este y al sur, ya que no hay *Omphalea* al norte y al oeste. Pero, lo que es menos evidente es por qué los colipatos en medio Amazonas también van hacia el este cuando supuestamente tienen la misma probabilidad de encontrar *Omphalea* en otras direcciones. Puede que se esté dando el fenómeno de “saltar la burra”, pero no es seguro.

La pregunta central respecto de *Urania* es: ¿Por qué emigran? Algunos individuos migran y otros no; esto varía tanto en un año como en diferentes años. Parte de la respuesta, tal vez la principal, está en *Omphalea* —en su abundancia y, lo más importante, en su calidad comestible. Investigaciones que están llevándose a cabo, sugieren que una planta que ha sufrido tres generaciones de orugas de *Urania* puede aumentar su nivel de compuestos secundarios para defenderse (supuestamente con algún costo) al punto que la próxima generación de colipatos no la pueden desintoxicar. La evidencia circunstancial sugiere que las hembras pueden discriminar entre las plantas muy tóxicas y aquéllas de una toxicidad menor. Por consiguiente, los colipatos migran para encontrar *Omphalea* que no haya sido atacada recientemente y haya dejado bajar sus defensas. El mes de mayo después de un violento ataque de *Urania*, sin duda, es una “primavera tranquila”, ya que aunque las enredaderas de *Omphalea* están ahí, en su mayoría no se pueden comer.

- Gillott, A. G. M. 1954. Peregrinatory flights of lepidoptera in Costa Rica. *Entomology* 57:45–46.
 Guppy, L. 1907. Life history of *Cydimon (Urania) leilus* (L.). *Trans. Ent. Soc. London* 1907:405–12.
 Skutch, A. F. 1971. *A naturalist in Costa Rica*. Gainesville: University of Florida Press.
 Smith, N. G. 1972. Migrations of the day-flying moth *Urania* in Central and South America. *Carib. J. Sci.* 12:45–58.
 Valerio, C. E. 1966. La colipato verde (*Urania fulgens*). *Kratera* (Universidad de Costa Rica) 1:40–47.
 Williams, C. B. 1958. *Insect migration*. London: Collins.

Xylocopa gualanensis (Xicote, Avispa Carpintera, Carpenter Bee) G. W. Frankie y H. V. Daly

El subgénero *Neoxylocopa* Michener incluye a la mayor cantidad de especies de avispas carpinteras en el Hemisferio Occidental, encontrándose desde Argentina hasta Texas y California (Hurd 1978). Una de éstas, *Xylocopa gualanensis* Cockerell, se encuentra en América Central y es común en Costa Rica especialmente en el

bosque seco de las tierras bajas de la Provincia de Guanacaste (Hurd 1978; Frankie y P.A. Opler, colecciones de campo).

Las hembras de *X. gualanensis* son color negro lustroso y grandes, con una longitud que varía entre 24 y 28 mm. La superficie dorsal del abdomen es aplanada y relativamente sin pelos. Los machos tienen más o menos el mismo tamaño, pero difieren marcadamente en la apariencia de las hembras, siendo más peludos y pardo amarillo claros.

Las hembras, comunes en Guanacaste, pueden confundirse a la distancia con una abeja carpintera similar, *X. fimbriata* (fig. 11.65). Sin embargo, *X. fimbriata* se puede distinguir de *X. gualanensis* por tener un mayor tamaño, generalmente de 30 a 32 mm de largo. Los chiquizás del género *Bombus*, también pueden ser confundidos con *Xylocopa*. Sin embargo, estas hembras tienen las patas posteriores completamente cubiertas por pelos duros para recoger el polen, mientras que *Bombus* tiene una "cesta para el polen" o corbícula en la punta exterior de la pata, un área descubierta rodeada por pelos.

Los nidos de *X. gualanensis* se construyen en las ramas muertas de los árboles vivos, en los troncos de árboles muertos y en las cercas de madera seca orientadas vertical u horizontalmente (Frankie, notas de campo; Sage

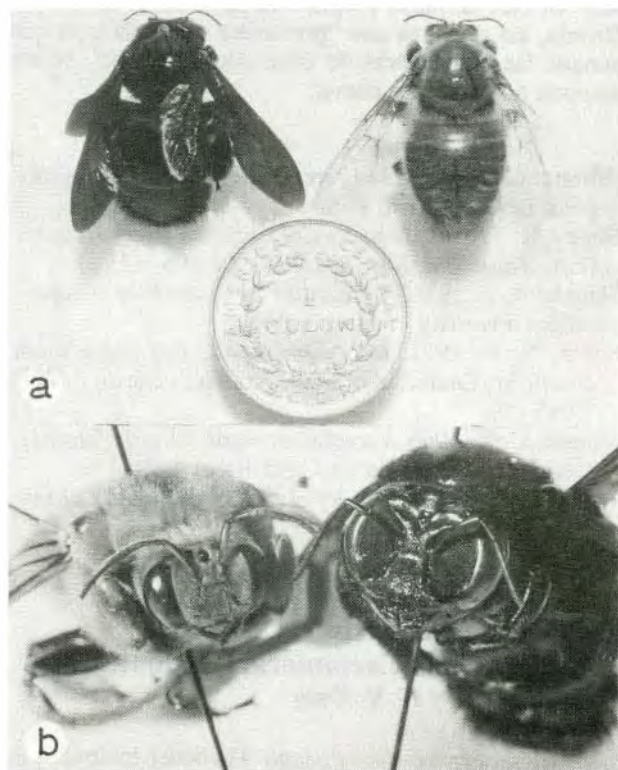


Fig. 11.65 a) Hembra adulta (izquierda) y macho (derecha) de *Xylocopa fimbriata*, la avispa carpintera más grande de Guanacaste (moneda de un colón con 28 mm de diámetro) b) Cara de macho (izquierda) y de hembra (derecha) de a). Parque Nacional de Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. (fotos, D. H. Janzen).

1968) (fig. 11.66). Los nidos individuales tienen una construcción simple, cada cual con uno o hasta cuatro túneles excavados, de 1,5 a 1,8 cm de diámetro y hasta 30 cm de largo. En gran medida los túneles siguen la veta de la madera. Generalmente, se abren al exterior por un agujero que puede estar en medio o a un extremo de la excavación. En la madera orientada horizontalmente, el agujero de entrada está en la parte inferior del sustrato (Sage 1968).

Las construcciones nuevas de nidos y el aprovisionamiento de celdas puede ocurrir principalmente durante la estación seca en Guanacaste (Sage 1968), cuando hay extensos recursos florales disponibles para las abejas grandes (Frankie 1975; Frankie y Coville 1979; Frankie *et al.* 1980; Janzen 1967?). Típicamente la hembra deposita polen y néctar en el extremo del túnel, y los moldea en la forma característica de un bollo cuyas dimensiones son de 1,5 x 1 x 1 cm. Un huevo grande (1,25 cm de largo) es puesto sobre el bollo y la cámara o "celda" se sella con una pared delgada de partículas apretadas de madera. El proceso se repite hasta que varias de estas celdas estén construidas en un solo túnel. Las etapas inmaduras de las abejas carpinteras son atacadas por diversos enemigos naturales. Se ha confirmado que *X. gualanensis* es el hospedero (P. Hurd, com. pers.) de *Leucospis klugii* Westwood, un parasitoides calcidoide de las abejas (Dally 1976; Hurd 1978, p. 62).

Sage (1968) observó que durante los meses lluviosos de junio a agosto, la mayoría de los nidos de *X. gualanensis* y de otras especies de *Xylocopa* tenían cantidades variables de machos y hembras adultos. El sugirió que éste puede ser un período no reproductivo para las abejas. Durante este período el nido sirve como un refugio para ambos sexos.

X. gualanensis visita las flores de muchas especies de plantas nativas y algunas ornamentales (Opler, colecciones de campo; Sage 1968). Sólo las especies nativas se incluyen en la lista de abajo. Comúnmente las hembras forrajean durante la estación seca en las siguientes especies de árboles (N= hospedero de néctar, P= hospedero de polen): *Andira inermis* (N), *Caesalpinia eriostachys* (N), *Cochlospermum vitifolium* (P), *Dalbergia retusa* (P, N), *Gliricidia sepium* (N), *Inga vera* (P, N), *Parkinsonia aculeata* (P, ?N), y *Tabebuia ochracea* (N). En esta época del año también visitan con frecuencia al arbusto *Cassia biflora* (P) del crecimiento secundario (Frankie y Coville 1979; Wille 1963). Durante la estación lluviosa las hembras visitan las flores de una diversidad de especies de árboles, arbustos, enredaderas y bejucos (Opler, colecciones de campo; Sage 1968). Estas incluyen a *Genipa americana* (N), *Bixa orellana* (P), *Calliandra portoricensis* (N), *Cordia pringlei* (N), *Stachytarpheta jamaicensis* (N), *Crotalaria retusa* (P), *Canavalia maritima* (P), *Passiflora pulchella* (N) y *Cucurbita* sp. (N). Sólo en raras ocasiones se han visto a los machos en las flores. Ejemplos de estas visitas incluyen *Andira inermis* (N), *Caesalpinia eriostachys* (N), *Myrospermum frutescens* (N), *Waltheria indica* (N), e *Ipomoea* sp. (N) durante la esta-

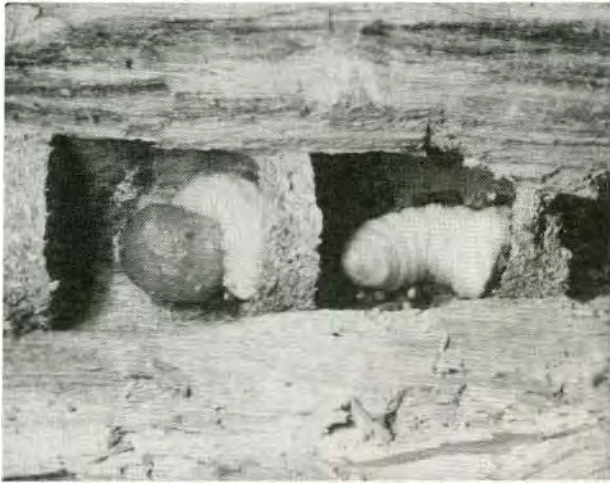


Fig. 11.66 Panal de *Xylocopa gualanensis* en un tronco partido, la larva a la izquierda se está alimentando de pólen. Nótese las estillas de madera metidas entre las celdas. (foto, G. W. Frankie).

ción seca y *Cucurbita* sp. (N) y una enredadera *Asclepiadaceae* (N) durante la estación lluviosa.

Los machos de *X. gualanensis* han sido observados patrullando pequeños territorios en los árboles o en sus copas durante la estación seca en Guanacaste. En algunas localidades, este comportamiento puede ser visto regularmente por la mañana año tras año. Por ejemplo, en un sitio cerca de Liberia (ver la descripción del sitio en Vinson y Frankie 1977), con frecuencia los machos pueden ser vistos patrullando pequeños territorios en las copas de los árboles de roble (*Quercus oleoides* Cham y Schlecht.) que crecen sobre una pequeña colina (Frankie, Vinson y Lewis 1979). La función de los territorios no es evidente, pero se cree que pueden ayudar en el apareo.

- Daly, H. V. 1976. *Leucopsis* [sic] *klugii* (Hymenoptera, Chalcidoidea) reared from *Xylocopa brasiliatorum* (Hymenoptera, Apoidea) in Costa Rica. *Pan-Pacific Ent.* 52:271.
- Frankie, G. W. 1975. Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution. In *Coevolution of animals and plants*, ed. L. E. Gilbert and P. H. Raven, pp. 192–209. Austin: University of Texas Press.
- Frankie, G. W. and Coville, R. 1979. An experimental study of the foraging behavior of selected solitary bee species in the Costa Rican dry forest. *J. Kansas Ent. Soc.* 52:591–602.
- Frankie, G. W.; Haber, W. A.; Opler, P. A.; and Bawa, K. S. 1980. Characteristics and organization of large bee pollination systems in the Costa Rican dry forest. *Biotropica*, in review.
- Frankie, G. W.; Vinson, S. B.; and Lewis, A. 1979. Territorial behavior in male *Xylocopa micans* (Hymenoptera: Anthophoridae). *J. Kansas Ent. Soc.* 52: 313–23.
- Hurd, P. D., Jr. 1978. *An annotated catalog of the carpenter bees (Genus Xylocopa Latreille) of the Western Hemisphere (Hymenoptera: Anthophoridae)*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution.* 21:620–37.
- Sage, R. D. 1968. Observations on feeding, nesting, and territorial behavior of carpenter bees genus *Xylocopa* in Costa Rica. *Ann. Ent. Soc. Am.* 61:884–89.
- Vinson, S. B., and Frankie, G. W. 1977. Nests of *Centris aethyctera* (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae) in the dry forest of Costa Rica. *J. Kansas Ent. Soc.* 50:301–11.
- Wille, A. 1963. Behavioral adaptations of bees for pollen collecting from *Cassia* flowers. *Rev. Biol. Trop.* 11: 205–10.

DIRECCIONES DE COLABORADORES

- D. Amadon
American Museum of Natural History
Central Park West at 79th Street
New York, New York 10024
- W. R. Anderson
Herbarium, North University Building
University of Michigan
Ann Arbor, Michigan 48109
- C. C. Andrews
88 Standish Street
Cambridge, Massachusetts 02138
- R. M. Andrews
Department of Biology
Virginia Polytechnic Institute and State University
Blacksburg, Virginia 24061
- W. S. Armbruster
Department of Biology
University of Alaska
Fairbanks, Alaska 99701
- K. A. Arnold
Department of Wildlife and Fisheries Sciences
Texas A. & M. University
College Station, Texas 77843
- H. G. Baker
Department of Botany
University of California
Berkeley, California 94720
- R. H. Baker (Retired)
302 North Strickland
Eagle Lake, Texas 77434
- S. C. H. Barrett
Department of Botany
University of Toronto
Toronto, Ontario M5S 1A1
Canada
- K. S. Bawa
Biology II Department
University of Massachusetts
Harbor Campus
Boston, Massachusetts 02125
- J. H. Beach
Department of Botany
University of Massachusetts
Amherst, Massachusetts 01003
- J. M. Beitel
Department of Botany
University of Michigan
Ann Arbor, Michigan 48109
- B. L. Bentley
Department of Ecology and Evolution
State University of New York
Stony Brook, New York 11794
- E. G. Bolen
Department of Range and Wildlife Management
Texas Tech University
Lubbock, Texas 79409
- D. H. Boucher
Département de Sciences Biologiques
Université du Québec
Montréal, Québec H3C 3P8
Canada
- J. W. Bradbury
Department of Biology, C-016
University of California
La Jolla, California 92093
- C. Brandon
Science Department
Vermont Technical College
Randolph Center, Vermont 05061
- S. H. Bullock
Estación de Biología Chamela
Universidad Nacional Autónoma de México
Apdo. 21
San Patricio, Jalisco 48980
México
- W. C. Burger
Field Museum of Natural History
Roosevelt Road at Lake Shore Drive
Chicago, Illinois 60605
- K. Burt-Utley
Department of Biological Sciences
University of New Orleans
New Orleans, Louisiana 70122
- G. W. Byers
Department of Entomology
University of Kansas
Lawrence, Kansas 66045
- A. Carr
Department of Zoology
University of Florida
Gainesville, Florida 32611
- C. R. Carroll
Institute of Environmental Studies
Baylor University
Waco, Texas 76798
- R. Castillo-Muñoz
Escuela Centroamericana de Geología
Universidad de Costa Rica
Ciudad Universitaria
Costa Rica
- J. A. Chapman
Appalachian Environmental Laboratory
University of Maryland
Frostburg, Maryland 21532

DIRECCIONES DE COLABORADORES

- J. A. Chemsak
Department of Entomology
University of California
Berkeley, California 94720
- E. Coen
Apdo. 1028
San José, 1000
Costa Rica
- C. T. Collins
Department of Botany
California State University
Long Beach, California 90840
- R. K. Colwell
Department of Zoology
University of California
Berkeley, California 94720
- S. E. Cornelius
R.R. 3, Box 216
Mountain View, Missouri 65548
- T. B. Croat
Missouri Botanical Garden
P.O. Box 299
Saint Louis, Missouri 63166
- M. L. Crump
Department of Zoology
University of Florida
Gainesville, Florida 32611
- H. V. Daly
Department of Entomology
University of California
Berkeley, California 94720
- P. J. DeVries
Department of Zoology
University of Texas
Austin, Texas 78712
- J. R. Dixon
Department of Wildlife and Fisheries Science
Texas A. & M. University
College Station, Texas 77843
- A. C. Echternacht
Department of Zoology
University of Tennessee
Knoxville, Tennessee 37996
- E. P. Edwards
Department of Biology
Sweet Briar College
Sweet Briar, Virginia 24595
- J. F. Eisenberg
Florida State Museum
University of Florida
Gainesville, Florida 32611
- C. H. Ernst
Department of Biology
George Mason University
Fairfax, Virginia 22030
- F. Fallas B.
Escuela de Microbiología
Universidad de Costa Rica
Ciudad Universitaria
Costa Rica
- E. M. Fisher
California Department of Food and Agriculture
1220 N Street
Sacramento, California 95814
- H. S. Fitch
Division of Biological Sciences
University of Kansas
Lawrence, Kansas 66045
- J. W. Fitzpatrick
Field Museum of Natural History
Roosevelt Road at Lake Shore Drive
Chicago, Illinois 60605
- T. H. Fleming
Department of Biology
University of Miami
Coral Gables, Florida 33124
- M. S. Foster
Museum Section
U.S. Fish and Wildlife Service
National Museum of Natural History
Washington, D.C. 20560
- G. W. Frankie
Department of Entomology
University of California
Berkeley, California 94720
- C. H. Freese
International Affairs
Fish and Wildlife Service
U.S. Department of Interior
Washington, D.C. 20240
- A. L. Gardner
Museum Section
U.S. Fish and Wildlife Service
National Museum of Natural History
Washington, D.C. 20560
- A. H. Gentry
Missouri Botanical Garden
P.O. Box 299
Saint Louis, Missouri 63166
- L. E. Gilbert
Department of Zoology
University of Texas
Austin, Texas 78712
- D. E. Gladstone
1935 Mount Vernon
Philadelphia, Pennsylvania 19130
- K. E. Glander
Department of Anthropology
Duke University
Durham, North Carolina 27706
- L. D. Gómez
Museo Nacional de Costa Rica
Apdo. 749
San José
Costa Rica
- H. W. Greene
Museum of Vertebrate Zoology
University of California
Berkeley, California 94720

- W. A. Haber
Department of Entomology
University of California
Berkeley, California 94720
- J. Hackforth-Jones
1210 North Gammon Road
Middletown, Wisconsin 53562
- W. Hallwachs
Section of Ecology and Systematics
Cornell University
Ithaca, New York 14853
- M. Hanson
Division of Biological Sciences
University of Michigan
Ann Arbor, Michigan 48109
- A. R. Hardy
California Department of Agriculture
915 Capitol Mall
Sacramento, California 95814
- G. S. Hartshorn
Tropical Science Center
Apdo. 8-3870
San José
Costa Rica
- D. J. Harvey
Department of Zoology
University of Texas
Austin, Texas 78712
- L. R. Heaney
Museum of Zoology
University of Michigan
Ann Arbor, Michigan 48104
- I. L. Heisler
Rutgers University
Institute of Animal Behavior
101 Warren Street
Newark, New Jersey 07102
- R. Heithaus
Department of Biology
Kenyon College
Gambier, Ohio 43022
- H. A. Hespeneheide
Department of Biology
University of California
Los Angeles, California 90024
- C. L. Hogue
Los Angeles County Museum of Natural History
900 Exposition Boulevard
Los Angeles, California 90007
- M. Holle
Centro Internacional de Recursos
Fitogenéticos CIRF
CIAT, Apdo. Aereo 6713
Cali
Colombia
- H. F. Howden
Department of Biology
Carlton University
Ottawa, Ontario K1S 5B6
Canada
- H. F. Howe
Department of Zoology
University of Iowa
Iowa City, Iowa 52242
- D. J. Howell
Department of Biology
Southern Methodist University
Dallas, Texas 75275
- J. H. Hunt
Department of Biology
University of Missouri
Saint Louis, Missouri 63121
- M. T. Jackson
Department of Plant Biology
University of Birmingham
Birmingham B15 2TT
England
- D. P. Janos
Department of Biology
University of Miami
Coral Gables, Florida 33124
- D. H. Janzen
Department of Biology
University of Pennsylvania
Philadelphia, Pennsylvania 19104
- D. A. Jenni
Department of Zoology
University of Montana
Missoula, Montana 59812
- L. K. Johnson
Department of Zoology
University of Iowa
Iowa City, Iowa 52242
- J. H. Kaufmann
Department of Zoology
University of Florida
Gainesville, Florida 32611
- H. Kennedy
Department of Botany
University of Manitoba
Winnipeg, Manitoba R3T 2N2
Canada
- C. B. Koford (Deceased)
Museum of Vertebrate Zoology
University of California
Berkeley, California 94720
- S. Koptur
Department of Zoology
University of Iowa
Iowa City, Iowa 52242
- A. LaBastille
West of the Wind Publications
Big Moose, New York 13331
- D. A. Lancaster
Box 447
Etna, New York 13062
- M. F. Lawton
4316 Chickasaw Drive S.E.
Huntsville, Alabama 35801

DIRECCIONES DE COLABORADORES

- R. O. Lawton
Department of Biological Sciences
University of Alabama
Huntsville, Alabama 35899
- C. F. Leck
Nelson Biological Laboratories
Rutgers University
New Brunswick, New Jersey 08903
- S. H. Ligon
Department of Biology
University of New Mexico
Albuquerque, New Mexico 87131
- S. Limerick
U.S. Fish and Wildlife Service
Denver Wildlife Research Center
Department of Biology
University of New Mexico
Albuquerque, New Mexico 87131
- Y. D. Lubin
Smithsonian Tropical Research Institute
APO Miami 34002
- C. Lumer
Learning Skills Center
College of New Rochelle
New Rochelle, New York 10801
- M. S. McClure
Department of Entomology
Connecticut Agricultural Experiment Station
123 Huntington Street
New Haven, Connecticut 06504
- E. D. McCoy
Department of Biology
University of South Florida
Tampa, Florida 33620
- M. B. McCoy
780 L Street
Arcata, California 95521
- R. W. McDiarmid
Museum Section
U.S. Fish and Wildlife Service
National Museum of Natural History
Washington, D.C. 20560
- L. A. McHargue
5820 Southwest 38th Street
Miami, Florida 33155
- A. Massey
Department of Zoology
North Carolina State University
Raleigh, North Carolina 27650
- R. W. Matthews
Department of Entomology
University of Georgia
Athens, Georgia 30602
- M. N. Melampy
Department of Ecology, Ethology, and Evolution
University of Illinois at Urbana-Champaign
Champaign, Illinois 61820
- C. D. Michener
Department of Entomology
University of Kansas
Lawrence, Kansas 66045
- D. W. Mock
Department of Zoology
University of Oklahoma
Norman, Oklahoma 73019
- G. G. Montgomery
Smithsonian Tropical Research Institute
APO Miami 34002
- E. Morales M.
Ministerio de Agricultura y Ganadería
San José
Costa Rica
- D. W. Morrison
Department of Zoology
Rutgers University
Newark, New Jersey 07102
- E. S. Morton
Department of Zoological Research
National Zoological Park
Washington, D.C. 20008
- P. A. Opler
Division of Biological Services
U.S. Fish and Wildlife Service
Department of the Interior
Washington, D.C. 20240
- G. H. Orians
Department of Zoology
University of Washington
Seattle, Washington 98195
- M. K. Palmer
Department of Biology
Vassar College
Poughkeepsie, New York 12601
- J. J. Parsons
Department of Geography
University of California
Berkeley, California 94720
- R. W. Pohl
Department of Botany and Plant Pathology
Iowa State University
Ames, Iowa 50011
- L. J. Poveda
Tropical Science Center
Apdo. 8-3870
San José
Costa Rica
- G. V. N. Powell
National Audubon Society Research Department
115 Indian Mound Trail
Tavernier, Florida 33070
- A. S. Rand
Smithsonian Tropical Research Institute
P.O. Box 2072
Balboa
Panama

- T. Ray
School of Life and Health Sciences
University of Delaware
Newark, Delaware 19711
- J. V. Remsen, Jr.
Museum of Zoology
Louisiana State University
Baton Rouge, Louisiana 70803
- D. C. F. Rentz
Division of Entomology
CSIRO
P.O. Box 1700
Canberra City ACT 2601
Australia
- C. W. Rettenmeyer
Biological Sciences Group
University of Connecticut
Storrs, Connecticut 06268
- R. A. Rice
Department of Geography
University of California
Berkeley, California 94720
- P. V. Rich
Earth Sciences Department
Monash University
Clayton, Victoria 3168
Australia
- T. H. Rich
National Museum of Victoria
Russell Street
Melbourne, Victoria 3000
Australia
- R. E. Ricklefs
Department of Biology
University of Pennsylvania
Philadelphia, Pennsylvania 19104
- S. Risch
Section of Ecology and Systematics
Cornell University
Ithaca, New York 14853
- D. C. Robinson
Escuela de Biología
Universidad de Costa Rica
Ciudad Universitaria
Costa Rica
- H. F. Rowell
Zoologisches Institut der Universität
Rheinsprung 9
4501 Basel
Switzerland
- G. C. Sanderson
Section of Wildlife Research
Illinois Natural History Survey
607 East Peabody
Champaign, Illinois 61820
- J. D. Sauer
Department of Geography
University of California
Los Angeles, California 90024
- J. M. Savage
Department of Biology
University of Miami
Coral Gables, Florida 33124
- C. Schal
Department of Entomology
University of Massachusetts
Amherst, Massachusetts 01003
- D. W. Schemske
Department of Biology
University of Chicago
Chicago, Illinois 60637
- R. W. Schreiber
Los Angeles County Museum of Natural History
900 Exposition Boulevard
Los Angeles, California 90007
- N. J. Scott
U.S. Fish and Wildlife Service
Denver Wildlife Research Center
Department of Biology
University of New Mexico
Albuquerque, New Mexico 87131
- R. L. Seib
Museum of Vertebrate Zoology
University of California
Berkeley, California 94720
- R. P. Seifert (Deceased)
Department of Biological Sciences
George Washington University
Washington, D.C. 20052
- T. W. Sherry
Department of Biological Sciences
Dartmouth College
Hanover, New Hampshire 03755
- L. L. Short
American Museum of Natural History
Central Park West at 79th Street
New York, New York 10024
- R. Silberglied (Deceased)
Smithsonian Tropical Research Institute
APO Miami 34002
- D. S. Simberloff
Department of Biological Sciences
Florida State University
Tallahassee, Florida 32306
- A. F. Skutch
Quizarra
San Isidro del General
Costa Rica
- J. T. Smiley
Department of Ecology and Evolutionary Biology
University of California
Irvine, California 92717
- N. G. Smith
Smithsonian Tropical Research Institute
APO Miami 34002

DIRECCIONES DE COLABORADORES

- S. M. Smith
Department of Biology
Mount Holyoke College
South Hadley, Massachusetts 01075
- N. Smythe
Smithsonian Tropical Research Institute
APO Miami 34002
- L. K. Sowls
Arizona Cooperative Wildlife Research Unit
University of Arizona
Tucson, Arizona 85721
- M. A. Staton
Feather Crest Farms
Route 1, Box 2250
Douglass, Texas 75943
- G. Stevens
Department of Biology
University of Pennsylvania
Philadelphia, Pennsylvania 19104
- F. G. Stiles
Escuela de Biología
Universidad de Costa Rica
Ciudad Universitaria
Costa Rica
- D. E. Stone
Department of Botany
Duke University
Durham, North Carolina 27706
- J. Stout
Department of Zoology
Michigan State University
East Lansing, Michigan 48824
- J. G. Strauch, Jr.
University Museum
University of Colorado
Boulder, Colorado 80309
- D. R. Strong
Department of Biological Sciences
Florida State University
Tallahassee, Florida 32306
- C. A. Todzia
Department of Botany
University of Texas
Austin, Texas 78712
- D. C. Turner
Ethologie und Wildforschung
Universität Zurich
Birchstrasse 95
8050 Zurich
Switzerland
- J. F. Utley
Department of Biological Sciences
University of New Orleans
New Orleans, Louisiana 70122
- J. H. Vandermeer
Division of Biological Sciences
University of Michigan
Ann Arbor, Michigan 48109
- R. W. Van Devender
Department of Biology
Appalachian State University
Boone, North Carolina 28608
- M. Vargas V.
Escuela de Microbiología
Universidad de Costa Rica
Ciudad Universitaria
Costa Rica
- A. Vásquez Morera
Unidad de Suelos
Ministerio de Agricultura y Ganadería
San José
Costa Rica
- S. L. Vehrencamp
Department of Biology, C-016
University of California
La Jolla, California 92093
- S. B. Vinson
Department of Entomology
Texas A. & M. University
College Station, Texas 77843
- H. K. Voris
Field Museum of Natural History
Roosevelt Road at Lake Shore Drive
Chicago, Illinois 60605
- H. B. Wagner
Smithsonian Tropical Research Institute
APO Miami 34002
- W. H. Wagner
Department of Botany
University of Michigan
Ann Arbor, Michigan 48109
- M. H. Wake
Department of Zoology
University of California
Berkeley, California 94720
- K. S. Walter
New York Botanical Garden
Bronx, New York 10458
- M. J. West-Eberhard
Escuela de Biología
Universidad de Costa Rica
Ciudad Universitaria
Costa Rica
- R. M. Wetzel
Florida State Museum
University of Florida
Gainesville, Florida 32611
- J. L. Whitmore
U.S. Department of Agriculture
International Forestry
P.O. Box 2417
Washington, D.C. 20013
- R. H. Wiley
Department of Biology
University of North Carolina
Chapel Hill, North Carolina 27514

G. B. Williamson
Department of Botany
Louisiana State University
Baton Rouge, Louisiana 70803

E. O. Willis
UNESP—Zoologia
13500 Rio Claro, S.P.
Brazil

M. F. Willson
Department of Ecology, Ethology, and Evolution
University of Illinois at Urbana-Champaign
Champaign, Illinois 61820

D. E. Wilson
Museum Section
U.S. Fish and Wildlife Service
National Museum of Natural History, NHB 382
Washington, D.C. 20560

D. M. Windsor
Smithsonian Tropical Research Institute
APO Miami 34002

M. Winston
Department of Biological Sciences
Simon Fraser University
Burnaby, British Columbia V5A 1S6
Canada

S. L. Wood
Life Sciences Museum
Brigham Young University
Provo, Utah 84602

T. K. Wood
Department of Entomology and Applied Ecology
University of Delaware
Newark, Delaware 19711

A. M. Young
Milwaukee Public Museum
800 West Wells Street
Milwaukee, Wisconsin 53233

G. R. Zug
National Museum of Natural History
Smithsonian Institution
Washington, D.C. 20560

INDICE ALFABETICO

- Abejas africanizadas 96
 Abejas antofóridas 719
 Abejas atarrá 785
 Abejas domésticas 96, 328, 640
 Abejas euglosinas (cf. euglossinae) 734
 Abejas jicote (cf. xicote, trigona) 785
 Abejas de miel 96
 Abejas saqueadoras 786
 Abejero
 Abejita chupadora (lasioglossum umbripenne) 746
 Abejón culebra (eulissus chalybaeus) 735
 Abejón estercolero
 Abejón de platanillo (chelobasis bicolor) 721
 Abejón tigre 779
 Abejorro (bombus) 197, 298, 300, 642, 645, 650, 792
 Abies 18
 Ablepharus 427
 Abracris flavolineata (osmia flavolineata) 764
 Acacia (cf. hormiga de acacia, acacia de las hormigas) 197, 570
 Acacia ant (pseudomyrmex ferruginea) 776
 Acacia collinsii 471, 570, 640, 657, 767, 776, 778
 Acacia cornigera 767, 776
 Acacia dealbata 700
 Acacia decurrens 700
 Acacia famesiana 450, 718, 774
 Acacia de las hormigas 321
 Acajou (anacardium excelsum) 192
 Acalypha 142, 651, 659
 Acalypha diversifolia 421
 Acanthaceae 670
 Acanthocereus pentagonus 255
 Acanthocheilonema perstans 726
 Acanthoscelides griseolus 326
 Acanthoscelides griseolus pigrae 281
 Acanthoscelides griseolus pigricola 281
 Acanthoscelides griseolus zebrata 281
 Acaro 604, 729, 755, 782
 Acaro floral del colibrí 781, 782
 Acaulospora 345, 346, 347
 Accipitridae (cf. aves) 516
 Achiote 196
 Achras zapota 279
 Acnistus 486
 Acosta, J. de, 1
 Acraea 692
 Acrididae 108
 Acridoidea 787
 Acridoidea 663
 Acrocinus longimanus 690
 Acrocomia mexicana 186
 Acrocomia vinifera 186, 187, 197, 260, 276
 Acromyrmex 85, 701, 774
 Acrostichum 317
 Acrostichum aureum 188, 276, 277
 Acrostichum danaeifolium 188
 Actenotes 732
 Actinote 691, 692
 Actinote leucomelas 691
 Actinostachys 319
 Actitis macularis 563
 Acyphoderes sexualis 767
 Adelia triloba 141
 Adelpha 670
 Adelphicos 412
 Adiantum 317
 Adiantum concinnum 189, 190, 318
 Adiantum philipense 316
 Aechmea magdalenae 199
 Aedes 741
 Aedes taeniorhynchus 741
 Aellopos 632, 658
 Aellopos clavipes 693
 Aellopos fadus 692, 693
 Afido verde del melocotón 106
 Agalychnis 358, 362
 Agalychnis callidryas 379
 Agalychnis saltator 380
 Agaonidae 648, 709, 710
 Agave 197
 Agelaius phoeniceus 556
 Agoraea 224
 Aguti (dasypsecta punctata) 477
 Aguti paca 270, 302, 477
 Agraulis vanillae 270, 302
 Agrias 667
 Agricultura (cf. agrosistemas como sitios de investigación) 74
 Agricultura información general 67, 74
 Agricultura de roza y quema 71
 Agricul. info gral. geografía 68
 Agricul. info gral. historia 67
 Agricul. info gral. lista de especies 91
 Agricul. info gral. pequeñas fincas 70
 Agricul. info gral. plantaciones 72
 Agricul. info gral. sabanas y pastizales 73
 Agrilus xanthonotus 693, 732
 Agrilus cingulatus 266
 Agrotis 93
 Aguacero de los cafetaleros (cf. clima) 35, 44
 Aix sponsa 565
 Aizoaceae 345
 Ajillo 210
 Aji 210
 Ajo 210
 Akodon 498
 Alambre helecho (cf. pteridium aquilinum) 311
 Alambón helecho (cf. pteridium aquilinum) 311
 Albizzia caribaea 148
 Albizzia lebeck 788
 Alcaloides 270, 274, 305
 Alcaloides pirolisidínicos 667
 Alcatraz (pelecanus occidentalis) 605
 Alchornea 597
 Alchornea costaricensis 142
 Alchornea latifolia 146
 Alcomoque (mora megistosperma) 283
 Alder (jaúl, alnus) 191, 192
 Aleuritopteris 318
 Alfari 498
 Alfaroa costaricensis 190, 191
 Alfaroa guanacastensis 191
 Alfaro, A., 3
 Algodón 93
 Alibertia 645
 Alibertia edulis 452, 470, 483, 491, 510, 651
 Alientos (cf. adiantum concinnum) 190
 Allamanda 579
 Alma de vaca (rhinophrynus dorsalis) 424
 Alnicola 191
 Alnus 18, 644
 Alnus acuminata 191, 192
 Alouatta palliata 439, 441, 462, 463, 471
 Alseis blackiana 421
 Alsophila 229
 Alsophila salvinii 229
 Alternaria solani 70, 104
 Altica 303
 Alticini (cf. chrysomelidae) 303
 Altinote 683
 Altitud, efecto en el clima 35, 45
 Amadon, D. 580, 588
 Amaranthaceae 345, 670
 Amariidaceae 782
 Amazilia amabilis 253
 Amazilia decora 253
 Amazilia rutila 253
 Amazilia tzacatl 253
 Amazona 244, 351
 Amblycerus 222
 Amblycerus centralis 473
 Amblyomma crassum 421
 Amblyomma dissimile 424
 Amblyomma humerlae 421
 Amblyomma sabanerae 421, 422, 424
 Ameiva 265, 365, 379, 386, 649, 780
 Ameiva ameiva 366, 381
 Ameiva festiva 365, 380, 382
 Ameiva leptophrys 365, 382
 Ameiva quadrilineata 365, 381, 382
 Ameiva undulata 381, 382, 383, 399, 405
 Ampelophilus meridionalis 727
 Ampelophilus olivaceus 727
 Ampelophilus truncatus 727
 Amphicyon 24, 192, 208
 Amphimoea walkeri 658
 Amphiterus 658
 Anacardiaceae 65, 83, 97, 192, 297, 298, 314, 648, 670
 Anacardium excelsum 136, 192, 443, 451
 Anacardium occidentale 192
 Anaea 667, 746
 Ananas comosus 103
 Anartia 247, 695
 Anartia fatima 247, 270, 694, 695
 Anartia jatrophe 270, 695
 Anastrepha 85, 98
 Anatidae 565
 Anaxagorea costaricensis 135, 141
 Anchiterium 24
 Ancistrocercus inficitus 774
 Ancyloscelis gigas 241
 Andarríos maculado (actitis macularis) 555
 Andira 452, 641
 Andira inermis 124, 135, 153, 256, 443, 462, 464, 641, 646, 720, 792

INDICE

- Andrenosoma* 732, 769, 771
Andrenosoma boyardi 770
 Andrews, C.C., 750
 Andrews, R. M., 413
Anemia 314
Anemia phyllitidis 318
Anemia tormentosa 318
 Anfíbios (cf. reptiles y anfíbios) 355, 372
 Anguidae 364
Anguria 193, 194, 646, 664, 744
Anguria pachyphylla 193
Anguria warszewiczii 193
 Anhingidae 515
Anidaje comunal (cf. aves) 515
 Anhinga
 Anisillo
 Annatto 196
 Annonaceae (sapranthus palanga)
 Annona
Annona holosericea 323
Annona purpurea 323, 450
Annona reticulata 323, 471
Anole (norops polylepis) 413
Anolis (cf. norops) 364, 413, 599, 715
 759, 770, 788
Anolis cupreus (cf. norops cupreus) 414
Anolis dollfusianus 405
Anolis lemurinus 437
Anolis polylepis 413
Anolis sericeus 414
 Anonaceae 297
 Anopheles 641
Anopheles albimanus 741
Anothesa spinosa 358
 Ant acacia beetle 767
 Ant lion (cf. myrmeleon) 755
Ateleia hebert-smithii 641
Anthodiscus 134, 135, 151, 210, 226
Anthonomus (curculionidae) 258
Anthonomus sallei 211
 Anthophorid bees 719
 Anthophoridae 218, 266
Anthrax analis 696
Anthrax gideon 695, 696, 780
Anthurium 336, 647
Antidaphne 296
Antidaphne viscoidea 297
 Attini 637
 Apaturinae 670
Apeiba membranacea 473
Aphanotriccus capitalis 521
Aphelandra 609
 Apicultura 96
 Apidae (cf. apis, bombus, euglossinae,
 trigona) 96, 234, 289, 300
 Apiomerinae 696
Apiomerus 697, 698
Apiomerus crassipes 699
Apiomerus flaviventris 698, 699
Apiomerus nigrolobus 699
Apiomerus pictipes 696, 698, 699
Apis mellifera 96, 241, 640
 Apocynaceae 151, 154, 331, 496, 658, 669,
 717, 779
Apodanthes 298
 Apoica 633
Ara ambigua 558
Ara macao 558
 Araceae 150, 151, 658
 Aratiaceae (didymopanax pittierii) 146, 150,
 151, 297, 597, 648, 714
 Aramidae 518
 Araneidae 759
 Araneus 760
 Araña de oro 759
Aratinga canicularias 248, 560
Aratus pisonii 279
Araucaria heterophylla 155
 Árboles de corteza verde 268
 Arboreal tennite 757
 Archaeippus 24
 Archimandrita 707
 Arctiidae 224, 248
 Ardeidae 576
Ardilla (sciurus granatensis) 503
Ardilla chiza (sciurus granatensis) 503
Ardilla roja (sciurus granatensis) 503
 Ardira 154
Ardisia cutleri 135
Ardisia revoluta 129, 133, 483, 574, 697
Arescus 721, 723, 724
 Aretes 214
 Argiope 760
 Agryroides 761
Argyroides elevatus 761
 Aristolochiaceae 668
Arlequín (acrocinus logimanus) 690
Armadillo (dasypus novemcinctus) 479
 Army ant butterfly (melinaea lilis imitata)
 750
 Army ants (eciton, melinaea, eciton burchelli,
 hormigas arrieras) 729
 Arnold, K. A., 612
 Arribadas 366, 408
 Arroz con pollo 196
 Arroz 70, 106, 108
Artibeus 225, 440, 452
Artibeus jamaicensis 272, 386, 443, 446, 448,
 463, 464
Artibeus literatus 446
Artibeus phaeotis 446
Artibeus watsoni 446
 Artiodactyla 24, 25
Artocarpus incisa 690
Artocarpus integrifolia 690
Arundo donax 251
Ascalapha odorata 632, 633, 699
 Ascalaphidae 633
Ascia monuste 270, 666, 674
 Asclepiadaceae 666
 Asclepiadaceae 194, 269
Asclepias curassavica 194, 195, 247, 270,
 666, 669, 765
Asclepias incarnata 195
Asclepias syriaca 195
Asclepias verticillata 195
 Asesino de abejas 699
 Asilidae 732
 Asociaciones micorrizicas 286
 Aspasia 734
 Aspergillus 96
Asphondylia enterolobii 245
Aspidosperma megalocarpon 135, 643
Asplenium 315, 320
Asplenium radicans 316
 Assassin bug (apiomerus pictipes) 696
Asterogyne martiana 141
Astragalus 18
Astrocaryum alatum 141
Astronium graveolens 133
Ateleia herbert-smithii 560
Ateles belzebuth 466
Ateles geoffroyi 205, 441, 465, 466, 474
Ateles paniscus 465
Atelopus 358, 362
Athyrium 315
Atta 85, 258, 701, 702
Atta cephalotes 701, 702
Aulacornynchus prasinus 236
Automeris 638
Automolus rubiginosus 525
 Aves 515
 Aves comunidades 525
 Aves ecosistemas costarricenses 537
 Aves percheras 535
 Aves sistemas sociales de las 534
 Aves zoogeografía 520
Avicennia gemminans 146, 149, 150, 292
Avicennia nitida 566
 Avifauna 515
 Avifauna, composición y afinidades de la 518
 Avifauna, patrones estacionales en la 530
Avispa carpintera (xylocopa) 791
Avispa colémbola (microstigmus comes) 753
Avispa escarabajo 780
Avispa mantispida (climaciella brunnea) 724
Avispita del higo (agaonidae) 709
 Azolla 317
 Azteca 222, 278, 508, 640, 649, 701, 703,
 704, 705, 759
 Azteca hormigas 703
 Azteca chariflex 703
 Baba (caiman crocodilus) 392
 Babilla (caiman crocodilus) 392
Bactris gasipaes 100, 140, 344
Bactris longiseta 141
Bactris minor 147
Bagassa guianensis 690
Bahuinia unguata 641
 Baird's tapir (tapirus bairdii) 509
 Baker, R. H., 298
Balantiopteryx plicata 445
Bala (paraponera clavata) 766
 Balanoforina 298
 Balli, A., 6
 Balsa 284
Baltimora recta 697
 Banana 70, 76, 78
 Bananaquit (coereba flaveola) 578
 Banano (musa) 70, 76, 78, 154, 170
 Bandadas de las aves costarricenses 536
 Banded anteater (tamandua mexicana) 507
 Bandera española 246, 247, 290, 291
 Banisteriopsis 205
 Barbecho 71, 72
 Barbosella geminata 292
 Barred antshrike (thamnophilus doliatus) 618
Basilenterus 536, 612
Basileuterus 628
Basiliscus basiliscus 364, 384
Basiliscus galeritus 385
Basiliscus plumifrons 385
Basiliscus vitatus 385
 Basilisk (basiliscus basiliscus) 384
Basiloxylon excelsum 136
Bassaricyon sumichrasti 444
 Batamba (cf. swallenochloa) 333
 Batarrá de barras (thamnophilus doliatus) 618
Batocarpus 134
 Battus 668
 Bawa, K. S., 267, 341
 Bauhinia 645
Bauhinia pauletia 443, 446

- Bauhinia unguolata 443
 Bdallophyton americanum 298, 314
 Beach morning glory (ipomea pes-caprae) 264, 280
 Bee fly (anthrax gideon) 695
 Beetle wasp (pterombrus piceus) 780
 Begonia estrellensis 146
 Begoniaceae 149
 Beilschmiedia 614
 Bejuco de cuatro filos 231
 Bejuco de pan (dalechampia scandens) 233, 249
 Bejuquilla (imantodes cenchoa) 406
 Bejuquillo (oxibelis aeneus) 415
 Belostomatidae 633
 Bemisia 117, 133
 Béquer (boa constrictor) 385
 Berbesina oerstediana 236, 252
 Berenjena de monte 327
 Berenjena de pasto 327
 Bertholletia excelsa 271
 Betulaceae (alnus acuminata) 191, 297, 644
 Bicho espinó (umbonia crassicomis) 787
 Bignoniaceae 151, 225, 231, 275, 338, 421, 486
 Bijagua 252
 Billia hippocastanum 145, 161
 Biolley, P., 4, 120, 136
 Biología centrali-americana 3
 Biología en Costa Rica, historia 1, 11
 Biología reproductiva de plantas (cf. polinización; 153
 Bison 24
 Bitácido (bittacus banksi) b 703
 Biting midges (culicoides) 725
 Bittacid (bittacus banksi) 703
 Bittacidae 703
 Bittacus 703, 704
 Bittacus banksi 703, 704
 Bixa 266, 733, 741
 Bixa orellana 196
 Bixaceae 196
 Blaberus 708, 709
 Blaberus colosseus 707
 Blaberus giganteus 706, 707, 708
 Black fly 783
 Black myotis (myotis nigricans) 491
 Black witch (ascalapha odorata) 699
 Blakea 196, 647, 733
 Blakea anomala 196, 197
 Blakea chlorantha 196, 197
 Blakea gracilis 196, 197
 Blakea grandiflora 196, 197
 Blakea tuberculata 196, 197
 Blastophaga 709, 710
 Blattaria 706
 Blechnaceae 316
 Blechnum browni 694
 Blechnum 147
 Blechnum buchtienii 315
 Blechnum occidentale 318
 Blefoneura 194
 Bletia purpurea 286
 Blind snake
 Blosyris xylia 632
 Blue devils (haemagogus) 741
 Boa (boa constrictor) 385, 453
 Boa constrictor 355, 385
 Boat-billed heron (cochlearius) 576
 Bobito (terenotriccus erythrus) 616
 Bobo (eumomota superciliosa) 588
 Bobo de cejón (eumomota superciliosa) 588
 Boca de vieja (posoqueria latifolia) 310, 326
 Bocaracá 388
 Boidae (cf. Boa constrictor) 385
 Bolcbitis portoricensis 316
 Bolen, E. G., 565
 Bolitoglossa 387
 Bolitoglossa subpalmata 387, 388
 Bomarea 782
 Bombacaceae 215, 255, 284, 714, 770, 778
 Bombacopsis 639, 645, 732
 Bombacopsis quinatum 128, 133, 148, 197, 255, 560, 785
 Bombillo (passiflora foetida) 301
 Bombus 197, 298, 300, 642, 645, 792
 Bombus ephippiatus 261, 330, 604, 646, 712, 713
 Bombycillidae 519, 780
 Boraginaceae (cordia alliodora) 222, 648, 666, 667, 668, 670, 714
 Borriquita (jacquinia pungens) 284
 Bosque deciduo (cf. estación seca; Guanacaste Palo Verde; Parque Nacional Santa Rosa; estacionalidad) 122
 Bosque lluvioso (cf. zonas de vida tropicales) 122
 Bosque nuboso (cf. Cerro de la Muerte, reserva bosque nuboso de Monteverde) 126
 Bosque pluvial (cf. zonas de vida tropicales) 120, 122
 Bothrops asper 388, 397
 Bothrops atrox (cf. bothrops asper) 388
 Bothrops godmani 436
 Bothrops lateralis 389
 Bothrops nigroviridis 389
 Bothrops nummifer 389
 Bothrops schlegelii 388, 389, 390, 657
 Botrychium 319
 Boucher, D. H., 67, 80, 103, 322, 338
 Boulenger's hyla 406
 Brachionidium 291
 Brachionidium valerioi 291
 Brachycrus 24
 Brachygastra 772
 Braconidae (cf. insectos parasíticos) 93, 751
 Bradbury, J., 502, 513
 Bradypus variegatus 449, 467
 Brandon, C., 494
 Brassavola 645
 Brassavola nodosa 243, 286, 309
 Brassicaceae 345
 Brassolidae 108, 669, 755
 Brassoliniae 716
 Brassolis isthmia 108
 Bravaisia integerrima 142, 148
 Brenes, A., 120
 Brentid Beetle Brentus anchorago) 713
 Brentidae 713, 732
 Bréntido (brentus anchorago) 713
 Brentus anchorago 713, 714, 715
 Bromelia 200, 538
 Bromelia karatas 197, 198, 199, 200, 669
 Bromelia pinquin 197, 198, 199, 202
 Bromeliaceae 149, 197, 200, 669, 716
 Brosimun (moraceae) 203, 204, 644
 Brosimun alicastrum 130, 133, 154, 268, 443, 511, 690, 755
 Brosimun quianense 130
 Brosimun paraense 690
 Brosimun utile 134, 135, 203, 204, 651
 Brown jay (cyanocorax morio) 584
 Brown pelican (pelecanus occidentalis) 605
 Bruchidae (=brúquido) (cf. depredación de semillas por pericos) 505, 760
 Bruja negra (ascalapha odorata) 699
 Brunellia costaricensis 145
 Brúquido (stator championi) 196, 281, 309, 326, 497, 752
 Brúquido stator limbatus 753
 Bubulcus ibis 562
 Bucconidae 591, 759, 767
 Buchón (pelecanus occidentalis) 605
 Bucónidos 599
 Bufo 358
 Bufo fastidiosus 357
 Bufo haematiticus 390
 Bufo marinus 362, 363, 390, 410, 419
 Bufo typhonius 417
 Bufonidae 390
 Buhito pardo (caligo memnon) 715
 Buhito (cf. brassolidae, satyridae) 108, 669, 755
 Bumblebee (bombus ephippiatus) 712
 Bunchosia 206, 473, 481
 Bungalotis 666
 Bungarus 411
 Buprestidae 643, 732
 Buprétido taladrador 693
 Burhinus bistriatus 558
 Burmanniaceae 286
 Burseraceae 204, 297, 298, 648, 714, 770
 Bursera 268, 785
 Bursera permollis 130
 Bursera simaruba 133, 142, 148, 204, 205, 297, 462, 473, 560, 639, 714
 Bursera tomentosa 714
 Bush katydid (orophus conspersus) 763
 Buteo 520
 Buteo magnirostris 563
 Buteo nitidus 563, 564
 Buteo platypterus 563, 572
 Buteo swainsoni 572
 Buthraupis 522
 Butorides virescens 564
 Byers, G. W., 705
 Byrsonima chrysophylla 205
 Byrsonima crassifolia 128, 155, 205, 206
 Byttneria aculeata 496, 651, 720
 Cabassous centralis 693
 Cacao 480
 Cacho de venado (didymopanax) 68, 82, 140, 156
 Cacicus uropygialis 235
 Cactaceae 599
 Caecilians 149, 255, 658
 Caesalpinaceae 420, 404
 Caesalpinia bonducella 246, 329, 700
 Caesalpinia coriaria 221
 Caesalpinia eriostachys 130
 Caesalpinia pulcherrima 133, 792
 Café
 Caimán 68, 87
 Caiman crocodilus 365, 392, 365, 392, 393, 410
 Caiman sclerops 392
 Cairina hartlaubi 565
 Cairina moschata 24
 Cairina scutulata 565
 Calathea 646, 733
 Calathea insignis 206, 207, 208
 Calathea quadraspica 206
 Calathea similis 207

- Calico* 743
Calidris 555
Calidris alba 567
Calidris bairdii 568
Calidris mauri 568
Calidris melanotos 568
Calidris minutilla 568
Calidris pusilla 568
Caligo (cf. *caligo memnon*, buhito pardo, cream owl butterfly) 666, 667, 715, 740, 755
Caligo euriolochus 716
Caligo memnon 666, 667, 715, 716
Calliandra 624, 645
Calliandra grandiflora 788
Calliandra portoricensis 792
Calliandra tapirorum 693
Callionima 657
Callionima falcifera 71, 717
Callionima parce 717
Callionima inuus 717
Callistemon 624
Callithomia hezia 744
Calocarpum viride 145
Calocitta formosa 584
Calophyllum 135, 192
Calophyllum brasiliense 154
Calophyllum longifolium 463
Calophyllum macrophyllum 651
Caluromys derbianus 440
 Calvert, P. and A., 5
Calycophyllum candidissimum 129, 133, 155, 714
Calynda bicuspis 718
Calyptrogyne sarapiquensis 141
Calzoncillo (*passiflora foetida*) 301
Cabomba 513
Camélidos 24
Campephilus guatemalensis 521, 569
Camponotus 196, 244, 278, 313, 508, 509, 652, 697, 754, 777
Camponotus sericiventris 651
Camponotus substitus 263, 279
Campylocentrum 287
Campylorhynchus 571
Campylorhynchus brunneicapillus 570, 571
Campylorhynchus rufinucha 570
Campylorhynchus zonatus 571
Campyloterus hemileucurus 782
Canavalia 130, 221, 640, 646
Canavalia maritima 221, 264, 265, 792
Candela (piper) 306
Candelillos (piper) 306
Cane 108
Cangrejo arbóreo 279
Cangrejo de manglar 279
Canidae 470
Canis latrans 409, 444, 470
Cannaceae 721
Canthidium centralis 735
Canthon cyanellus sallaei 653
Caña 69, 70, 108, 110
Caña agria 224
Caña brava 251
Caoba 248, 334
Caobilla 209, 248, 264
Caponotus 476
Caprimulgidae 601
Capparidaceae 668
Capparis 647
Capparis odoratissima 133
Capparis pittieri 141
Capsicum 111
Caracara plancus 572, 573
Carapa 651
Carapa guianensis 148, 154, 155, 209, 210
Carapa slateri 136, 141
Cardisoma crassum 189, 750
Cardisoma quahumi 742
Caretta caretta 365, 395
 Caribbean Conservation Corporation (CCC) 7
Carica 645
Carica papaya 98, 99, 154, 267, 268, 345, 361
Caricaceae 98, 267, 658
Cariniana 134, 272
Cariniana pyriformis 135
Carludovica palmata 227, 243
 Carne de ganado para exportación 78
Carñvoros 477
Carollia 307, 323, 447, 486
Carollia castanea 470
Carollia perspicillata 439, 447, 463, 470 471
Carollia subrufa 470
Carollinae 447
 Carpenter bee (*xylocopa gualanensis*) 791
 Carpintera (*lepidochelys olivacea*) 407
 Carpintero (*campephilus guatemalensis*) 569
 Carpintero pico de plata (*campephilus guatemalensis*) 569
 Carroll, C. R., 85, 703, 766
 Carr, A. F., 7
Caryedas brasiliensis 497
Caryobruchus buscki 187
Caryocar 134, 210, 226
Caryocar brasiliensis 690
Caryocar costaricense 135, 136, 192, 210
Caryocar nuciferum 210
Caryocaraceae (*caryocar costaricense*) 210, 669, 677
Caryophyllaceae 345
Cascabel 398
Casearia 298, 529, 614, 651, 668
Casearia arguta 129, 133
Casearia corymbosa 154, 210, 714, 722
Cassava (cf. *manihot*, *yuca*) 67, 11, 113, 118
Cassia 329, 640, 646, 733
Cassia biflora 212, 213, 214, 646, 697, 718
Cassia fistula 700
Cassia fruticosa 669
Cassia grandis 450
Cassia leptocarpa 213
Cassia obtusifolia 213
Cassia occidentalis 669
Cassipourea elliptica 141
Cassitha 299
Castilla elastica 130, 142, 155, 690
Castilleja 299
 Castillo Muñoz, R., 47
Catagramma bugaba 591
Catasetum 287, 292, 734
Catasetum maculatum 289, 647
Catasetum viridiflavum 293
Catasticta 298
Catasticta cerberus 668
Catasticta fisa 719
Catasticta teutilla 719
Catclaw 275
Cathartes burrovianus 572
Cathartes aura 409, 572
Cathartidae 518
Catharus frantzii 522
Catharus gracilirostris 522, 627, 628
Catocala 700
Catonephelle 667
Catonephelle nyctimus 234
Cattle egret (*bubulcus ibis*) 562, 570
Cattleya 293
Cattleya aurantiaca 289
Cattleya patinii 289
Cattleya skinneri 289
Catyrginis 668
Caucel (*felis wiedii*) 485
Caudatum 312
Caulote 249
Cautethia spuria 632, 645
Cautethia yucatanica 632
Cautethis spuria 658
Cavanillesia platanifolia 714
Cavendishia 604
Cavendishia smithii hoer 782
Caviomorpha 477
Cayaponia attenuata 214
Cayaponia racemosa 214
Cayman (*crocodilus*) 392
Cazadora (*vermivora peregrina*) 624
Cazadora amarilla (*dendroica petechia*) 587
Cazadora de Tennessee (*vermivora peregrina*) 624
Cazadorcita (*coereba flaveola*) 578, 587
Cebidae 472
Cebus capucinus 205, 331, 351, 441, 472
Cecropia 472, 286, 341, 463, 471, 537, 579, 614, 640, 644, 703, 704
Cecropia ants (*azteca*) 703
Cecropia obtusifolia 142, 659
Cecropia peltata 130, 649, 745
Cecropia polyphlebia 142, 236
Cedrela odorata 560
Ceiba 136, 502, 510, 639, 647
Ceiba acuminata 215
Ceiba pentandra (*ceiba*, *ceibo*) 136, 148, 155, 224, 216, 217, 471, 73, 770
Celaenorrhinus 666
Celaenorrhinus fritz-gaertneri 666
Celeste común 754
Celeus loricatus 600
Celtis 670
Cenizero 308
Cenozoico 13, 23, 31
Centris 328
Centris aethyctera 719, 720
Centris fuscata 719
Centris heithausii 720
 Centro Agronómico Tropical de Investigación (CATIE) 7
 Centro Científico Tropical (TSC) 7
 Centro de Ciencias Marinas 8
Centrolene geckoideum 393
Centrolenella 359
Centrolenella colymbiphyllum 394
Centrolenella fleischmanni 393, 394
Centrolenella valerioi 394
Centrolenidae 393
Centropogon 781
Centropogon talamancensis 604, 782
Centropogon valerii 604, 605, 782
Centrosema 640, 646, 733
Cephaelis 597, 744
Cephaloleia 637, 649, 721, 724
Cephaloleia consanguinea 722, 723, 724
Cephaloleia instabilis 722
Cephaloleia neglecta 722, 724

- Cephaloleia nigripicta 722
 Cephaloleia puncticollis 722, 724
 Cephaloleia vicina 722, 724
 Cerambycidae 642, 732
 Ceratitis 98, 114
 Ceratomia igualana 658
 Ceratophyllum 513
 Ceratopogonidae 642
 Ceratopus 712
 Ceryle torquata 576
 Cestrum 727
 Chacón, L. R., 5
 Chaetura 586
 Chalcidae (cf. hospederos específicos) 93, 751
 Chalcolepidius 732
 Chamaedorea 148, 342
 Chamaedorea exorrhiza 142
 Chamaepetes unicolor 236
 Chanco de monte 4, 485
 Chapman, J. A., 506
 Chapulín gigante (trepidacris cristata) 787
 Chapulín de raya amarilla (osmia flavolineata) 764
 Chapulín oro verde (drymophilacris bimaculata) 727
 Chara 299
 Charaxes 746
 Charaxinae 670
 Chaunochiton 134
 Chaunochiton kappleri 135, 155
 Chayote 111, 127
 Cheiripisa dorsata 724
 Chelidoptera tenebrosa 591, 599
 Cheliomyrmex 662
 Chelobasis 721, 723, 724
 Chelobasis bicolor 721, 722
 Chelobasis perplexa 253, 723, 724
 Chelonia 394, 395
 Chelonia agazzisii 365
 Chelonia depressa 395
 Chelonia mydas 365, 394, 395
 Chelydra serpentina 365
 Chelydridae 365
 Chemsak, J. A., 690
 Chenopodiaceae 345
 Cherenga 477
 Cherie, G. K., 4
 Chesnut-collared swift 586
 Chestnut-headed oropendola 625
 Chestnut-mandibled toucan 613
 Chicharra 738
 Chiclé tree 279
 Chiggers (eutrombicula) 736
 Chile muelo 239, 255
 Chiles (capsicum) 111
 Chinche (hemiptera) 329, 345, 747, 759
 Chinche de agua (limnocoris insularis) 747
 Chinche asesino (apiomerus pictipes) 696
 Chinche harinoso (pseudococcidae) 703
 Chiquizá (eulaema meriana) 733
 Chiquizá de montaña (bombus ephippiatus) 712
 Chiras 197, 200
 Chironectes 384
 Chironectes minimus 440
 Chiropterotreron 387
 Chiroxiphia linearis 574
 Chirravaca 281
 Chisa 503
 Chisbalas 379, 380, 384, 386, 400
 Choloepus hoffmani 449
 Chloranthaceae 298
 Chloroceryle aenea 575
 Chloroceryle amazona 576
 Chloroceryle americana 575
 Chloroceryle inda 575
 Chlorophanes spiza 270
 Chlorophora 581
 Chlorophora tinctoria 471, 644, 690
 Chloropidae 108
 Chlorospingus 536, 612
 Chlorospingus ophthalmicus 236
 Chlorospingus pileatus 236
 Chocolate (cf. cacao) 82
 Chocuaco (butorides virescens) 564, 576
 Choluta cinctus 224, 225
 Chomelia spinosa 129, 133, 197
 452, 693, 701
 Chondrorhyncha aromática 289
 Chordeiles minor 602
 Choreja 239
 Chorisia speciosa 690
 Chotacabras campestre (nyctidromus albicollis) 601
 Chrotopterus 513
 Chrotopterus auritus 446
 Chryptotis 440
 Chryptostylis 289
 Chrysemys 366
 Chrysidia madagascariensis 790
 Chrysobalanus icaco 137
 Chrysobothris 732
 Chrysochlamys 135
 Chrysomelidae 253, 329, 721
 Chrysomelinus 240
 Chrysophila albida 148
 Chrysophila 148
 Chunk-headed snake (imantodes cenchoa) 406, 407
 Chupadora (lasioglossum umbripenne) 746
 Churristate (ipomea pes-caprae) 264, 265
 Chusquea 146, 627
 Chusquea tonduzii 333, 334
 Cibotium 228
 Cicindelidae 695, 738
 Cinco negritos 269
 Cinta blanca 692
 Cirsium 612, 147, 604
 Cirsium subcoriaceum 713
 Cirujano (jacana spinosa) 595
 Cissus 646
 Cissus rhombifolia 444
 Citharexylum macradenium 145
 Citheronia 298
 Citrus 773, 785, 581, 765, 787
 Clarisia 204
 Clave para especies de oryzomys 49
 Clay-colored robin 621
 Clelia clelia 397
 Cleogonos 641
 Cleptoparasitos 761
 Cleptoparasitismo 590
 Clethraceae 297
 Climaciella brunnea 724-725
 Clima 35
 Climax 149, 215
 Clitocybe 300
 Clitoria arborescens 473
 Club mosses (lycopodium) 273
 Clusia 234, 597, 605
 Clusia alata 146, 148, 237
 Cnemidaria 228, 229, 230
 Cnemidophorus (cf. macroteiid lizards) 379, 380, 386, 398
 Cnemidophorus deppei 381, 382, 383
 Cnidoscopus urens 197, 693, 701
 Coatí 492
 Cóbano 248
 Coccidae 222
 Cochlearius cochlearius 576, 577
 Cochlidium 318
 Cochlospermaceae 217
 Cocinera 694
 Cockroach of the divine face (blaberus giganteus) 706
 Coco 86, 219
 Cocobola 232
 Cocobolo 232
 Cocochita 579
 Cocodrilos 366, 367
 Cocoloba caracasana 574, 703, 704
 Cocoloba floribunda 648
 Coconut 86
 Cocos nucifera (cf. alouatta palliata) 86, 137, 154, 219, 220, 221, 346
 Cocotero 86
 Cocytius 658
 Coen, F., 31
 Coendou mexicanum 441, 474, 475
 Coendou rothschildi 386
 Coenipita bi birix 245
 Coereba flaveola 578
 Coerebidae 270, 578
 Coffea arabica 87, 88, 89, 103, 104, 105
 Coffee 87
 Cojones de toro (polybia occidentalis, paper wasp) 774
 Cola de ratón (quichuana angustiventris) 781
 Colas de golondrina 667, 668
 Coleoptera 274
 Colibrí (cf. polinización por colibríes) 302, 605
 Colibrí garganta de fuego 604
 Colibrí thalassinus 604, 782
 Colipato verde (urania fulgens) 790
 Coloradillas 736
 Colwell, R. K., 781
 Colonia colonus 623
 Columba palumbus 619
 Columnea 782
 Collared peccary 510
 Collembola wasp (microstigmus comes) 753
 Colletidae 301, 328, 344
 Colletotrichum 81, 86
 Collins, C. T., 586
 Combretaceae 769
 Combretum 624, 625
 Combretum farinoso 769
 Comecomizuelo (pelidnota punctulata) 767
 Comején (masutitermes) 757
 Comemaíz (zonotrichia capensis) 628
 Common calico 743
 Common maidenhair 314
 Common tody-flycatcher 619
 Compositae 648, 667, 669, 670, 713, 727
 Conejo (sylvilagus floridanus) 506
 Congo 462
 CONICIT (Consejo Nacional de Investigación) 8, 24
 Coniophanes 421
 Conocarpus erecta 130, 133, 137, 276, 277
 Conophis lineatus 397, 398, 563

- Conopholis panamensis 299, 300
 Conopias parva 622
 Conostegia 146
 Conotrachelus 212
 Conservación de las Tortugas 367
 Contopus 623, 151, 264, 265, 299, 725
 Cooper, J., 120
 Copris lugubris 653
 Copturus montezumae 732
 Coragyps atratus
 Coral 38
 Coral (micrurus nigrocinctus) 411
 Cordia 384, 666, 670
 Cordia alba 646, 703, 704, 705
 Cordia alliodora 140, 142, 222, 223, 703
 Cordia curassavica 714
 Cordia inermis 697, 714
 Cordia panamensis 646
 Cordia pringlei 792
 Comaceae 297
 Comelius, S. E., 407
 Comizuelo (acacia) 767
 Comizuelo (megasoma elephas) 749
 Coronidia orithea 632
 Correlimo 567
 Correlimos occidental 568
 Corsiaceae 286
 Cortés 338
 Corteza (tabebuia ochracea) 388
 Corteza amarilla (tabebuia ochracea) 388
 Corydalis 634
 Corynaea 298
 Corytophanes cristatus 364, 415
 Cosmopolites sordidus 78
 Costa Rican dusky rice rat 497
 Costaceae 224, 671, 721
 Costus 609, 733, 766
 Costus comosus 651
 Costus laevis 224, 225
 Costus malhortieanus 225
 Costus pulverulentus 225
 Costus villosissimus 651
 Costus woodsonii 225
 Cotton tree 217
 Cottontail rabbit 506
 Couratari 134, 272
 Coyol 186
 Coyote (canis latrans) 44, 470
 Cracidae 518, 581
 Cranichis 287
 Crataeva tapia 136
 Crax rubra 515, 580, 581
 Cream owl butterfly (Caligo memnon) 715
 Creeping water bug (limnocoris insularis) 747
 Crematogaster 196, 244, 278, 395, 508, 552, 694, 70, 723, 777
 Crematogaster brevispinosa 705
 Crematogaster limata palans 263
 Crematosperma 134, 622
 Crepidophryne epioticus 357
 Crescentia 471, 486
 Crescentia alata 128, 198, 225, 226, 243, 309, 443, 450
 Crescentia cujete 225
 Crinum erubescens 189, 642, 650
 Criptógamas vasculares (cf. pteridofitas) 314
 Crisomélidos hispinos 722
 Crocodylus acutus 365, 367, 368
 Crotalaria 640
 Crotalaria incana 725
 Crotalaria pumila 725
 Crotalaria retusa 792
 Crotalidae 388, 398
 Crotalus durissus 398
 Croton 129, 133, 145
 Croton schiedeianus 142
 Crotophaga ani 581, 582
 Crotophaga major 581
 Crotophaga sulcirostris 581, 582
 Cruciferae 668
 Crump, M. L., 401
 Crythorhynchinae 274, 290
 Cryptorhynchus 98
 Crypturellus boucardi 583, 584
 Crypturellus cinnamomeus 583, 584
 Crypturellus soui 543
 Crysoalanaceae 153
 Crysolmelidae 637
 Cryosophila albida 227
 Cryosophila guagara 136, 227, 228, 753
 Ctenosaura 384, 386
 Ctenosaura similis 309, 364, 399, 563
 Ctenosaur 399
 Ctenuchidae 632
 Cuaca (cochlearius cochlearius) 576
 Cua jipalo 392
 Cuatro filos (cydista diversifolia) 231
 Cuba 790
 Cucaracha (blaberus giganteus) 706
 Cucurbitaceae 193, 214, 646, 744
 Cucurbita 792, 793, 808
 Cuiejo (nyctidromus albicollis) 601, 609
 Culantro cimarrón (hypericum) 259
 Culcita 228, 229
 Culcita conifolia 229
 Culebra gusano (cf. leptotyphlops) 411
 Culebra del mar (pelamis platurus) 416
 Culex 741
 Culex nigripalpus 741
 Culex quinquefasciatus 741
 Culicoides 642, 650, 725, 726
 Culicoides furens 726
 Culo de vaca (trigona fulviventris) 785
 Cuniculus paca 439
 Cuphea 782
 Curatella americana 128, 205, 221
 Curculionidae 327, 329, 713, 732
 Curculiónidos 351
 Curcubitaceae 667
 Cuscutaceae 299
 Cusuco (dasybus novemcinctus) 479
 Cuvieronius 25
 Cuyeo (nyctidromus albicollis) 601
 Cyanocompsa cyanoides 224
 Cyanocorax 584
 Cyanocorax morio 584
 Cyathea 229, 315, 318
 Cyathea multiflora 229
 Cyathea holdridgeana 229, 230
 Cyatheaaceae 228
 Cycads 352
 Cycadaceae 352
 Cyclanthus bipartatus 721
 Cyclocephala 337
 Cyclopes didactylus 449, 475, 476, 509
 Cycnoches 303, 305, 306, 742
 Cydista aequinoctialis 247
 Cydista diversifolia 231, 232
 Cydista heterophylla 720
 Cylopsis 671
 Cymbilaimus lineatus 557, 618
 Cynodon nlemfuensis 259
 Cynomoriaceae 298
 Cyperaceae 669
 Cyperaceae 345
 Cypseloides 586
 Cypseloides cherriei 586
 Cypseloides cryptus 586
 Cypseloides rutilus 586
 Cypseloidinae 586
 Dacnis cayana 270
 Dacrydium taxoides 295
 Dalbergia retusa 232, 646, 720, 792
 Dalechampia 231, 743
 Dalechampia dioscoreifolia 233
 Dalechampia friedrichsthaii 233
 Dalechampia heteromorpha 233, 743
 Dalechampia scandens 233, 234, 743
 Dalechampia spathulata 233
 Dalechampia vilgifolia 233, 743
 Daly, H. V., 791
 Danaidae 668
 Danaus plexippus 638
 Danta (tapirus bairdii) 451, 509
 Danto (tapirus bairdii) 451, 509
 Daphnopsis americana 145
 Dasyprocta 351
 Dasyprocta punctata 258, 440, 447
 Dasybus novemcinctus 429
 Davilla kunthii 151
 De Abate, J., 8
 Deamia testudo 309
 Defoliadores 650
 Deinocerites 742
 Delias 298
 Delonix regia 765, 769
 Deltochilum lobipes 653
 Dendrobates 417, 433
 Dendrobates auratus 359, 361, 401
 Dendrobates granuliferus 401, 402
 Dendrobates pumilio 359, 361, 401, 402
 Dendrobatidae 401
 Dendrocincla merula 558
 Dendrocolaptidae 519
 Dendrocygna autumnalis 565
 Dendroica petechia 587
 Dendropanax arboreus 141, 146
 Dendropanax gonotopodus 146
 Dendrophidion 421
 Dendrophthora 296
 Dendrophthora ambigua 297
 Dendrophthora costaricensis 297, 719
 Dendrophthora squamigera 297
 Dennstaedtia 316
 Dermochelys 394, 395
 Dermochelys coriacea 365
 Dermophis mexicanus 404, 405, 406
 Dermophis parviceps 404, 405
 Desmodium 686
 Desmodus rotundus 439, 446, 448, 480
 DeVries, P. J., 352, 666, 715, 719, 736, 743, 744, 745, 754, 765, 768
 Diabrotica balteata 93
 Diabrotica 97, 93
 Diabrotica viridula 81, 93
 Diaemus youngii 447
 Diallyanthera otoba 141
 Dialictus 746
 Diatraea 93, 108, 109, 108
 Diatraea guatemalensis 108
 Diatraea lineolata 93
 Diatraea tabemella 108

- Diaphania* 194
Dicaeidae 297
Diceratherium 24, 26
Dichaea 293
Dichaea muricata 294
Dichotomius carolinus 498, 653, 726, 727
Dichotomius coloniun 653
Dichotomius centralis 653
Dichotomius yucatanus 653, 735
Dicksoniaceae 228, 320, 336
Dicksonia 228, 229, 230, 315
Didelphis 386, 429
Didelphis marsupialis 429, 440, 482
Didelphis virginiana 440, 482
Didymopanax 622
Didymopanax pittieri 146, 235, 236, 237
Dieffenbachia 237
Dieffenbachia longispatha 238
Digitaria decumbens 259
Diglossa plumbea 604
Dilleniaceae 151, 205, 648
Dios-te-dé (ramphastos swainsonii) 613
Diphasiastrum 275, 318, 319
Diphylla ecaudata 447
Diplanthera 513
Diplazium 319
Diploglossus monotropis 364
Dipodomys 489
Dipsas 412
Diptera 313
Dipteryx 154, 493
Dipteryx panamensis 139, 141, 463, 645, 646
Dirphia 638
Dispersores de semillas 451
Distribución 521
Distribución altitudinal de aves (cf. lista de especies de aves) 470, 549
Dixon, J. R., 392
Dolichoderinae 703
Dominancia y diversidad 155
Dormitator latifrons 578
Dracula 292
Drosophilas 306
Drosophila 394
Drymarchon corais 403
Drymophilacris bimaculata 727, 728
Drymophilacris monterverdensis 727
Drymophilacris nebulicola 727
Drymys winteri 239
Dryocopus lineatus 569
Dumb cane 237
Dung beetle 726
Duranta repens 693
Dussia macrophyllata 141, 147
Dynamine 233, 234
Dynastinae 634, 668
Dynastor darius 199
Dysdaemonia 638
Dysdercus 217, 639
Dysithamnus puncticeps 521
Dytiscidae 634
Eacles imperialis decoris 638
Ebenaceae 648
Ecdisonas 313
Eciton 442, 508, 639
Eciton burchelli 453, 729, 730, 731, 751
Eciton burchelli foreli 622
Eciton burchelli parvispinum 622
Eciton hamatum 730
Ecitoninae 662
Ecológia comunal 152
Ectatomma 652, 694, 744
Ectatomma nudum 196, 225, 651, 765, 789
Ectatomma tuberculatum 196, 225, 651
Ectoecephala tripunctata 108
Ectophylla alba 447
Edrentata 449
Edwards, E. P., 601
Egretta thula 562
Ehretiaceae 222
Eichhornia azurea 239, 240
Eichhornia crassipes 239, 240, 513, 521
Eichhornia costaricana 239
Eichhornia heterosperma 239
Eira barbara 444, 478, 483
Eisenberg, J. F., 465
Elaeis guineensis 75
Elaenia flavogaster 597
Elaeocarpaceae 486
Elanoides 589
Elaphoglossum 242, 258, 331, 335, 336 315, 319, 320
Eleutherodactylus 356, 359, 360, 372, 375, 376, 421, 437
Eleutherodactylus bransfordii 403, 404
Eleutherodactylus diastema 404
Eleutherodactylus podiciferus 404
Elleanthus 293, 294
Elodea 513
Elythranthe albida 297
Emballonuridae 445
Emberizoides herbicola 522, 530
Emydidae 365, 367
Empidonax 618
Empoasca 81
Enallagma batifolia 651
Encephalartos caffer 353
Enchenopa binotata 789
Enchophora sanguinea 599
Encino 321
Encyclia cordigera 243, 291, 646
Endemicorizas 343
Endogonaceae 345
Enfermedad negra 84
Enfermedad de Panamá 77, 253
Enfermedad de sigatoka 78
Engelhardia 191
Enterolobium cyclocarpum 129, 133, 244, 245, 308, 450, 451, 490, 510, 511, 648, 770 771, 788
Enterolobium schomburgkii 245
Enterolobium timbouva 690
Entylia bactriana 789
Enulius flavitorques 411
Enyo 633, 657
Enyo gorgon 645
Epidendrum 291, 667
Epidendrum difforme 291
Epidendrum exasperatum 286
Epidendrum falcatum 291
Epidendrum radicans
Epidendrum misserimum 291
Epidendrum ibaguense
Epidendrum paniculatum 291
Epidendrum pseudepidendrum 291
Epidendrum radicans 290
Epidendrum stamfordianum 716
Epifitas 149
Epiphile 667
Epiphyllum 658
Equisetum bogotense 315
Equisetum giganteum 315
Equus 24
Equus fraternus 450
Erebinae 700
Erebus odora 700
Erechtites hieracifolia 142, 158
Eremotherium rusconi 24
Erethizon dorsatum 474
Erethizontidae (cf. puercospin) 474
Eretmochelys 394
Eretmochelys imbricata 365
Ergaticus 628
Ericaceae 3
Ericacia 538
Erinnyis 633
Erinnyis ello 657
Erinnyis yucatanana 657
Eriophora 760
Eriosorus 318, 319
Ermitaño colilaro (phaethornis superciliosus) 608
Ernst, C. H., 421, 422
Erwinia carotovora 106
Erysiphe 81, 97, 98
Erythrina 90, 268, 279, 624
Erythrina cochleata 142
Erythrina lanceolata 136
Erythrina leonotis 578
Erythrina poeppigiana 625
Erythrobalanus 321
Erythrodes 287
Erythrolamprus 412
Erythroxilon havanense 133, 693
Escarabajito de guarumo (scolytodes atratus panamensis) 783
Escarabajo (= coleoptera) (cf. polinización por escarabajos) 274
Escarabajo pulga (cf. chrysomelidae) 303, 329
Eschweilera 271, 272
Escíncela (cf. scincidae) 351
Escíncela parda (sphenomorphus cherriei) 427
Escoba de bruja 84
Escoltido 278, 783
Esfinge (cf. sphingidae) 329, 632, 633, 778
Espatulilla común (todiostrostrum cinereum) 619
Espavé (anacardium excelsum) 192
Espavel (anacardium excelsum) 192
Esperanza (orophus conspersus) 763
Espiguero variable (sporophila aurita) 615
Estación seca 35, 45
Estacionalidad 35, 45
Estacionalidad en la entomofauna costarricense 635
Estranguladores (cf. epifitas, ficus) 256, 384, 443
Estratificación 149
Estucurú (otus choliba) 603
Eucalyptus 624
Euchroma gigantea 599, 732
Eucometis penicillata 558
Eucroma (euchroma gigantea) 732
Eueides aliphera 303
Eufriesia (cf. euplusia) 289, 646, 734
Eugenes 298, 604, 605, 782
Eugenes fulgens 631, 713, 782
Eugenia salamensis 129, 133
Euglossa 208, 289, 328, 581, 646, 651, 734
Euglossa hemichlora 651
Euglossa imperialis 224

- Euglossa tridentata* 651
 Euglossinae 733
Euglossina 645, 647
Euglossini 289, 733
Eulaema 197, 208, 213, 646, 734
Eulaema bombiformis 734
Eulaema cingulata 208, 289
Eulaema meriana 651, 733, 734
Eulaema seabrai 734
Eulaema tropica 647
Eulepidotis 633
Eulepte 226
Eulissus chalybaeus 735
 Eulophidae 723
Eurmaeus minyas 353, 667
Eumomota superciliosa 588
Eumorphia 657
Eunica 667
Eunica monima 639
Eupatorium 719, 766, 791
Eupatorium sexangulare 236
Euphonia 270
Euphorbia schlehtendalii 130, 132
 Euphorbiaceae 233, 254, 297, 298
 559, 648, 658, 670, 671, 743, 790
Euplusia (cf. *eufriesia*) 208, 224, 646, 734
Euptoita hegesia 302
Euptychia hermes 736
Eupyrhnglossum 658
Eupyrhnglossum sagra 645, 693
Eurema diara 199, 270, 636, 666
 Eurypygidae 518
Eurystemus 653
Eurytides 47, 324, 639, 668
Eurytides epidaus 666
 Eurythroxlaceae 670
Eurytoma 247, 263
Euterpe 156
Euterpe macrospadix 148
Eutrombicula 736
Eutrombicula alfreddugesi 737
Eutrombicula batatas 737
Eutrombicula goeldii 737
Euxesta 225
Exaerete 734, 742
Exaerete smaragdina 208
Exocarpus bidwillii 296
Eyelash viper (bothrops *schlegelii*) 388
 Fabaceae 153, 233
 Fagaceae 297, 298, 32, 321, 328, 644, 670
Fagus 18
 Fallas, B. F., 783
 False evergreen needle bush (cf. *jacquinia pungens*) 268
 False vampire bat (*vampyrum spectrum*) 513
 Familia de mariposas de Costa Rica 668
 Fan palm 227
 Fanerozoico 13
Faramea 614, 622
Faramea occidentalis 421
Faramea suerrensii 141
 Fásmidos 718
 Fauna fósil invertebrados 17, 31
 Fauna fósil vertebrados 17, 31
 Fauna de mamíferos 440
Feea diversifolia 316
Felis concolor 50, 444, 484, 497
Felis onca 484
Felis pardalis 485
Felis wiedii 475, 484, 485
Felis yaguaroundi 478
 Fenología de plantas (cf. los registros de especies de plantas) 152
 Fer-de-lance 388
 Fem 314
 Fernández, M., 3
 Fernández, S., 2
Ficus (cf. higo) 129, 154, 256, 268, 321, 384, 443, 444, 447, 452, 464, 466, 470, 473, 483, 493, 496, 498, 511, 614, 622, 644, 640, 651, 637, 648, 709, 710, 745, 755
Ficus carica 700
Ficus crassiuscula 145
Ficus glabrata 142, 154, 462, 470
Ficus ovalis 471, 560, 712
Ficus tonduzii 142
Ficus tuerckheimii 145
Fidicina mannifera 738, 739
 Fiery-throated hummingbird 604
 Fig wasp (agaonidae) 709, 717
Filicium acidum 311
Fincas pequeñas 70, 86, 88, 91, 104, 107
 Fisher, E. M., 769
 Fishing bulldog bat 494
 Fitch, H. S., 399, 427
 Fitzpatrick, J. W., 622
 Flacourtiaceae 211, 298, 648, 668, 714
 Fleming, T. H., 470, 488, 489
 Flint-billed woodpecker (*campephilus guatemalensis*) 569
 Flora costaricensis 120
 Flora de Costa Rica 120
 Floras fósiles 17, 18
Floresomys guanajuatoensis 24
 Florida caerulea 562
Floisuga mellivora 253
Fomes 690
 Foraminifera 21, 22
 Formaciones geológicas 19, 31
 Forma de la copa 149
 Formicidae 662, 743, 770
 Forrajeo 364
 Fósiles 17, 31
 Foster, M. S., 424, 574
Frangipani sphinx (cf. *pseudosphynox tetrico*, oruga falso-coral) 778
 Frankie, G. W., 692, 716, 719, 791
 Frantzius, A. Von, 3
 Freese, C. H., 172, 480
Fregata andrewsi 589
Fregata ariel 589
Fregata magnificens 409, 590, 605
Fregea amabilis 289
 Frijol negro 70, 80
 Frijoles negros 70, 80
 Fringillidae 519, 527
 Fruta de mono 310
 Fruta dorada 349
 Frutas cítricas 85
Fuchsia 604
Fulgora latemaria 258, 634, 739
 Fulgoridae 740
Fulviventris 530, 651
 Fumariaceae 345
Fungus melitensis 298
 Fumariidae 612
Fusarium 77, 96
Gaiadendron 296, 297, 298, 604
Gaiadendron poasense 152
Galbula dea 591
Galbula galbula 590
Galbula ruficauda 590, 591, 598, 617
 Galliformes 518
 Gallina de monte (*crypturellus cinnamomeus*) 583
 Gallinitas 247
 Gallito 246
 Gallito de agua (*jacana spinosa*) 595
 Gallito azul (*megaloprepus, mecistogaster*) 748
 Gambas (de árboles) 147
 Ganado 68, 69, 74, 78
 Ganado brahma 442
Garcia nutans 133, 149
Garcilla boyera (*bubulcus ibis*) 562
 Gardner, A. L., 482
 Garrapatero de pico estriado 581
 Garrobo (*basiliscus basiliscus*) 384, 399
 Garza (*bubulcus ibis*) 562, 576
 Garza blanca 562
 Garza nocturna 576
 Garzeta verde (*butorides virescens*) 564
 Gaudy leaf frog 379
 Gaulín 190, 191
 Gaultheria 604
 Gavilán (cf. rapaz) 304
 Gavilán chapulinerero (*buteo magnirostris*) 563
 Gavilán gris 563
 Gavilán pollero 563, 571
 Gekkonidae 364
 Gesneriáceas 538
 Genipa 693
Genipa americana 444, 452, 640, 693, 745, 792
 Gentry, A. H., 338
Gecarcinus quadratus 409
 Geochelone 25
 Geología, 13, 31, 60, 67
 a) rocas plutónicas del cretáceo y el terciario 54
 b) rocas volcánicas y sedimentarias del mesozoico (jurásico y cretáceo) 47
 c) rocas volcánicas y sedimentarios del terciario 49, 53, 54
 d) rocas volcánicas y sedimentos del cuaternario 67, 70
 Geología y estratigrafía; historia Tectónica; 13, 17, 29, 33, 59, 75
 Geometridae 329
 Geomyidae 109
Geonoma congesta 141, 157
 Geophis 412
 Geosiridaceae 286
Geothlypis chiriquensis 541
Geotrygon montana 592
 Gesneriaceae 149, 782
 Giant cockroach 706
 Giant drummer 706
 Giant metallic ceiba borer 732
 Giant red-winged grasshopper 787
 Giant swallowtail 765
 Giant toad 362, 363, 390, 410
 Giant tropical ant (cf. *paraponera clavata*, bala) 762
 Gigaspora 345, 347
 Gladstone, D. E., 562, 570
 Glander, K. E., 462
Glaziella aurantiaca 345
Gleichenia 242, 315, 316
Gliricidia sepium 243, 248, 462, 646, 470
 718, 719, 792
Gloeosporium mangifera 98
 Gliomus 345

- Glomus mosseae* 347
Glomus pulvinatus 347
Glossophaga 225, 257, 440, 487
Glossophaga soricina 307, 447, 455, 486, 494, 486, 487
 Glossophagine 486
Glossostoma aterimum 357
Glossotherium tropicorum 25
 Glyptodontidae 25
Glyptodon 25, 29
Gnetum 151, 167
 Godman, F. D., 3
Goethalsia meiantha 141
Golden orb-spider 759
Golondrina (cypseloides rutilus) 586, 594
Golondrina de cuello blanco 586
 Gómara, F. L. de, 1
 Gómez, L. D., 1, 7, 295, 314
 Gomphothere 25
 Gonfotéridos 450
Gongilidios 701, 709
Gongolona (crypturellus cinnamomeus) 583
Gongolona pizarra 583
Gongolona serrana 583
Gongora 734
Goniopsis pulchra 279
Gonogylophora 701, 709
Goodyera 287
 Gorgojo de cenízero 751
 Gorrion (phaeaethornis superciliosus) 608, 628
 Gorrion de montaña (galbula ruficauda) 590
Gossypium 93, 94, 216
Gossypium arboreum 94
Gossypium barbadense 93
Gossypium herbaceum 93
Gossypium hirsutum 94
Gossypium peruvianum 94
Govenia 287
Grallaria fuliventris 528
Grallaria perspicillatus 526
 Gramineae 251, 259, 333, 669, 670, 671, 736
Grammatophyllum speciosum 286
Grammitis 315, 318
Granadera (crax rubra) 580
Granadilla del monte 301
 Grass nymph 736
 Great-tailed grackle 712
 Green heron 564
 Green kingfisher 575
 Green rove beetle 735
 Green turtle 394
 Green urania 790
 Greene, H. W., 385
 Green-and-gold solanum grasshopper 727
Grias fendleri 163, 155
 Groove-billed ani 581
 Guaba 262
 Guácimo 249
 Guácimo macho 273
 Guácimo molenillo (luehea candida) 272
 Guaco (herpetotheres cachinnans) 593
 Guagara 227
Guaiacum sanctum 133
Guajiniquil (inga) 262
Guanacaste 244
 Guanacaste stick insect 718
 Guanacastillo
Guanajuatomys 24, 26, 27, 40, 42, 43
Guapinol (hymenaea courbaril) 256
 Guarda camino 397
 Guardafiesta (liomys salvini) 489
 Guarea 249
Guarea tuisana 145
Guarea rhopalocarpa 141, 248
Guatteria consanguinea 145, 146
Guatusa (dasyprocta punctata) 477
 Guayaba de mico 310
 Guayabo de monte 339
 Guayacán 133, 149, 338
Guayaquila compressa 789
Guamil colorado (sickingia maxonii) 326
Guazuma 581, 788
Guazuma ulmifolia 129, 130, 133, 249, 250, 251, 450, 496, 510, 511, 655, 640, 690, 718, 755
Guettarda poasana 236
 Guineo (sapranthus palanga) 323
Gumbo limbo (bursera simaruba) 204
Gurania 193, 194, 646, 667, 744
Gurania costaricense 193
Gurania leyvana 193, 194
Guzmania 202
Gymnocichla nudiceps 558
Gymnocladus dioica 700
Gymnophiona 404
Gymnopis multiplicata 405, 406
Gymnophithis bicolor 558
Gymnopis 405
Gynerium sagittatum 251, 252
Habenaria 287, 288, 290
Habenaria lankestiri 291
 Haber, W. A., 329, 657, 692, 716
Habia atrimaxillaris 558
Habia fuscicauda 558
 Hackforth-Jones, J., 399
Haemagogus 741, 742
Haemagogus chalcospilans 742
Haemagogus equinus 742
Haemagogus iridicolor 742
Haemagogus janthinomys 742
Haematoxylon brasiletto 130
 Hairstreak butterfly 671
Halactophryne 356, 372
 Halictidae 266, 641, 746
Halophila 513, 521
Hamadryas 233, 234, 249, 250, 667, 675
Hamadryas amphinome 233
Hamadryas arethusa 233
Hamadryas februa 233, 743
Hamadryas glaucome 233
Hamelia 538, 668, 744
Hamelia patens 666, 782
 Hanging fly 705
 Hansen, M., 67, 82, 97
 Hardy, A. R., 767
 Harlequin beetle 690
Harpacticus pulex 513
 Hartshorn, G. S., 119, 334, 341, 342, 349
 Harvey, D. J., 661
 Heaney, L. R., 503
 Hecale (heliconius) 744
 Heisler, I. L., 761
Hedychium 633
Heisteria 296
Heisteria longipes 131
 Heithaus, R., 712
Helecho 149, 242, 314
Helecho alambre 311
Helechón 311
Helechos arborescentes 228
Heliconia 254, 445, 538, 597, 598, 609, 716, 721, 722, 741, 781
Heliconia difficilis 722
Heliconia imbricata 253, 650, 722, 723
Heliconia lankesteri 252
Heliconia latispatha 252, 253, 254, 650, 651, 722
Heliconia pogonantha 609
Heliconia tortuosa 722
Heliconia wagneriana 253
Heliconiine butterfly (cf. heliconius) 193, 194, 667, 668
 Heliconiaceae (cf. heliconia) 252, 669
 Heliconinae 637
Heliconius 193, 194, 667, 668, 670, 751
Heliconius cydno 303
Heliconius hecale 303, 744
Heliconius hecalesia 744
Heliconius hewitsoni 667, 668
Helicopter damselfly 748
Helictes guazumaefolia 765
Helicarpus appendiculatus 142
Helicarpus popayensis 146
Heliodoxa jacula 253
Heliothis zea 93, 109
Helitropium 668
 Helodermatidae 363, 379
Helosis cayennensis 298
Hemileia vastatrix 89, 195
 Hemionitis 318
 Hemiparasitismo 295
 Hemiptera 329, 747, 759
Henicorhina leucophrys 522
 Herbario Nacional 20, 136
 Herbívoros del pleistoceno 23, 25, 440
 Hemandiaceae 668
 Hemandia 136
Hemandia didymantha 136, 141
Herenandia stenura 142
Herpetotheres cachinnans 593
 Hesperheide, H. A., 693, 732
 Hesperidas 645
 Hesperidae 666, 671, 672
Heterogeomys 109, 125
Heteromys 489, 490, 498, 506
Heteromys desmarestianus 101, 305, 351, 441, 443, 449, 488, 496
Heteropterys 205
Heterospilus microstigma 754
Hibiscus 579
Hibiscus tiliaceus 46, 130, 137, 221, 651
 Hierba de San Juan 259
Hieronyma poasana 145, 146
 Higos (cf. ficus) 712, 720
Hidalgoa temata 247
 Hinojo 307
 Hippocastanaceae 297
 Hippocrateaceae 151, 167
Hippomane mancinella 130
 Hiraea 421
 Hirundinidae 519
 Hispid cotton rat 504
Histiopteris 312, 319
Historius 667
Historius acheronta 745
Historius odius 650, 745
Histicomorfos 477
 Hoffmann, C., 3, 120
 Hogue, C. L., 699, 725, 736, 739, 741
 Hoja de estrella 307
 Hoja de sal 206
 Hojas 149
 Holdridge, L. R., 7, 120, 121

- Holoparásitas 295
 Homoptera 313, 738, 787
 Hongos micorrizicos arbusco-vesiculares 343
Hoplomys gymnurus 101, 206, 351, 498
 Hormiga arriera (*eciton burchelli*) 508, 662
 Hormiga azteca (*azteca*) 703
 Hormiga blanca (*nasutitermes*) 757
 Hormiga cortadora 508
 Hormiga león (*myrmeleon*) 755
 Hormiguero (*tamandua mexicana*) 449, 507, 557, 558
Houletia 734
 Howden, H. F., 726, 749
 Howe, H. F., 613
 Howell, D. J., 486
 Howler monkey 462
 Howling monkey 462
 Huberodendron 134
 Huberodendron patinoi 135, 147
 Huertos caseros 111
 Huevos de caballo 331
 Humiriaceae 342
 Hummingbird flower mite 781
 Hunter, R. J., 7
 Hunt, J. H., 627
Huperzia 275, 318, 319
Hura crepitans 275, 318, 319, 130, 142, 148, 154, 254, 559
Hura polyandera 254
Hybanthus prunifolius 421
Hydnora 299
 Hydnoraceae 299
Hydrangea peruviana 146
Hydrilla 418, 513
Hydrophasianus chirurgus 597
 Hydrophilidae 634
Hyla 358, 361, 389
Hyla crepitans 419
Hyla boulengeri 406
Hyla colymba 357
Hyla rufitela 362
Hylesia lineata 212, 248, 251, 258, 633, 638
 Hylidae 379, 406
Hylocereus 256, 645, 653, 658, 666
Hylocereus costaricensis 255, 309, 658, 666
Hylocereus undatus 255
Hyloctistes subulatus 557
Hylophilus 530, 536
Hylophilus ochoraceiceps 557
Hylophylax naevioideus 558
 Hymenaea 785
 Hymenaea courbaril 129, 133, 256, 257, 268, 440, 443, 450, 486, 498, 511, 634, 636, 637, 639, 651, 740
 Hymenocallis 558
 Hymenocallis caribaea 189
 Hymenobolium pulcherrimum 153
 Hymenophyllum 318, 334
 Hymenoptera 313, 329
Hypanthidium mexicanum 234
Hyparrhenia rufa 128, 144, 259
 Hypericaceae 146, 713, 721
Hypericum 146, 349
Hypericum caracasenum 259, 261
Hypericum irazuense 259, 261, 713
Hypericum strictum 261
Hypolepis 143, 312
Hypothyris euclea 751
Hypsipyla 336
Hypsipyla ferrealis 210
Hyraotherium 478
 Ichneumonidae (cf. insectos parásitos) 634, 751, 770
 Icteridae 612, 621, 625, 629, 633
 Ictéridos 525
Icterus chrysater 525
Iguana iguana 364, 384, 386, 399
Iguanura geonomaeformis 351
 IICA (Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas) 8
Imantodes cenchoa 406, 407
 Indigo 403
 Indigofera 718
 Indigofera suffruticosa 725
 Indio desnudo (cf. *bursera simaruba*) 204, 220
Indiocerus 98
Inga (cf. *guaba*, *guajiniquil*, *paterno*) 262, 263, 264, 486, 624, 645, 651, 719, 727, 787, 795
Inga brencsi 262, 263, 264
Inga coruscans 148
Inga densiflora 142, 262, 264
Inga longispica 262
Inga mortoniana 262, 263, 264
Inga oerstediana 142, 262, 263, 264
Inga punctata 262, 263, 264
Inga quaternata 262
Inga ruiziana 263
Inga sapindoides 263
Inga thibaudiana 141
Inga vera 262, 691, 792
 Insectos (cf. insectos dañinos, insectos parásitos) 631
 Insectos carnívoros 651
 Instituto Físico Geográfico 4
 International Balsa Corporation 285
 Introducción 439, 515, 631
 Invertebrados fósiles 21, 23, 39
Ipomoea 265, 640, 645, 646, 792
Ipomoea batatas 111
Ipomoea carnea 725
Ipomoea digitata 511
Ipomoea pes-caprae 130, 146, 221
Ipomoea tiliacea 265
Ipomoea trifida 265, 266, 632, 645
Iriartea gigantea 135, 141, 148, 350
 Iridoprocne 594
Iridoprocne albilinea 594
Iridoprocne bicolor 594
Iryanthera 134
Isariopsis griseola 81
 Isla del Caño (Parque Nacional de Corcovado) 650, 734
 Isla del Coco 189, 205, 221, 237, 650
 Isoetes 317
Isognathus 657
Isognathus rimosus 779
Ithomia pellucida 751
 Ithomiidae 668
 Ithomiidae 329, 750
 Ithomiinae 329, 750
Jabillo 254, 569, 577
Jacamar de cola café (*galbula ruficauda*) 590
Jacamerops aurea 590
Jacana centroamericana (*jacana spinosa*) 426, 595
Jacana cola de faisán 597
Jacana jacana 596
Jacana spinosa 426, 595
Jacaratia costaricensis 148
Jacaratia dolichaula 267
Jacinto de agua 239
 Jackson, M. T., 104
Jacquinia 153
Jacquinia pungens 129, 133, 145, 149, 153, 169, 197
 268, 269, 270
Jaguar (*felis onca*) 484
Jalapa (*cydista diversifolia*) 231
 Jamaican fruit bat 463
Jamesonia 318, 319
 Janzen, D. H., 186, 211, 212, 214, 222, 225, 243, 244, 247, 249, 256, 265, 268, 280, 283, 308, 323, 325, 326, 333, 439, 470, 474, 463, 495, 509, 558, 560, 563, 582, 631, 699, 708, 733, 735, 739, 752, 766, 767, 776, 778
 Janos, D. P., 343
Jaragua (*hyparrhenia rufa*) 259
Jaúl (*alnus acuminata*) 191
 Jenni, D. A., 595
 Jesus Christ lizard 384
Jícara (*crecencia alata*) 225, 271
Jicote (*rhinoclemmys annulata*) 421, 422
Jicotea (*rhinoclemmys annulata*) 421
 Jiménez, O., 5
Jiñocuave (*bursera simaruba*) 204
 Johnson, L. K., 696, 713, 785
Juanpalo (*calynda bicuspis*) 718
Jucó (*trema micrantha*) 341
 Juglandaceae (*alfarosa costaricensis*) 190
Juglans 18, 190
Juglans boliviana 190
Julío (*monasa morphoeus*) 598
 Juncaceae 345
Junco vulcani 522
Kalobittacus 705, 706
Kapok tree (*ceiba pentandra*) 215, 216
Karwinskia calderoni 471
 Kaufmann, J. H., 492
 Kennedy, H., 206
 Kinosternidae 365
Kinostemon 367
Kinostemon angustipons 367
Kinostemon escorpioides 426
Kinostemon leucostomum 367
 Koford, C. B., 484, 485
 Koptur, S., 262
Krameria 295
krameriaceae 295, 296, 299
 LaBastille, A., 610
Labidus 508, 639, 790
Lacmellea panamensis 148
Laelia 288
Laelia rubescens 141, 244, 309
Lagartijas (*norops*, *anole*, *anolis*) 413
Lagartijas anolis (cf. *anolis*) 413
Lagartijas espinosa (*sceloporus malachiticus*) 426
Lagarto 392
Lagomorpha 507
Laguncularia racemosa 130, 133, 146, 276, 277
Lampropeltis 412
 Lancaster, D.A., 583
 Land turtle 421
Langsdorffia hypogaea 298
Lantana (*lantana camara*) 269, 646, 693, 744
Lantana camara 247, 270, 646, 666, 668, 669, 765, 769
Lantana trifolia 270
Lantern fly 739
Lapa (*ara macao*) 558

- Large forest-floor millipede 761
 Lantermaria 740
 Lasioglossum umbripenne 746
 Lasiurus 446
 Laughing falcon 593
 Lauraceae 145, 146, 295, 297, 299, 648, 668, 671
 Lauracear 650
 Laurel (cordia alliodora) 140
 Lawton M. F., 584
 Lawton, R., 235
 Leaf-cutting ants 701
 Lechera (papilio crespfontes) 765
 Lecythis 155, 646
 Lecythis costaricensis 148, 271, 272, 645, 646, 733
 Lecythis minor 271
 Lecythis zabucajo 271
 Lecythidaceae 155, 271, 671
 Legumbres, lista de cotejo para Costa Rica, 111, 113, 127, 129
 Leguminosae 247, 262, 280, 283, 297, 298, 303, 304, 308, 325
 Leguminosas 668, 670, 671
 Leimadophis 361, 412
 Leimadophis epinephalus 363
 Leiopisma 427, 428
 Leiphaimos 152
 Leishmaniosis 726
 Leistes militaris 556
 Leiva, E., 5
 Leks 667
 LeLacheur, W., 2
 Lemaireocereus aragonii 133
 Lengua de vaca (polistes) 772
 Lennoa caerulea 299
 Lennoaceae 299
 Leo onca 485
 Leopardus 486
 Lepanthes 292
 Lepidochelys 394, 395
 Lepidochelys kempi 407, 408
 Lepidochelys olivacea 365, 407, 408
 Lepidoptera 313
 Leptodactylidae 356, 393, 403, 404, 417
 Leptodactylus 359, 361, 410
 Leptodactylus melanonotus 363
 Leptodactylus pentadactylus 361, 362, 363, 410, 417, 419
 Leptodeira 417
 Leptodeira septentrionalis 379
 Leptodon cavanensis 775
 Leptomicrotus 411
 Leptotila cassinii 592
 Leptotyphlopidae 411
 Leptotyphlops dulcis 411
 Leptotyphlops goudotii 411
 Lepus 507
 Lesser anteater 507
 Lesser short-tailed fruit bat 470
 Lestrimelitta limao 786
 Leucoagaricus 701
 Leucocoprinus 701
 Leucospis klugii 792
 Libytheana 670
 Libytheana carinenta 666
 Libytheidae 666, 670
 Licania arborea 130, 133
 Licaenidae 667, 670
 Lick, G. F., 578
 Licopodio (lycopodium) 273, 315, 318
 Ligon, S., 512
 Liliaceae 286
 Lima 85
 Limerick, S., 355
 Limnocois insularis 747
 Linaceae 302
 Lindenia 658
 Lionnys 186, 452, 489, 505
 Lionnys salvini 187, 215, 218, 245, 326, 327, 439, 440, 443, 451, 470, 489, 490, 497, 505, 513
 Liparis 287
 Lipaugus unirus 600
 Liquidambar 18
 Lirimiris truncata 251
 Lirio de agua (eichhomia crassipes) 239, 663, 671
 Listas de cotejo, mamíferos 457
 Listas de cotejo, mariposas 666
 Listas de especies 462, 541
 Listas de especies de arborescentes 160
 Listas de reptiles y anfibios 372
 Listas de sphingidae 657
 Lithraceae 713
 Lobeliaceae 781
 Lobelia laxiflora 782
 Lobelia irazuensis 713
 Lochkarta 293
 Lockkarta amoena 294
 Lolanum 640
 Lonchocarpus 641, 701
 Lonchocarpus costaricensis 720
 Lonchocarpus minimiflorus 646, 718
 Lonchocarpus oliganthus 142
 Lonchocarpus spruceanus 690
 Long-tailed hermit 608
 Long-tailed manakin 574
 Lophidium 319
 Lophomis adorabilis 693
 Lophosoria 230
 Lophosoria quadripinnata 228, 229
 Lora (lepidochelys olivacea) 407
 Lorantáceas 152
 Loranthaceae 295, 296, 597, 668, 719
 Loterías (dieffenbachia) 237
 Lubin, Y. D., 507, 757, 759
 Lucénido 298
 Luehea 273, 289, 511, 645
 Luehea candida 129, 133, 272, 288
 Luehea seemannii 136, 152, 273, 289
 Luehea speciosa 273
 Lumer, C., 196
 Lutra longicaudus 444
 Lycaenidae 671
 Lycopersicum esculentum 111, 329, 345
 Lycopodiaceae 319
 Lycopodium 273, 274, 318, 319
 Lycopodium callitrichaefolium 274
 Lycopodium cernuum 274, 315
 Lycopodium clavatum 274, 318
 Lycopodium contiguum 274
 Lycopodium crassum 275
 Lycopodium dichotomum 274
 Lycopodium erythraeum 275
 Lycopodium hippurideum 275
 Lycopodium reflexum 274, 275
 Lycopodium saururus 275, 318
 Lycopodium thyoideum 274
 Lycopodium verticillatum 274
 Lygodium 316, 318
 Lymanopoda 668
 Lysiloma bahamensis 788
 Lysiloma divaricata 148
 Mabuya unimarginata 427
 Macfadyena unguis-cati 275, 276
 Machaca 739
 Machaerium 744, 785
 Macleania 604, 605
 Macleania glabra 605, 782
 Macrobrachium 578
 Macrogeomys 109, 440
 Macrophyllum 446
 Macroteiid lizards 379
 Macrotejidos 383
 Madero negro (gliricidia sepium) 247
 Madoryx oiclus 657
 Magnificent frigate bird 581
 Magnolia 146
 Mahogany 334
 Maidenhair fern 189
 Maize 70, 86, 90, 106
 Majeorona bovilla 739
 Malacoptila 599
 Malaxis 287, 290
 Malaxis tipuloides 291
 Malaxis soulei 286
 Malpighiaceae 151, 155, 205, 206
 Malpighia 206
 Malvaceae 297, 298, 765, 769
 Malvaviscus 609, 765
 Malvaviscus arboreus 496, 639, 769
 Mamíferos 439, 462
 Mamíferos del pleistoceno 324
 Mammuthus 25
 Manacus vitellinus 270
 Manataria maculata 666
 Manatí (trichechus manatus) 512
 Mancha de plata (calliomima falcifera) 716
 Mandarina 85
 Mandavella 646, 733
 Manduca 657
 Manduca bamesi 658
 Manduca lefebruei 212
 Manduca ochus 256
 Manduca rustica 256
 Manduca sexta 256
 Mangifera indica 97, 755
 Mangifera granadensis 755
 Manglar (cf. pantanos y ciénagas) 133, 276
 Mangles (mangroves) 133, 276
 Mango 97
 Mangrove swallow 594
 Mangrove warbler 587
 Mangroves 276
 Manihot 67, 111, 113, 118
 Manihot aesculifolia 266
 Manilkara 384, 716
 Manilkara zapota 129, 130, 133, 256, 272, 268, 279, 280, 444, 470, 471, 473, 483, 511, 636, 637, 745
 Mano de tigre (monstera tenuis) 281, 336, 352
 Mansonella 726
 Mapache (procyon lotor) 499
 Mapache costarricense 499
 Mapache isleño 499
 Mapachín (procyon lotor) 726
 Marantaceae 206, 671, 721
 Marasmius pemiciosus 84
 Margay (felis wiedii) 485

INDICE

- Margay tigrina* 486
Mariposa (cf. polinización por murciélagos, actinote leucomelas) 270, 691
Mariposa "buhó" 715
Mariposa monarca (cf. danaidae) 668
Markea 750, 789
Marsh fem (acrostichum aureum) 188
Marpesia chiron 666
Marsilia 317
Marsilia deflexa 317
Marsupiales 440
Martilla 444
Martillito 404
Martín pescador verde (chloroceryle americana) 575
Martinete de coronilla negra 577
Masdevallia 287, 292
Masdevallia calura 293
Masdevallia ecaudata 293
Masdevallia rafaeliana 293
Masdevallia walteri 289, 293
Massey, A., 718
Mastichodendron capiri 129, 256, 268, 272, 284, 470
Mastigodryas 421
Mastodonte 24, 25, 29
Mata ratón (gliricidia sepium) 247
Matamba (swallenochloa subtessellata) 333
Matracas (hamadryas februa) 743
Matthews, R. W., 753
Maxillaria
Maxillaria reicheimheimii 289
Maxillaria variabilis 291
Maxillaria wrightii 289, 291
Mazama americana 496
McClure, M. S., 755
McCoy, E. E., 108
McCoy, M. B., 605
McDiarmid, R. W., 331, 393, 424
McHargue, L. A., 209
Mechanitis isthmia isthmia 751
Mechanitis lysimnia doryssus 751
Mechanitis polymnia 751
Mechanitis polymnia doryssus 751
Mecistogaster 748
Mecistogaster modestus 748, 749
Mecistogaster omatus 748
Mecoptera 705
Megacephala 779
Megacerus leucospilus 265
Megacerus ricaensis 266
Megachilidae 234, 241, 641
Megachiroptera 215
Megafauna del pleistoceno (cf. dispersión de semillas por megafauna del pleistoceno) 450
Megafilos 316
Megaloprepus 748
Megaloprepus coerulatus 748, 749
Megalopta 266, 634
Megarhynchus pitangua 622
Megasoma elephas 749
Megatherium 24
Melampy, M. N., 194
Melanerpes 569
Melanerpes aurifrons 212
Melanerpes formicivorus 522
Melanis pixie 648
Melastomataceae 150, 155, 196, 297, 648, 298, 329
Meliaceae 154, 209, 248, 334, 648
Melinaea lilis imitata 750
Melineas 750
Meliosma vermicoso 145
Melipona 213, 328, 641, 649
Melipona fasciata 197
Meloidae 700
Menea-cola (todiostrostrum cinereum) 619
Menispermaceae 700
Mephitis macroura 444
Merian's orchid bee 733
Merobrychus columbinus 309, 752
Merychippus 24
Merycochoerus 24
Merycoidodontidae 24
Mesostigmota 781
Mesocheira 720
Mesoplia 720
Mesozoico 15
Mestra anymone 234
Metachirus nudicaudatus 440
Metallura 604
Metapolybia 772
Metaxya rostrata 228, 229
Meteorología (cf. clima) 35, 37, 45
Methochastycia 780
Mexican burrowing toad 424
Michaud, G., 4
Michener, C. D., 746
Miconia 538, 604
Miconia affinis 142, 143
Miconia argentata 473
Miconia bipulifera 155
Micrastur semitorquatus 593
Microbignonia 275
Microcerotermes exiguus 759
Microdipodops 489
Microfilos 316
Micromonacha 599
Micronycteris 513
Micronycteris hirsuta 443
Micropanyptila furcata 585
Microquirópteros 215
Microrhophias quixensis 557
Microsciurus alfari 504
Microstigmus comes 753
Microtus 504
Micruroides 411
Micrurus 411
Micrurus alleni 412
Micrurus clarki 411
Micrurus miparitus 411, 412
Micrurus nigrocinctus 411, 412
Migración 638
Mikania 691
Mildella 318
Milkweed 194
Mimetismo 412
Mimetismo mülleriano 734
Mimetismo wasmanniano 731
Mimon 446
Mimosa pigra 197, 280, 281, 581, 718
Mimosaceae 148, 155, 658
Mimosestes 245, 778, 786
Mimosoidae 262
Ministerio de Agricultura y Ganadería (MAG) 7
Minuartia guianensis 296
Mionectes macconnelli 587, 588
Mionectes oleaginea 587, 588
Mionectes olivaceus 588
Mirephanes phaeocercus 623
Mischocyttarus 761, 772
Mischocyttarus immarginatus 775, 776
Mitrastemon matudae 299
Mitrastemonaceae 299
Mitrospingus cassinii 521
Mock, D. W., 576
Mofeta (mephitis macroura) 444
Molenillo (luehea candida) 272
Molossidae 445, 446
Molothrus aereus 621
Moluscos 21, 23
Momoto de ceja celeste (eumomota superciliosa) 588
Momotus momota 521
Monachus tropicalis 441
Monacis 508, 759, 767, 789, 797
Monasa 598
Monasa morphoeus 588, 591, 617
Monge, C., 5
Monja cariblanca (monasa morphoeus) 588
Monkey pot 271
Mono (cf. alouatta, ateles, cebus) 449
Mono araña (ateles geoffroyi) 465
Mono cara blanca (cebus capucinus) 331, 472
Mono colorado (ateles geoffroyi) 465
Mono congo (cf. alouatta palliata) 439, 441, 462, 463
Monomorium 278
Monotropis 364
Monstera 151, 167, 281, 282, 297, 298, 336, 791, 799
Monstera gigantea 281
Monstera tenuis 281, 283, 299
Monstera tuberculata 283
Monteverde, reserva bosque nuboso de 7
Montgomery, G. G., 467, 475
Mora (mora megistosperma) 283
Mora megistosperma 283, 284, 648, 656
Mora oleifeira 137, 209, 210, 700, 708
Mora Fernández, J. R., 2
Moraceae 148, 151, 203, 204, 236, 297, 298, 342, 644, 658, 652, 666, 668, 677, 745, 753
Morales M., E., 93
Morantaceae 677, 668
Morfo 754, 762
Morilla 341
Mormodes 287, 293
Mormodes colossus 293
Mormoopidae 445
Morning glory (ipomea trifida) 265
Morphinae 668
Morpho 575, 590, 762, 754
Morpho cypris 591
Morpho peleides 639, 647, 758, 766
Morphoidae 754
Morrison, D. W., 463
Morton, E. S., 621
Mosca abeja (anthrax gideon) 695, 703, 781, 789
Mosca asesina (pilica formidolosa) 769, 777
Mosca bombílida 695, 703
Mosca de café (simulium) 783, 791
Mosca negra (simulium) 783, 791
Moscovita (cairina moschata) 565
Mosquerito de la isla del coco 617
Mosquero (mionectes oleaginea) 587
Mosquero cenizo (todiostrostrum cinereum) 619
Mosquero ocráceo (mionectes oleaginea) 587
Mosquero colirrufo (temotriccus erythrurus) 616
Mosquito 741, 749

- Mouriri 136
 Mozena 778, 786
 Mozena tormentosa 778, 786
 Mucuna 754, 762
 Mud-puddle frog 417
 Muelo (*drimys winteri*) 239
 Mulita (*jacana spinosa*) 595
 Muntingia 384, 486
 Muntingia calabura 130, 452, 460, 471, 473, 574, 693, 701
 Murciélago candelero (*carollia perspicillata*) 470
 Murciélago frutero jamaicano (*artibeus jamaicensis*) 463
 Murciélago de lengua larga (*glossophaga soricina*) 486
 Murciélago nectívoro 447
 Murciélago pardo (*myotis nigricans*) 491
 Murciélago pescador (*noctilio leporinus*) 494
 Murciélago de saco (*saccopteryx bilineata*) 502
 Muridae (incluye *cricketidae*) 109
 Musa 76, 78, 755, 763
 Musa sapientum 716, 724
 Musaceae 76, 252, 268, 716, 721, 724, 729
 Musaraña (*clelia clelia*) 397
 Muscivora 589, 623
 Muscovy duck 565
 Museo Nacional de Costa Rica 4, 7, 120
 Musgos 150
 Mustélido 483
Mycena citricolor 89
Mycosphaerella 78
Myiarchus nuttingi 212
Myiobius 618
Myiobius barbutus 617
Myioborus 628
Myiodynastes maculatus 212, 270
Myiomis 521, 618
Myiomis atricapillus 620
Myiozetetes granadensis 622
Myiozetetes similis 270, 622
Myosotis 668
Myotis 442, 446
Myotis nigricans 448, 491, 492
Myotis velifer 442
Myriocarpa 342
Myriophyllum 513
Myristica fragrans 349
 Myristicaceae 349
Mynneciza 557
Mynneciza exsul 528
Mynnecophaga tridactyla 449, 475, 509
 Myrmecophagidae 475, 758, 766
 Myrmeleon 634
 Myrmeleontidae 634
Myrmotherula 536, 557
Myrmotherula axilaris 530
Myrosporum frutescens 792
Myrrhindendron donnell-smithii 713
 Myrsinaceae 297
 Myrtaceae 145, 297, 298, 671, 679
 Myzodendraceae 299
 Myzodendron 295, 296
Myus persicae 106
 Nance (*byrsonima crassifolia*) 205
 Nance (*byrsonima crassifolia*) 205
 Nancite (*byrsonima crassifolia*) 205
 Naranja 85
Narope cyllastros 666
Nasua narica 355, 386, 409, 429
- 444, 478, 492
Nasua nasua 492
Nasua solitaria 493
Nasua sociabilis 493
Nasuella 492
Nasute termite 757
Nasutitermes 508, 560, 757, 758, 765, 766
Nasutitermes corniger 759, 767
Nasutitermes maculata 759, 767
 Natalidae 445
 National Science Foundation 8
Naucleopsis naga 155
Naucoridae 747
Nauphoeta cinerea 708
 Nectar bat 486
Nectariniidae 297
 Nectarios 313
Neea 538
Neea laetevirens 148
 Needle bush
Negra forra (*acrostichum aureum*) 188, 189
Nemátodos mermítido 784, 792
Neococytius cluentius 658, 666
Neohipparion 24
Neome somermis travisi 784, 792
Neomorphus geoffroyi 558, 566
Neopomera 652, 660
Neoxylocopa 791, 799
Nephelea 228, 229
Nephelea mexicana 229
Nephila 761, 769
Nephila clavipes 759, 760, 767, 768
Nephrolepis 315
Nesotriccus 617
Nessaea aglaura 591
Ninfa café de zacate 736, 744
Niphidium 320
Noctilio albiventris 446, 494
Noctilio leporinus 446, 494, 495
Noctilionidae 494
Noctuidae 245, 632, 633, 699, 707
Noorda esmeralda 642
Norops (cf. *anolis*) 364, 415
Norops aquaticus 364
Norops capito 364, 415
Norops cupreus 364, 414
Norops lemurus 364
Norops limifrons 364, 365
Norops polylepis 364, 414, 415
Norops sericeus 414
Notharchus 599
Northem jacana 595
Nothocercus bonapartei 583
Nothofagus 295, 321
Notholaena 318
Notodontidae 251
Notylia 734
 No-see-ums 725
 Nutmeg 349
Nutria 444
Nutrimentos 152
Nuytsia floribunda 298
Nyceryx 658, 774
Nyctaginaceae 297, 345
Nyctidromus albicollis 601, 602
Nyctomys 449, 441
Nymphaea 566
Nymphalidae 233, 666, 670, 743, 745
Nymphalinae 670
Nympharescus 721, 723, 724
Nyssodesmus python 761, 762
- Norbo 301, 317
 Observatorio Nacional 4
 Ocelote 485
 Ochnaceae 152
 Ochre-bellied flycatcher 597
Ochroma lagopus 142, 284, 285
Ochroma pyramidale 284
Ocypode 189
Ocypode occidentalis 409, 425
Odocoileus 24, 25
Odocoileus virginianus 495
Odontomachus 652
Odontomachus hastatus 748
Odontosoria 316
Oecophylla 86
Oedipina 387
Oenothera 18
 Oersted, A. S., 2, 120
 Ojo de gallo 89
 Olacaceae 152, 155, 168, 171, 296, 312
 Olacaceae-opiliaceae 295
 Olingos 444, 452
 Olla de mono (*lecythis costaricensis*) 148, 271, 272, 164, 287, 288, 645
Omphalea 790, 791
Omphalea diandra 790
Onchocerca 726
Onchocerca volvulus 784
Oncidium 287, 288, 294
Oncidium cebolleta 243
Oncidium cristigalli 294
Oncidium ornithorhynchum 294
Oncocerciasis 784
Onthophagus championi 735
Onthophagus hopfneri 653
Onychorhynchus 618
 Ophioglossaceae 319
Ophioglossum 315
Ophioglossum palmatum 317
Ophrys 288, 289
 Opler, P. A., 222, 719, 724
Oporomis philadelphicus 541
Opossum 482
Opsiophanes 766
 Orange-barred sulfur 768
 Orange-chinned parakeet 560
Orchidaceae 150, 243, 286, 658, 671, 679
Orchis (cf. *orchidaceae*) 286, 289
Oreomunnea 191
Oreopanax nubigenum 146
Oreopanax sanderianus 146
Oreopanax xalapensis 145
 Organization for Tropical Studies (OTS), (cf. Las Cruces; La Selva; Palo Verde) 8, 10
 Orians, G. H., 556
 Orión (*historis odius*) 745
Ornithion brunneicapillum 525
Ornithion semiflavum 525
Orobanchaceae 295, 299
Orobanche 299
Oropél 388
Oropéndola (*zarhynchus wagleri*) 625
Oropéndola de cabeza castaña (cf. *zarhynchus wagleri*) 625
Orophus conspersus 763
Orophus tassellatus 763
Orosiense 604
 Orozco, J. M., 5
Orquídeas polinizadas por abejas 734
 Orthoptera (cf. cucaracha, chapulín,

- esperanza, herbivorismo por orthoptera, juan palo, saltamontes** 241
Ortiguilla (dalechampia scadens) 233
Oruga (cf. mariposa, herbivorismo por Orugas, mariposa nocturna) 286, 699
Oruga falso-coral (cf. pseudosphinx tetrico, frangipani sphinx) 778
Oryctanthus 296, 297
Oryctanthus alveolatus 297
Oryctanthus amplexicaulis 297
Oryctanthus botryostachys 297
Oryctanthus cordifolius 297
Oryctanthus occidentalis 297
Oryctanthus spicatus 297
Oryza sativa 107
Oryzoborus 616
Oryzoborus funereus 615
Oryzomys 439, 462, 497, 498
Oryzomys bombycinus 498
Oryzomys caliginosus 497
Oryzomys palustris 497, 498
Osmilia flavolineata 764, 772
Oso jaceta (tamandua mexicana) 507
Osteoborus 24
Otosema odorata 700
Ototylomys phyllotis 441
Otus choliba 603
Otus cooperi 603
Ouratea lucens 153
Oviedo, G. F., de, 1
Oxeoschistus 668
Oxybelis aeneus 415
Oxycanthus 296
Oxydactylus 24
Oxyrhopus 412
Paca (dasyprocta punctata) 477
Pachira 645
Pachira aquatica 210
Pachylioides 633
Pachyschelus collaris 694
Pachyschelus communis 694
Pachysomoides 774
Pacific ridley sea turtle 407
Paddle fern 242
Paesia 312, 316
Pájaro bobo (eumomota superciliosa) 588
Pajuila (crax rubra) 580
Palanco (sapranthus palanga) 323
Paleogeografía 13, 31
Paleozoico 13, 31
Pale-billed woodpecker (campephilus guatemalensis) 569
Palito andando (calynda bicuspis) 718
Palm viper (bothrops schlegeli) 388
Palma de aceite 75
Palma africana 75
Palma conga (welfia georgii) 349
Palma real 186
Palmae 186, 219, 227, 342, 349, 669
Palmer M. K., 671, 695, 779, 780
Palmera siempre verde (zamia, cycad) 352
Palmito (cf. welfia georgii, palma conga) 349
Paloma-perdiz rojiza (geotrygon montana) 592
Paloma San Juan 579
Palomillas, luces 632
Palomita (columbina talpacoti) 579
Pallesens 318
Panicum jumentorum 513
Panicum molle 513
Pantanos aéreos (cf. bromeliaceae) 149, 197, 200, 669
Panterpe 782, 790
Panterpe insignis 604, 605, 782
Panthera onca 485
Pantophthalmidae 732
Papa 104
Papaya 98
Papaya de venado (jacaratia dolichaula) 263
Papagayo, viento 38
Papaya silvestre (jacaratia dolichaula) 267
Papayillo (didymopanax pittieri) 235
Paper wasp (polybia occidentalis) 772, 774
Papilio 667, 668
Papilio ascolius 668
Papilio burchelli 297
Papilio cresphontes 765
Papilio dardanus 724
Papilio grande (papilio cresphontes) 765
Papilio memnon 724
Papilio polystes 724
Papilio polyxenes 247, 719
Papilio thoas 765
Papilionidae 667, 668, 719, 725
Paracaída (catasticta teutilla) 719
Paracryptocerus 278, 697, 704, 705, 777
Paragrilus aeraticollis 694
Parahancomia amapa 690
Paraponera 766
Paraponera clavata 766
Parasitoides 694, 732
Parasitoides calcidoide 792
Parasitoides pterombrus piccus 770
Parásitos 151
Paratheresia clanipalpus 108
Paratoceras 24, 26
Parides 668
Parides montezuma 667
Parides photinus 667
Parkia 134
Parkia pendula 135
Parkinsonia 133, 149, 788
Parkinsonia aculeata 133, 149, 268, 774, 792
Parsons, J. J., 78
Parulidae 612, 617
Paryphes 194
Pasionaria 301
Passer domesticus 620
Passeriformes 519
Passerina cyanea 537
Passiflora 646, 670, 671, 744
Passiflora auriculata 744
Passiflora filipes 744
Passiflora foetida 266, 301, 302, 498, 646
Passiflora oerstedii 744
Passiflora platyloba 744
Passiflora pulchella 792
Passiflora vitifolia 302, 303, 609, 744
Passifloraceae 151, 301
Passion flower 301
Pata de garza 325
Patemo 262
Pato de alas blancas (cairina moschata) 565
Pato real (cairina moschata) 565
Pauraque (nyctidromus albicollis) 601
Pavón grande (crax rubra) 580
Pavonia rosea 421
Pezias 705, 706
Peanut-head bug 739
Pécaris 308
Pechita (todirostrum cinereum) 619
Pecho amarillo (tyrannus melancholicus) 622
Pedicularis 299
Pejibaye 100, 101, 140, 156
Pelamis platurus 416
Pelecanus occidentalis 605, 606
Pelicano pardo (pelicanus occidentalis) 605
Pelidnota 768
Pelidnota punctulata 767, 778
Pelliciera rhizophorae 276, 133, 136
Peltogyne 134
Pennaues vannamei 578
Pennisetum 135
Pentaclethra macroloba 141, 155, 209, 304, 306, 344, 350, 488, 739, 766
Pentagonia 651
Pentagonia gymnopoda 651
Pentapanax warmingiana 714
Pentatomidae 107
Peponocephala electra 442
Perdices 592
Perebea angustifolia 141
Perezoso (cf. edentata, eremotherium) 449
Perezoso de tres dedos (cf. bradypus variegatus) 467
Perhybris 647
Perico (brotogeris jugularis) 560
Pericopis separata 632
Perigonia 658
Períodos geológicos 13, 31
Periplaneta americana (cf. caballo; danta) 708
Perisama bamesi 668
Perissodactyla 23
Peristethium 296
Peristethium leptostachyum 297
Pemettya coriacea 713
Pemettya prostrata 713
Peromyscus 441
Peromyscus nudipes 498, 506
Peropteryx kappleri 445
Perro (cf. canidae) 279
Persea americana 145
Persea schiedeana 145, 146, 444
Perute charops 667
Phaenostictus nucleannani 521, 557, 558
Phaethomis longuemareus 253
Phaethomis superciliosus 528, 533, 608, 609, 610
Phainoptila melanoxantha 236
Pharomachrus mocinno 610
Phaseolus 91
Pheidole 93, 313, 329, 508, 509, 652, 693, 789
Pheidole biconstricta 263
Phelypera distigma 251, 636, 640
Philaethria dido 303
Philander 384, 417
Philander opossum 440
Philodendron (cf. monstera) 237, 238, 336, 421
Philornis 625, 626
Philoscarter 523
Phlebodium 315
Phlebotomus 726
Phloeocastes 521, 569, 715
Phloeocastes guatemalensis 704
Phoebis agarithe 666
Phoebis argante 769
Phoebis philea 768
Phoebis sennae 666, 199, 284, 769
Phoradendron 219, 297, 496
Phoradendron acinacifolium 297
Phoradendron cooperi 297

- Phoradendron crassifolium 297
 Phoradendron dipterum 297
 Phoradendron flavans 297
 Phoradendron obliquum 297
 Phoradendron piperoides 297
 Phoradendron quadrangulare 297
 Phoradendron quinquenervium 297
 Phoradendron robustissimum 297
 Phoradendron tonduzii 297
 Phoradendron undulatum 297
 Phoridae 767
 Phragmipedium caudatum 286
 Phrynohyas venulosa 358, 362
 Phthirusa 296
 Phthirusa pyriformis 297
 Phthorimaea operculella 106
 Phyllobates 359, 362, 402
 Phyllobates terribilis 363, 379
 Phyllobates vittatus 361, 377
 Phyllomedusa 358, 379
 Phyllophaga 93, 109
 Phyllostominae 446
 Phyllostomus discolor 447
 Phyllostomus hastatus 272, 446, 454
 Physalaemus pustulosus 359, 361, 417, 418, 419, 420
 Phythophthora 84, 96, 100, 105, 112, 121
 Phyticinae 641
 Phytolacca rivinoides 142
 Phytolacaceae 345
 Piapia (cyanocorax morio) 584
 Picado Twilight, C., 5
 Picaflor (coereba flaveola) 578
 Picidae 519
 Pico-cuchara (cochlearius) 576
 Pieridae 636, 666, 667, 668, 692
 Pig 102
 Pilica 732, 771
 Pilica erythrogaster 771
 Pilica formidolosa 769, 771
 Pilostyles 295, 298
 Pinaceae 297, 658
 Pineapple 103, 200, 216
 Piña 103
 Piña silvestre 200
 Piñuelas 200
 Pionus menstruus 521
 Piper 142, 306, 443, 463, 471, 479
 Piper amalago 306, 307, 472
 Piper auritum 308, 452
 Piper jacquemontianum 306, 307
 Piper marginatum 306, 307
 Piper pseudofulgineum 306, 307
 Piper tuberculatum 322
 Piperaceae 150, 306, 307, 471, 668, 671
 Pipromorpha 597
 Piralidae 324, 634
 Pisonia macranthocarpa 774
 Pitahaya silvestre (hylocereus costaricensis) 255
 Pitangus sulfuratus 426, 442, 622, 778
 Pithecellobium 197, 262, 496
 Pithecellobium dulce 148
 Pithecellobium lanceolatum 582
 Pithecellobium pedicellare 148, 305
 Pithecellobium saman 255, 308, 309, 450, 700, 703, 704, 752
 Pithecellobium unguisate 700
 Pithys albifrons 558
 Pitier, H. F., 4, 120
 Pitrogramma calomelanos 318
 Pizote 444, 453, 492
 Placobdella 421
 Planococcus citri 85
 Plantaciones 72
 Plantas hormigas (cf. acacia de las hormigas, Polinización) 321
 Plantas, hormigas (cf. cecropia) 285, 341, 463, 471
 Plantas, hormigas cordia (cordia alliodora) 140, 142, 222, 223
 Plantas, hormigas (triplaris americana, 703, 704 triplaris melanodendron)
 Plantas parásitas 295
 Plantas parasíticas 295
 Platanillo (heliconia latispatha) 252
 Plátano (sapranthus palanga) 323
 Platycarya 191
 Platycerium 320
 Platypodidae 732
 Platypodium elegans 771
 Platyrhacus bivirgatus 761
 Platystele jungemannioides 286
 Playerito arenero (calidris alba) 567
 Pleistoceno 652
 Pleopeltis 315, 318
 Pleopeltis revoluta 317
 Plethodontidae 387
 Pleurothallis 287, 290, 291
 Pleurothallis amparoana 292
 Pleurothallis biflora 292
 Pleurothallis dolichopus 292
 Pleurothallis rowleei 292
 Pleurothallis tribuloides 292
 Plicalolabia hagenbeckii 513
 Pliocercus 412, 421
 Pliohippus 24, 28
 Ploceidae 519
 Plumeria 645, 653
 Plumeria rubra 560, 639, 779
 Plusiotis 776, 768
 Poaceae 251, 259, 333, 669
 Pochouate (nyctidromus albicollis) 601
 Podiceps dominicus 426
 Podocarpaceae 146, 295, 658, 666
 Podocarpus 146, 295
 Podocarpus oleifolius 146
 Podocarpus ustus 295
 Poecilips rhizophorae 278
 Pogonosoma 769, 771
 Pogonosoma formidolosa 769, 770
 Pohl, R. W., 259
 Poison dart frogs 401
 Polilla 298
 Polillas del perezoso 468
 Polioptila caerulea 617
 Polistes 626, 634, 637, 651, 724, 772, 773, 774
 Polistes canadensis 725, 753, 772
 Polistes camiflex 725, 780
 Polistes erythrocephalus 725, 772
 Polistes instabilis 725
 Polistes versicolor 772
 Polistinae 774
 Polybia 626, 772, 776
 Polybia diguetana 774, 775
 Polybia occidentalis 774, 775
 Polybia rejecta 774, 775
 Poliibineae 774
 Polydesmida 761
 Polygonaceae 345
 Polypodiales 311
 Polypodium 188, 315, 318, 319
 Polygonaceae 648
 Pompilidae 770
 Pontederiaceae 239
 Ponthieva 287
 Ponthieva diptera 289
 Poro-poro (cochlospermum vitifolium) 217
 Portulacaceae 345
 Posoqueria 645, 658
 Posoqueria grandiflora 310
 Posoqueria latifolia 310
 Potos flavus (cf. martilla) 351, 444
 Polsenia armata 135
 Pouteria 755
 Powell, G. V. N., 612
 Precipitación 37, 43, 44
 Prehensile-tailed porcupine (coendou mexicanum) 474
 Prémnoplex brunescens 612
 Prepona 667, 746
 Prestoea decurrens 136
 Primates (cf. alouatta, ateles, cebus, hominidae, saimiri) 440, 448
 Primitiae florum costaricensis 4
 Priocnemella rufothorax 770
 Prioria 770
 Prioria copaifera 137, 154, 210
 Proboscidea 24, 25
 Procarnelus 24, 25
 Prockia 211
 Proctolaelaps 782
 Procyonidae 492
 Procyon 363, 409
 Procyon cancrivorus 499
 Procyon lotor 444, 499
 Procyon lotor crassidens 499
 Procyon lotor maynardi 499
 Procyon lotor pumilus 499
 Productividad primaria 152
 Proechimys semispinosus 351, 367, 498
 Prolapsus 27
 Prosopanche 299
 Prosopanche costaricensis 299
 Prosopis 298
 Prosopis juliflora 284
 Protium 141, 148, 537, 614
 Protium pittieri 141
 Protopolybia pumila 626
 Psarocolius decumanus 620
 Pseudemys 24, 25
 Pseudobombax 732
 Pseudobombax septinatum 471, 714
 Pseudococcidae 85, 108, 222, 238, 703
 Pseudomonas solanacearum 106
 Pseudomymex 244, 278, 639, 652, 768, 775
 Pseudomymex belti 473, 776
 Pseudomymex ferruginea 649, 776
 Pseudomymex gracilis 703
 Pseudomymex nigrocincta 776
 Pseudomymex nigropilosa 640, 777
 Pseudomymex triplaris 704
 Pseudosphinx tetrio 412, 639, 657, 778
 Pseudoxychila tarsalis 695, 779, 780
 Psidium 384
 Psidium guajava 344
 Psiguria (cf. anguria) 193, 194, 646, 667, 744
 Psilorhinus 584
 Psilorhinus mexicanus 584
 Psilorhinus morio 584
 Psilotaceae 314, 319

- Psilotum* 319
Psittacanthus 296, 297
Psittacanthus allenii 297
Psittacanthus calyculatus 297
Psittacanthus laterifolius 287
Psittacanthus quadrifolius 287
Psittacanthus scheeryi 287
Psittacanthus schiedeana 287
 Psittacidae 560
 Psychodidae 726
 Psychotria 574, 645
Psychotria limonensis 421
Psychotria microdon 638
 Pteridaceae 312
Pteridium 316, 319, 320
Pteridium aquilinum 311, 312, 315
Pteridofitas 314
 Pteridophyta 188, 189, 228, 242, 273, 311
Pteris 312, 318
Pterocarpus 641, 642, 754
Pterocarpus officinalis 136, 141, 209
Pterocarpus rohrii 646
Pteroglossus 623
Pteroglossus torquatus 337
Pterombrus piceus 780
Ptiloglossa 266, 301, 328, 634, 641, 642, 645, 646
Ptylogonis caudatus 298
 Pudre oreja 264
Puercoespín (coendou mexicanum) 474
Puma 444, 484
 Punicaceae 297
 Punkies (culicoides) 725
 Punta morales 8
Purruja (culicoides) 642, 725
Puya dasylirioides 147
 Pyralidae 108, 124, 194, 226, 336, 642
 Pyraustinae 642
 Pyrrhocoridae 217, 639
Pyrus communis 788
 Python 386
Qualea paraense 135
Quararibea 141
Quararibea asterolepsis 463
Quararibea bracteolosa 141
Quararibea platyphylla 145
 Qemas 71, 72
Quassia 787
Quercus 18, 126, 298, 299, 300, 323, 644, 652
Quercus copeyensis 229
Quercus corrugata 145, 146
Quercus costaricensis 146, 155, 321
Quercus oleoides 128, 155, 321, 322, 323, 496, 511, 697, 793
Quercus seemanni 145, 146
Quesada Gigas 739
Quetzal (pharomachrus mocinno) 640
Quiebra muelas (drimys winteri) 239
Quichuana angustiventris 781
Quichuana aurata 781
Quichuana picadoi 781
 Quioro 613
Quiscalus mexicanus 612, 613
Quita calzón (polistes) 772
Quiura (terminalia oblonga) 339
Rabihorcado magno (fregata magnificens) 589
Raccoon (procyon lotor) 499
 Radiación solar 35, 40
 Radiolarios 18
Rafflesia 295, 298
 Rafflesiaceae 298
 Raíces fúlcreas 147
 Rain tree (pithecellobium saman) 308
 Rain-tree bruchid 752
Ramphastos 623
Ramphastos sulfuratus 351, 613, 614
Ramphastos swainsonii 613
Ramphocelus passerinii 270, 528
Rana 358, 362, 403, 410, 417, 420
Rana calzonuda 379
Rana clamitans 420
Rana maculata 420
Rana palmipes (cf. rana, web-footed frog) 420
Rana pipiens 363, 420
 Ranas y sapos tóxicos (cf. sapo) 390
Rana temero (leptodactylus pentadactylus) 410
Rana venenosa (cf. dendrobates granuliferus) 401, 402
Rana vibicaria 420
Rana warschewitschii 358, 420
Randia 693
Randia echinocarpa 197
Randia karstenii 692
Randia spinosa 693
 Rand, A. S., 417
Ranita de boulenger 406
Raphia taedigera 75, 135, 136, 141, 443, 510
Rata (cf. ratón, rattus rattus) 386
Rata algodonera hispida (sigmodon hispidus) 504
Ratas algodonera 504
Ratón armocero pardo (oryzomys caliginosus) 497
Ratón espinoso 488
Ratón pardo (oryzomys caliginosus) 497
Ratón semiespinoso (heteromys desmarestianus) 488, 489
Ratonesrat-tailed maggot (quichuana angustiventris) 781
Rattlesnake plant (calathea insignis) 206, 398, 414
Rattus norvegicus 109
Rattus rattus 109, 220, 386, 498, 506
Rauwolfia 496
 Ray, T., 336
 Red turtle (rhinoclemmys pulcherrima) 423
 Reduviidae 696
Redúvido (apiomerus pictipes) 696
Red-tailed squirrel (sciurus granatensis) 503
Red-winged blackbird (agelaius phoeniceus) 556
Rehdera trinervis 132
Reinita amarilla (dendroica petechia) 587
Reinita milera (coereba flaveola) 578
Reinita verdosa (vermivora peregrina) 624
Reithrodontomys 441
 Remsen, J. V., Jr., 575
 Rentz, D. C. F., 763
 Reptiles y anfibios, adaptaciones de defensa de los anfibios 355
 Reptiles y anfibios, alimento y hábitos alimenticios de los anfibios 355, 371
 Reptiles y anfibios, biología reproductiva de los anfibios 355
 Reptiles y anfibios, listas de cotejo 355
 Reptiles y anfibios, registro de especies 355
 Reptiles y anfibios, registro general 355
 Reptiles y anfibios, tortugas y cocodrilos 355, 365
Restrepia 291
Restrepia xanthophthalma 292
 Rettenmeyer, C. W., 662, 749
Revoluta 637
Rhadinaea decorata 421
 Rhamnaceae 648
Rheomys 441
Rhinobothrium 412
Rhinoceros beetle 749
Rhinocenus 639
Rhinocenus stigma 258
Rhinocenus transversalis 257, 258
Rhinoclemmys 366
Rhinoclemmys annulata 367, 421
Rhinoclemmys funerea 366
Rhinoclemmys pulcherrima 367, 412, 423
 Rhinophrymidae 424
Rhinophrynus dorsalis 358, 424
Rhinoseius 604
Rhinoseius colwelli 631, 781, 789
Rhinoseius richardsoni 782
Rhizobium phaseoli 80
Rhizoctonia solani 96
 Rhizophoraceae 133, 297
Rhizophora 189, 278, 279
Rhizophora brevistyla 276
Rhizophora harrisonii 276
Rhizophora manglie 133, 136, 148, 277
Rhizopus nigricans 345
Rhynchonycteris naso 445, 502
 Rhynchotherium 24
Rhytiptera holerythra 600
Ribes 18
 Rice 70, 106
 Rice, R., 102
 Rich, P. V., 13
 Rich, T. H., 13
 Ricklefs, R., 594
 Rincón de Osa (cf. Parque Nacional Corcovado) 7
Rinorea pubipes 141
 Riordinidae 667, 671, 672
 Risch, S., 67, 98
 River turtle 422
 Roadside hawk 563
 Robber fly 769
 Robinson, D. C., 420, 426
Roble (cf. quercus) 18, 126, 298, 299, 314, 315
Roble encino (cf. quercus oleoides) 322
 Rodríguez, R. L., 6
 Rolled-leaf hispine 721
 Romaleidae 787
 Rosaceae 297, 298, 670
Roselia sickingiae 327
Rosellinia pepo 84
 Rothschildia 638
Rourea glabra 151
 Rowell, H. F., 663, 727, 764, 787
 Roya de café 89
 Rubiaceae 155, 297, 298, 310
 326, 648, 658, 666, 670, 671, 693, 714
Rubus 538, 604, 732, 740, 744, 752, 745
 Ruddy ground dove 579
 Ruddy quail dove 592
 Ruddy-tailed flycatcher 616
Rueda caca (dichotomius carolinus) 726
Rufescent tinamou 583
Rufous-collared sparrow 628
Rufous-tailed jacamar 590
Ruta 111

- Ruta de dispersión centroamericana 13, 31
 Rutaceae 111, 297, 298, 313, 314, 668, 671, 665
 Rynania speciosa 141
 Rynchopidae 518
 Sabanas (cf. pastizales y sabanas) 73
 Saccharicossus sacchari 108
 Saccharum 108
 Saccharum officinarum 108, 109
 Saccopteryx bilineata
 Saccopteryx leptura
 Sacoglottis 339, 355
 Sacoglottis trichogyna 155, 171
 Sac-wing bat 502
 Saimiri oerstedii 441
 Saíno (tayassu tajacu) 485, 510
 Salamander 388
 Salamandras 387
 Salicaceae 298
 Salix 18
 Salmonella 380
 Salpichlaena volubile 316
 Saltamonte 663
 Saltamonte o chapulín gigante (tropidacris cristata) 787
 Saltamonte oroverde (dryophilacris bimaculata) 727
 Saltarín colilargo (chiroxiphia linearis) 574
 Salvadora 363
 Salvia 604
 Salvin, O., 3
 Salvinia 317
 Salyavata variegata 759
 Samanea saman 308
 Sanate (quisqualis mexicanus) 612
 Sandbox tree 254
 Sanderling 567
 Sanderson, G. C., 499
 Santalaceae 295, 296
 Sphinx biolleyi 658
 Sapindaceae 151, 297, 648, 670
 Sapindus saponaria 133
 Sapium oligoneuron 145
 Sapium pachystachys 145, 146
 Sapo 390
 Sapo borracho (rhizophrynus dorsalis) 424
 Sapontaceae 648
 Sapotaceae 146, 279, 280, 745
 Sapranthus palanga 323, 324, 450
 Saprófitos 151
 Sarcophagidae 774
 Sarcoramphus atratus 572
 Saturniidae 633
 Satyridae 199, 715
 Satyrinae 669
 Satyria 604
 Sauer, J. D., 219
 Savage, J. M., 1, 8
 Saxifragaceae 297, 298
 Scaphidura oryzivora 626
 Scaphiodontophis 412
 Scaphiopus 425
 Scarabeidae 237
 Scarabacidae 337, 353, 634
 Scardafella inca 579
 Scarlet macaw 558
 Scelidotherium 25
 Scelionidae 751
 Sceloporus 400
 Sceloporus cyanogenys 427
 Sceloporus malachiticus 426, 427
 Sceloporus squamosus 426
 Sceloporus variabilis 426
 Schal, c., 706
 Scheelea 123
 Scheelea rostrata 186, 187
 Scheelea zonensis 186
 Schemske, D. W., 224, 269
 Scherzer, K., 2, 120
 Schistocerca 764
 Schistocerca paranensis 108
 Schizaeaceae 316, 319
 Schoepfia 296
 Schoepfia schreberi 152
 Schomburgkia 287, 288
 Schreiber, R. W., 589, 605
 Scincella 428
 Scincidae 364, 427
 Sciuridae 351
 Sciurus 351
 Sciurus deppei 504
 Sciurus granatensis 503
 Sciurus variegatoides 205, 441, 504
 Scleracystis 345, 346
 Scleracystis coremioides 347
 Scleracystis dussii 347
 Scolecophis 412
 Scolydoptera tachasera 658,
 Scolytidae 298, 643
 Scolytodes atratus panamensis 783
 Scolytodes maurus 783
 Scotinomys 400, 441, 498
 Scott, N. J., 355, 379, 387, 388, 390, 397,
 398, 403, 404, 406, 410, 411, 415, 421
 Scrobivalppsis solanivora 106
 Scrophulariaceae 295, 299
 Sea snake 416
 Sea turtle 407
 Sechium 111
 Sechium edule 426
 Secuencias de rocas (cf. geología) 47, 61
 Securidaca sylvestris 720
 Seib, R. L., 411
 Seifert, R. P., 388
 Seirarctia echo 353
 Selaginella 124, 125, 318, 766
 Selaginella arthritica 421
 Selaginella euptychia 319
 Selaginellaceae 668
 Selaginellales (cf. pteridófitas) 314
 Selasphorus flammula 604
 Selenothrips rubrocinctus 84
 Semana Santa 243
 Sematura lunus 632
 Senecio 668, 692
 Senecio andicola 713
 Senecio hoffmanii 247
 Senecio oerstedianus 713
 Serpiente bejuquilla 657
 Servicio de Parques Nacionales de Costa Rica 7
 (cf. Parque Nacional Braulio Carrillo, Parque Nacional Corcovado; Parque Nacional Ricón de la Vieja; Parque Nacional Santa Rosa)
 Sesbania 326
 Sesbania emerus 325, 326
 Sesiidae 305
 Setillero de collar (sporophila aurita) 615
 Setillero de laguna (sporophila aurita) 615
 Setophaga ruticilla 617
 Sherry, T. W., 590, 619,
 Short, L. L., 569
 Sibon 412
 Sickingia maxonii 142, 326, 327, 646
 Sicono 712
 Sida 639
 Siempre verde (jacquinia pungens) 268
 Siempre viva (jacquinia pungens) 268
 400, 452,
 Sigmodon hispidus 187, 441, 451, 470
 490, 497, 504, 505
 Sigmodontomys alfari 498
 Silberglie, R., 694
 Sifidos 651
 Silk tree 217
 Silky anteat 475
 Silver-spotted sphinx 716
 Simaroubaceae 648, 668
 Simulidae 783
 Simulium 783
 Simulium metallicum 784
 Simulium quadrivittatum 784
 Simulium panamense 784
 Simulium paynei 784
 Simyrra blomfieldia 666
 Siparuna 597
 Siproeta 695
 Siproeta stelenes 666
 Sirenia 512
 Skink 427
 Skutch, A. F., 579, 592, 593
 Sloanea 384
 Sloanea medusula 145
 Sloanea temiflora 133, 637
 Slud, P., 7
 Smiley, J. T., 301, 302
 Smilisca 358,
 Smiliscaceae 151
 Smilodon 25
 Smith, N. G.
 Smith, S. M.,
 Smoky frog 410
 Smythe, N., 477
 Sobralia 286, 289, 293, 734
 Sobralia macrantha 294
 Sociedad Nacional de Agricultura 4
 Socratea durissima 135, 141, 148, 350
 488, 614
 Solanaceae 150, 297, 298, 327, 329, 486,
 658, 728, 750
 Solanopteris 319
 Solanopteris brunei 263, 319
 Solanum 328, 330, 646, 727, 728, 733
 Solanum hazenii 471
 Solanum hispidum 329
 Solanum lanceifolium 330
 Solanum nigrum 111
 Solanum ochraceo-ferruginum 327, 328
 Solanum quitoense 330
 Solanum rugosum 142
 Solanum siparunoides 329, 330, 727
 Solanum torvum 329
 Solanum tuberosum 104, 105
 Solanum wendlandii 330
 Soldas 404
 Solenopsis 263, 442, 453, 476, 509, 652, 743
 Solubea poecila 107
 Sonadora común (hamadryas februa) 743
 Sorocca 614
 Sorocca cudodontisii 135
 Sorococa (otus choliba) 603
 Sotorré matraquero (campylorhynchus

INDICE

- rufinucha* 570
Soterrey rufous-naped wren
(campylorhynchus rufinucha) 570
 Sows, L. K., 580
Spathiphyllum 141
Speothos venaticus 478, 479
Sphaeroma terebrans 278
Sphaeropterus 229, 230
Sphaeropterus brunei 229
Sphécidae 753, 770
Sphenomorphus 428, 430
Sphenomorphus cherriei 427, 428, 429, 430
Sphingicampa mexicana 778
Sphingidae (mariposas esfingidas) 329, 632, 633, 778
Sphonogophorus 789
Spider wild tomato 329
Spiny lizard 426
Spiny pocket mouse 488, 489
Spiranthes 286, 287, 290
Spodoptera 93, 258
Spondias 384, 493, 716, 755
Spondias mombin 443, 444, 452, 463, 473, 496
Spondias purpurea 400, 496
Spondias radikoferi 142, 496
Sporophila 525, 541, 615
Sporophila aurita 615
Sporophila nigricollis 615
Sporophila schistacea 615
Sporophila torqueola 615
Spotted barbtail 612
Spotted sandpiper 555
Stachitarpheta 676, 773, 777
Stachitarpheta jamaicensis 792
Stachytarpeia jamaicensis 693
Stachytarpheta frantzii 633
Standard Fruit Company 75
Standley, P. C., 120, 288, 289, 292
Stanhopea 293
Stanhopea intermedia 293
Stanhopea oculata 290, 293
Stanhopea wardii 290
Staphylinidae 298, 731, 735
Staton, M. A., 392
Stator 196
Stator generalis 245
Stator limbatus 309
Stator pruininus 326
Stelis 292
Stelopolybia aracta 626
Stemmadenia 332, 496, 646, 717
Stemmadenia obovata 331
Stemmadenia donell-smithii 154, 331, 332
Stenodermatinae 447
Stenorrhynchos 287, 291
Stenorrhynchos navarrens 287
Stenorrhynchos speciosa 287
Sterculia 639
Sterculia apetala 155, 496
Sterculia recordiana 204
Sterculiaceae 155, 249, 297, 298, 765
Stevens, G. C., 204, 701
Stiles, F. G., 252, 523, 541, 563, 564, 572, 604, 608, 624, 625
Stingless bee 785
Stone, D. E., 190
Stout J., 767, 768
Strauch, J. G., Jr., 555, 667
Streptoprocne semicollaris 586
Strong, D. R., 721
Struthanthus 296, 297
Struthanthus costaricensis 297
Struthanthus marginatus 297
Struthanthus oerstedii 298
Struthanthus orbicularis 298
Struthanthus polystachyum 298
Struthanthus quercicola 298
Struthanthus woodsonii 298
Stryphnodendron excelsum 305
Stumira liliium 447
Stylogyne 421
Subepalos (premnoplex brunnescens) 612
Sucesión (cf. registros de especies de aves, insectos y plantas) 155
Suelda con suelda 404
Suelos 79, 81, 107
Sulfúrea quemada (phoebeis philea) 768
Sundown cicada 738
Surá (terminalia oblonga) 339
Sus domesticus 102
Sus scrofa 102
Swallenochloa subtessellata 333, 334
Sweat bee 141
Swietenia humilis 334, 335
Swietenia macrophylla 334, 335
Sylviidae 617
Sylvilagus 333
Sylvilagus floridanus 441, 506
Sylvilagus brasiliensis 441
Symbranchus marmoratus 426
Symphonia 578, 719
Symphonia gobulifera 148, 578, 719
Synallaxis albescens 522
Symphonia globulifera 135
Synecanthus warszewiczii 141
Syngonium 281, 282, 283
Syngonium stenophyllum 338
Syngonium triphyllum 336, 337, 338
Synoecca 724, 772
Synoecca surinama 725
Syntheosciurus poasensis 504
Syringodium 503
Syrrhophyus 356
Tabebuia 636
Tabebuia chrysantha 338
Tabebuia guayacan 338, 339
Tabebuia impetiginosa 720, 792
Tabebuia ochracea subsp. *neochrysantha* 129, 338, 339, 400, 646, 720
Tabebuia palustris 284
Tabebuia rosea 129, 720
Tabletas (hamadryas februa) 743
Tachigalia versicolor 153, 770, 771
Tachinidae 108, 298, 751
Tachycineta-iridoprocne 594
Tachycineta thalassina 594
Tadarida brasiliensis 446
Tagetes 666
Tajacu 205
Taltuzas 441
Tamandua 507, 508, 509, 758, 759
Tamandua mexicana 449, 475, 507, 508
Tamandua tetractyla 386, 475, 508
Tangara 522, 532
Tangara inornata 270
Tantilla 412
Tapacara (cyclopes didactylus) 475
Tapaculo (guazuma ulmifolia) 249
Tapinoma 278
Tapiridae 451, 509
Tapiroidea 23
Tapirus bairdii 509
Tapirus indicus 510
Tapirus roulini 510
Tapirus terrestris 510
Tayassu 27, 485
Tayassu tajacu 478, 510, 511
Tayra 483
Tayra barbara (eira barbara) 483
Tectaria 317, 318
Tectaria euryloba 421
Tectaria incisa 421
Tectónica de placas 13, 17, 59
Teiidae 364, 379
Telipogon 289, 292, 294
Telipogon monticola 286
Temperaturas (cf. estación seca, estacionalidad, clima) 39, 40, 41, 42
Temporales, clima 38
Tennessee warbler 624
Theophrastaceae 268
Tepezcuintle (dasyprocta, agouti paca) 477
Terciopelo (bothrops asper) 388
Terenotriccus erythrurus 591, 597, 616, 617, 618, 620
Terenura 557
Terminalia catappa 137, 155, 498, 557
Terminalia chiriquensis 340
Terminalia lucida 703
Terminalia oblonga 130, 136, 142, 148, 339, 340
Termitopone 759
Terrapene carolina 421
Terrestres 366
Tetragastris 614
Tetragastris panamensis 135, 770
Tetraonyx chrysomelinus 241
Tetrorchidium 146
Tetragoniidae 763
Thalassia 513
Thalia geniculata 133
Thalurania furcata 253
Thamnomanes 557
Thamnophilus bridgesi 521
Thamnophilus doliatus 521, 557, 618
Thamnophilus punctatus 521, 618
Thamnophis sirtalis 363
Thecla 298, 671
Thecophyllum orosiense 604
Thelypteris 318
Theobroma cacao 82, 140, 154, 755
Theophrastaceae 268
Thygater 208
Thysopterus 228
Thorn bug 787
Thouinidium decandrum 132
Thraupidae 270, 529, 612
Thraupis 298
Three-toed sloth 467
Thripadectes rufobrunneus 557
Thrips 84
Thryorchilus browni 522
Thryothorus nigricapillus 528
Thyreodon atriventris 634
Thyroptera tricolor 439
Thyrothorus semibadius 521
Thyrothorus nigricapillus 521
Thysania agrippina 700
Thysanura 731
Tiaris 616
Tiaris olivacea 615
Tiger beetle 645, 779, 780

- Tigre (felis onca)** 484
Tigrillo (felis yaguaroundi) 485
Tijereta (fregata magnificens) 589
Tijerilla (fregata magnificens) 589
Tiliaceae 272, 297
Tillandsia 701
Tillandsia caput-medusae 200, 202
Tillandsia circinnata 200, 203
Tillandsia pruinosa 200, 201
Tiamidae 518
Tinamú canelo (crypturellus cinnamomeus) 583
Tinamú grande 583
Tinamús 518
Tinamus major 543, 583
Tink frog 404
Tiphid wasp 780
Tiphidae 780
Tirano tropical (tyrannus melancholicus) 722
Tithorea tarricina 744
Tityra semifasciata 211
Toboba de pestañas 388
Todirostrum 530, 620
Todirostrum cinereum 521, 619, 620
Todirostrum maculatum 619, 620
Todirostrum sylvia 521, 620
Todzia, C. A., 246
Toledo (chiroxiphia linearis) 574
Tolumuco (eira barbara) 444, 483
Tomatillo araña 329
Tonatia 446
Tonduz, A., 4, 120
Tontillo (mionectes oleaginea, terenotriccus erythrurus) 597, 619
Tordo (turdus grayi) 621
Tordo sargento (agelaius phoeniceus) 556
Toronja 85
Tortolita colorada (columbina talpacoti) 579
Tortolita común 579
Tortolita rojiza (columbina talpacoti) 579
Tortuga (chelonina) 394
Tortuga de agua dulce 366
Tortuga blanca (chelonina) 394
Tortuga y cocodrilos 365
Tortuga marina 365
Tortuga de río 422
Tortuga roja (rhinoclemmys pulcherrima) 423
Tortuga terrestre (rhinoclemmys) 421
Tosi, J. A., 7
Totolate floral del colibrí (rhinoscius colwelli) 781
Tovomita nicaraguensis 146
Tovomita pittieri 148
Toxinas 361
Toxodon 25
Toxorhynchites 742
Toxotrypana curvicauda 99
Trachops 513
Trachops cirrhosus 417, 419, 446
Tree ferns 314
Treehopper (umbonia crassicomis) 787
Trema 598, 625
Tremamicroantha 285, 341, 574, 651
Trepador moteado (premnoplex brunnescens) 612
Trichechus manatus 512
Trichilia 466
Trichilia cepto 473
Trichilia colimana 129, 133
Trichilia cuneata 574
Trichipteris 229
Trichipteris costaricensis 229
Trichipteris stipularis 228, 229
Trichipteris ursina 228, 229
Trichogramma 108, 751
Trichogrammatidae 723
Tricholoma 300
Trichomanes 318
Trichomanes capillaceum 316
Trichomanes membranaceum 316
Trichogrammatidae 108
Trichoptera 634
Trifolium 81, 300
Trigona 186, 196, 197, 204, 205, 234, 241, 297, 249, 306, 322, 351, 352, 637, 641, 648, 651, 698, 699, 733, 785
Trigona corvina 786
Trigona dorsalis 6697, 698, 699
Trigona fulviventris 270, 698, 785, 786
Trigona fuscipennis 786
Trigona silvestriana 786
Trigonidium 289
Trimeresurus 389
Trimorphodon biscutatus 401
Trinerviternus 758
Triplaris americana 703, 704
Trismeria trifoliata 318
Tristán, J. F., 3
Trochilidae (cf. colibrí) 300, 605
Trogodytes 570
Trogonidae 610, 659
Tropaeolum 604
Trophis involucreta 141, 342
Trophis racemosa 133, 142, 644,
Tropical kingbird 622
Tropical screech owl 603
Tropidacris cristata 787
Tucán de swainson (ramphastos swainsonii) 613
Tunga penetrans 738
Túngara (physalaemus pustulosus) 417
Tupinambis 363, 386
Tupinambis teguixin 367
Turdidae 236, 529
Turdus 621
Turdus grayi 298, 524, 621
Turdus merulus 619
Turdus migratorius 621
Turdus plebejus 236
Turkey vulture 572
Tumeraceae 302, 769
Tumer, D. C., 480
Turquoise-browed motmot (eumomota superciliosa) 588
Tursiops truncatus 442
Tylenchulidae 85
Tylenchulus semipenetrans 85
Tylomys 441
Typha 513
Typha latifolia 133
Tyrannidae 270, 519, 616, 617, 619, 622
Tyrannus couchii 623
Tyrannus forficatus 623
Tyrannus melancholicus 622, 623
Tyrannus savana 623
Tyrannus verticalis 623
Tyropteridae 445
Uca 189
Uca panamensis 189
Ucides cordatus 742
Ucides occidentalis 742
Ulmaceae 151, 341, 370
Ulmus 18
Umbelliferae 668
Umbelliferae 713
Umbonia crassicomis 787, 789
United Fruit Company 75, 285
United Brands 76
Universidad de Costa Rica 7
Universidad de Sto. Tomás 4
Universidad Nacional Autónoma (UNA) 8
Uña de gato (macfadyena unguis-cati) 275
Urania boisduvalii 790
Urania fulgens 632, 639, 642, 666
Urania leilus 790
Urania sloanus 790
Uraniidae 666, 790
Urbanus 270
Urocyon cinereoargenteus 444, 470
Urera 598, 625
Uribea 134
Uroderma bilobatum 447
Uromyces 81
Urostigma enorme 690
Urraca neotropical 584
Urraca parda (cyanocorax morio) 76
Urticaceae 342, 345, 670
Utley, J. F., 200
Utricularia 146
Vaccinium 604
Vaccinium consanguineum 261
Vainilla 286
Vainilla planifolia 294
Vampire bat 480
Vampiro (desmodus rotundus) 444, 446, 480
Vampiro falso (vampyrum spectrum) 513
Vampyressa 444
Vampyriscus 444
Vampyroops 444
Vampyrum 444, 514
Vampyrum spectrum (vampiro falso) 446, 472, 513
Van DeVender, R. W., 384
Vanda 289
Vandermeer J. H., 67, 75, 76, 86, 100, 349
Vantanea 134
Vantanea barbourii 135, 342, 343
Varanus 363
Varanidae 363
Vargas V., M., 783
Variable seedeater 615
Vásquez M. A., 63
Vegetultura 88, 127, 129
Vehrencamp, S. L., 581
Venado (odocoileus virginianus) 495
Venado alazán 496
Venado cola blanca (odocoileus virginianus) 495
Vencejo de cuello castaño (cypseloides rutilus) 585
Vencejo enano de las palmeras 585
Vencejo de frente manchada 585
Veranillo 38, 97
Veranillo de San Juan 38
Verano 35, 45, 38
Verbenaceae 269, 648, 666, 668, 671, 744, 765
Vermivora chrysoptera 625
Vermivora peregrina 527, 537, 624
V.A. (cf. hongos micorrizicos) 343
Vespertilionidae 445, 446, 491
Vespidae (polistes, polybia) 753, 770, 774

- Viento 36, 42
 Vigna 91
 Vine snake 415
 Vinson, S. B., 719
 Violaceae 302
 Vipéridas 453
 Vireo flavoviridis 212
 Vireonidae 519
 Virola 349, 529, 537, 614
 Virola koschnyi 136
 Virola sebifera 349, 615
 Virola surinamensis 148
 Virus 81, 96, 99, 108, 117, 118
 Viscaceae 296
 Viscum album 295
 Visitadores de flores 651
 Vismia 789
 Vismia baccifera 651
 Vitaceae 151, 658
 Vittaria 315
 Vochysia 646
 Vochysia ferruginea 141
 Volatinia 616
 Volatinia jacarina 615
 Voris, H. K., 416
 Woychysiaceae 671
 Vriesea 202
 Vriesea gladioliflora 200, 201, 203
 Vriesea kupperiana 200
 Vriesea ororiensis 203, 604
 Wagner, H., 2, 120, 587
 Wagner, W. H., 242, 314
 Wake, M. H., 404
 Walter, D. S., 286
 Waltheria indica 792
 Warszewiczia coccinea 141
 Wasp mantispid 724
 Water hyacinth 239
 Web-footed frog 420
 Weinmannia pinnata 146
 Weinmannia wercklei 146
 Welfia 351
 Welfia georgii 75, 141, 148, 271, 488
 Welfia palm 141
 Wendland, H., 120
 Werklé, C., 4, 6, 120
 West-Eberhard, M. J., 772
 West indian manatee 512
 Western sandpiper 568
 Wetzel, R. M., 479
 White-banded fatima 694
 White-banded sphinxlet 692
 White-faced capuchin 472
 White-fronted nunbird 598
 White-tailed deer 495
 Whitmore, J. L., 284, 334
 Wid bitter gourdlet 214
 Wild papaya 267
 Wild pitahaya 255, 309, 658
 Wild plantain 252
 Williamson, G. B., 227, 259
 Willis, E., 557
 Wilsonia pusilla 537
 Wilson, D. E., 264, 439, 457, 491
 Wilson, M. F., 194
 Windsor, D. M., 718, 774
 Winston, M., 96
 Winteraceae 239
 Wissadula 639, 697
 Witheringia 727
 Wood nymph 199, 715
 Wood warbler 612, 617
 Wood, S. L., 783
 Wood, T. K., 787
 Wrenthrush 627
 Wyeomyia 651
 Xanthopastis timais 642, 643
 Xanthoxylum setulosum (cf. zanthoxylum) 197
 Xantusiidae 364
 Xenarescus 721
 Xenomyrmex 278
 Xestoblatta hamata (cucaracha) 706, 707, 708, 709
 Xicoté (xylocopa) 213, 218, 243, 248, 301, 326
 Xylocopa 197, 213, 243, 248, 301, 326, 640, 645, 646, 651
 Xylocopa fumbriata 218, 792
 Xylocopa gualanensis 218, 791, 792, 793
 Xylocopa muscaria 218
 Xylocopa viridis 218
 Xylocopidae 301, 326, 640, 645, 646, 651
 Xylophanes 633, 657, 658
 Xylophanes crotonis 658
 Xylophanes fersa 658
 Xylophanes germen 658
 Xylophanes jordani 658
 Xylophanes rhodina 658
 Xylophanes turbata 639, 658
 Xylophanes undata 658
 Xylophanes zurcheri 658
 Xylosma 148, 211, 421
 Ximenesia americana 152, 296
 Xiphorhynchus lachrymosus 600
 Yellow warbler 587
 Yellow-lined grasshopper 764
 Yellow-spotted bytneria borer 693
 Yerre yerre (crypturellus cinnamomeus) 583
 Yigüirro (turdus grayi) 621
 Young, A. M., 738
 Zalophus californianus 441
 Zamia 352, 353
 Zamia fairchildiana 352
 Zamia skinneri 352
 Zanate (quiscalus mexicanus) 612
 Zanatle 612
 Zacryptocerus 476
 Zancudos (haemagogus) 741
 Zancudos azules (haemagogus) 742
 Zancudos caseros del sur 741
 Zancudos negros del estero 741
 Zancudos de las madriguera de cangrejos (deinocerites) 742
 Zancudos gigantes (toxorhynchites) 742
 Zanthoxylum 148, 597, 765
 Zanthoxylum mayanum 148
 Zanthoxylum setulosum (xanthoxylum setulosum) 197
 Zapoyol 560
 Zarhynchus wagleri 625, 626
 Zarigüeya (didelphis marsupialis) 482
 Zarigüeya de Virginia 482
 Zarigüeya de cuatro ojos 440
 Zarza (mimosa pigra) 280
 Zeledonia coronata 627
 Zeledonia (zeledonia coronata) 627, 628
 Zingiberaceae 633
 Zingiberales 721
 Zompopa (atta cephalotes) 701
 Zonchiche (cathartes aura) 572
 Zonchos 573
 Zonotrichia capensis 628, 629
 Zopilota (clelia clelia) 397
 Zopilote cabecirroja (cathartes aura) 572
 Zorra gris 470
 Zorra mochila (didelphis marsupialis) 482
 Zorro de balsa (cyclopes diactylus) 475
 Zorro pelón (didelphis marsupialis) 482
 Zug, G., 390

