

CENTRO AGRONOMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ENSEÑANZA
PROGRAMA DE ENSEÑANZA PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACION

ESCUELA DE POSTGRADO

15 DIC 1998
RECIBIDO

**ESTUDIO DE LAS COMUNIDADES DE PEQUEÑOS ROEDORES Y
MARIPOSAS EN UN BOSQUE TROPICAL MANEJADO PARA
LA PRODUCCION DE MADERA Y SUS IMPLICACIONES PARA
EL MONITOREO DE LA BIODIVERSIDAD**

POR

DARIO ALEJANDRO NAVARRETE GUTIERREZ



Turrialba, Costa Rica
1998

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
(CATIE)

PROGRAMA DE ENSEÑANZA PARA EL DESARROLLO Y LA
CONSERVACIÓN
ESCUELA DE POSGRADO

15 DIC 1998

RECIBIDO

ESTUDIO DE LAS COMUNIDADES DE PEQUEÑOS ROEDORES Y MARIPOSAS EN
UN BOSQUE TROPICAL MANEJADO PARA LA PRODUCCIÓN DE MADERA Y SUS
IMPLICACIONES PARA EL MONITOREO DE LA BIODIVERSIDAD

Tesis sometida a evaluación de la Escuela de Posgrado del Programa de Enseñanza
para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de
Investigación y Enseñanza para optar al grado de

Magister Scientiae

Por

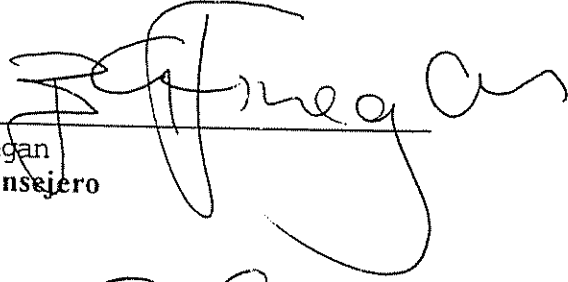
Dario Alejandro Navarrete Gutiérrez.

Turrialba, Costa Rica, 1998.

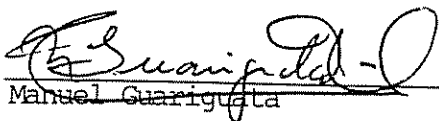
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma, por la Dirección de la Escuela de Postgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del CATIE y aprobada por el Comité Asesor del estudiante como requisito parcial para optar al grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

FIRMANTES:



Bryan Finegan
Profesor Consejero



Manuel Guariguata
Miembro Comité Asesor



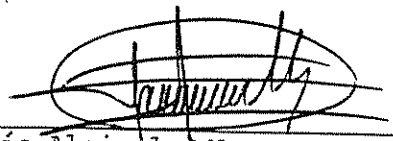
Eduardo Carrillo
Miembro Comité Asesor



José Joaquín Campos
Miembro Comité Asesor



Juan A. Aguirre
Director y Decano de la Escuela de Postgrado



Darío Alejandro Navarrete Gutiérrez
Candidato

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a las siguientes entidades y personas la elaboración del presente trabajo:

A mi esposa Patty Alba y a mis "enanos", Dari e Iris, por aguantar ese año de ausencia.

A mis padres, y a mi familia porque sin ellos no hubiera podido emprender el inicio de mis estudios en Costa Rica.

A la World Wildlife Found (WWF), por haberme apoyado económicamente para continuar mis estudios y llevar a termino la elaboración de mi tesis en Costa Rica, mediante el convenio RM02.

A la Unidad de Manejo de Bosques Naturales (UMNB) y a todo su personal, por apoyarme con los aspectos logísticos durante el trabajo de campo y en la elaboración de la tesis.

Al Dr. Bryan Finegan y a cada uno de los miembros del comité, Manuel Guariguata, José Joaquín Campos y Eduardo Carrillo por sus comentarios y sugerencias así como revisiones al manuscrito.

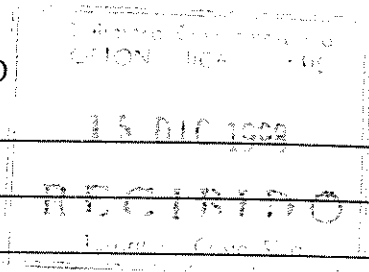
Al M. Sc. Diego Delgado por leer de manera crítica y objetiva el documento final.

Al Dr. Michael McCoy, de la Universidad Nacional de Heredia por brindarme su ayuda en el préstamo de equipo de campo.

Al Sr. Marvin Zamora personal de campo de la Unidad de Manejo de Bosques Naturales por su ayuda y amistad durante la fase de campo en Tirimbina.

Al personal de la biblioteca ORTON, por su ayuda, en especial a Juan, a Alexander y a Liss.

TABLA DE CONTENIDO



1.	<i>INTRODUCCIÓN</i>	1
2.	<i>OBJETIVO GENERAL</i>	2
2.1.	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	2
3.	<i>HIPÓTESIS</i>	2
4.	<i>REVISIÓN DE LITERATURA</i>	2
4.1.	La Diversidad Biológica: Que es y como se mide?	2
4.2.	El Monitoreo en estudios de biodiversidad	4
4.3.	Problemáticas en la medición de la biodiversidad	5
4.4.	La Riqueza como medida de biodiversidad	7
4.5.	Indicadores biológicos	13
4.6.	CRITERIOS E INDICADORES	18
4.7.	Propuesta del <i>Center for International Forestry Research</i> (CIFOR)	20
5.	<i>MATERIALES Y MÉTODOS</i>	23
5.1.	Zona de estudio	23
5.2.	MUESTREO DE BIODIVERSIDAD	28
5.3.	Análisis	32
6.	<i>RESULTADOS</i>	35
6.1.	Descripción general de la fauna de lepidopteros en La Tirimbina	35
6.2.	Comparación entre tratamientos y hábitats	45
6.3.	Muestreo de Roedores	49
6.4.	Comparación entre Tratamientos	53
7.	<i>Discusión</i>	60
7.1.	Mariposas	60
7.2.	Roedores	74
8.	<i>Conclusiones y recomendaciones</i>	80
8.1.	Mariposas	80
8.2.	Roedores	81
9.	<i>LITERATURA CITADA</i>	82
10.	<i>Apéndices</i>	88

Resumen: Actualmente, los bosques tropicales están considerados entre los ecosistemas más diversos del planeta. Sin embargo, están permanentemente amenazados por las diferentes actividades antropicas. El presente documento intenta integrar el aspecto del monitoreo de la biodiversidad dentro de las unidades de manejo forestal (UMF), con base en la utilización de criterios e indicadores (C&I), estimando los cambios en la biodiversidad en un bosque primario manejado para la producción de madera con diferentes tipos de intervención silvicultural, a través de estudios intensivos de fauna silvestre. La investigación se realizó en la finca "La Tirimbina Rain Forest Center", ubicada el Cantón Sarapiquí, Provincia de Heredia, Costa Rica. Se realizó el monitoreo de dos grupos faunísticos (mariposas y mamíferos), a través de estimaciones poblacionales, índices de riqueza y abundancia relativa e índices de dominancia. Para la evaluación de la riqueza y abundancia relativa de los grupos de mariposas de la zona de estudio se utilizaron dos tipos de muestreo: Un muestreo sistemático (MISIS) con redes de golpeo y un muestreo aleatorio estratificado (MAE), usando 16 trampas con embudo de confusión en dos tipos de hábitat. Para el monitoreo de pequeños roedores se utilizó un muestreo sistemático en cuadrantes de 50 x 50 m utilizando 120 trampas tipo Sherman en dos de los tres tratamientos dentro de la UMF durante 12 períodos de muestreo. Para ambos grupos, las variables a medir fueron el número de especies (diversidad α) y el número de individuos de cada especie (abundancia relativa). La población de roedores del género *Heteromys desmarestianus* se estimó por medio de dos métodos de estimación para poblaciones cerradas y dos de poblaciones abiertas en cada uno de los dos tratamientos. La fauna de ambos grupos se caracterizó taxonómica y estructuralmente dentro de la UMF. Se obtuvieron datos promedio por período de muestreo y régimen de precipitación. Para el grupo de lepidópteros, se registraron un total de 77 especies y 707 individuos en las 7.2 ha de bosque manejado. La subfamilia Nymphalinae fue la mejor representada con 17 especies. La subfamilia que presentó la mayor cantidad de individuos fue la Satyrinae. Se registraron 61 especies y 604 individuos a través del método de transectos y 32 especies y 103 individuos con el método de trampeo. Del total de especies registradas, solamente 16 se obtuvieron mediante ambos tipos de muestreo. No se encontraron diferencias en la distribución de las especies y de los individuos entre tratamientos, entre los dos tipos de muestreo, y entre hábitats para el número de especies y para el número de individuos. Utilizando los índices de Shannon se encontraron diferencias al comparar en dos de los tres tratamientos. Para los transectos no se encontraron diferencias entre los tratamientos. Sin embargo, cuando se analizó el muestreo con trampas, se encontró que el tratamiento de liberación y refinamiento difirió significativamente del testigo. Para el grupo de roedores, se obtuvo un total de 3 especies en 6360 trampas/noche, con un éxito de captura de 6.3 por cada 100 trampas/noche la especie más abundante fue *Heteromys desmarestianus* (N=198), seguido por *Proechimys semispinosus* (N=7) y *Dasyprocta punctata* (N=1). No se obtuvieron diferencias en el número de roedores registrados para cada uno de los tratamientos.

SUMMARY: Actually in between the ecosystems the tropical forests are considered as the most diverse of the planet. However they are permanently threatened by the different antropic activities. The presented document tent to integrate monitoring aspects for the biodiversity in forest management units (UMF) by using criterions and indications (C&I) considering the changes of biodiversity across intensive studies of wild animals in a primary forest managed for wood production with different types of silvicultural intervention. The investigation was realized in the property "La Tirimbina Rain Forest Center", located in the canton of Sarapiquí, the Province of Heredia, Costa Rica. The monitoring of the two animal groups (butterflies and mammalian) over the estimation of populations, indicated the richness and relative abundance, is the dominant index. For the evaluation of the richness and relative abundance of the butterfly groups in the studied zone two sampling types were used: One systematic sampling (MISIS) with entomological nets and one aleatory stratified sampling (MAE), using 16 traps in two habitat types. For the monitoring of small rodents a systematic sampling with quadrants of 50 x 50 m was used as well as 120 traps type Sherman. During 12 periods of sampling they were installed in two of the three treatments inside of the UMF. For both groups as variable for measurement the number of species (diversity α) and individuals of each species (relative abundance) were used. The rodent's population of the genus *Heteromys desmarestianus* esteemed in the middle of two methods for closed and two of opened populations in each of the treatments. The taxonomy and structure of both animal groups in the UMF were characterized. Average dates for the sampling period and the rainfall were obtained. In the lepidopterous group in total 77 species and 707 individuals in 7.2 ha of the managed forest were registrated. Representing 17 species the subfamily *Nymphalinae* was found to be the biggest one. The subfamily *Satyrinae* demonstrated the highest quantity of individuals. While 61 species and 604 individuals were registrated with the methods of transect 32 species and 103 individuals where recorded with the methods of traps. From all registrated species only 15 were obtained using both sampling types. For the species and individual number no differences were found in their distribution in between the treatments, the two sampling types and the habitat. Using the indices of Shannon differences were found by comparing two of the three treatments. For the transects no differences could be demonstrated for the treatments. Nevertheless while analyzing the sampling with traps, it was found out, that the treatment with liberation and refinement differed significantly from the control. For the group of rodents en total 3 specie in 6360 traps/night were obtained with an outcome of capture of 6.3 for each 100 traps/night. The most abundant species was *Heteromys desmaretianus* (N=198), followed by *Proechimys semispinosus* (N=7) and *Dasyprocta punctata* (N=1). Concerning the registrated numbers of rodents no differences were found between the treatments.

INDICE DE CUADROS

<i>Cuadro 1. Indicadores y herramientas para el inventario, y el monitoreo de la diversidad terrestre en cuatro niveles jerárquicos (Fuente: Noss, 1990)</i>	6
<i>Cuadro 2. Características de los diferentes niveles de diversidad que son de importancia para la medición y el monitoreo (Fuente: Boyle, y Sayer, 1995)</i>	7
<i>Cuadro 3. Variables y tipo de muestreo que se utilizarán para cada uno de los grupos que serán evaluados en la fase de monitoreo</i>	28
<i>Cuadro 4. Composición taxonómica de las familias de mariposas diurnas colectadas durante el periodo de muestreo de marzo - agosto</i>	35
<i>Cuadro 5. Distribución de la abundancia relativa de las especies de lepidópteros en la Finca La Tirimbina para el periodo de estudio de marzo a agosto</i>	36
<i>Cuadro 6. Promedio (\bar{x}) y desviación estandar (S) de las especies e individuos (N registrados según el tipo de muestreo para cada uno de los tratamientos. Se proporciona también el intervalo de confianza ($\bar{X} \pm S$))</i>	45
<i>Cuadro 7. Índices de diversidad para la fauna de mariposas en los tres tratamientos</i>	46
<i>Cuadro 8. Índices de diversidad según el tipo de muestreo para el bosque manejado de Tirimbina</i>	47
<i>Cuadro 9. Número de trampas/noche, número de capturas y éxito de muestreo (individuos capturados en 100/noches trampa por periodo de captura para los roedores de la Finca La Tirimbina, Costa Rica</i>	49
<i>Cuadro 10. Especies y número de individuos capturados y observados en el bosque manejado La Tirimbina para el periodo de estudio de marzo-agosto</i>	50
<i>Cuadro 11. Total de capturas y porcentaje de recapturas para <i>H. desmarestianus</i> dependiendo el sexo</i>	50
<i>Cuadro 12. Número de machos y de hembras por mes de muestreo</i>	52
<i>Cuadro 13. Peso promedio entre machos y hembras para el tratamiento de liberación</i>	54
<i>Cuadro 14. Estimación de la población de <i>H. desmarestianus</i> a partir del método de Lincon</i>	55
<i>Cuadro 15. Periodos de captura y frecuencias de captura para cada uno de los periodos</i>	55
<i>Cuadro 16. Compilación del número de animales capturados y recapturados para los tratamientos silviculturales en La Tirimbina durante el periodo de marzo-agosto</i>	56
<i>Cuadro 17. Especies de lepidópteros registrados por otras fuentes en La Tirimbina y que no se registraron en el presente estudio. (Fuente: Finegan, B, datos no pub¹, Young, 1979², 1975³)</i>	63
<i>Cuadro 18. Especies indicadoras de la calidad del bosque para Tirimbina con base en lo registrado por Brown y Hutchings (1997), Austin et al (1996), DeVries, (1987) y Thomas (1991) y los registros obtenidos en el presente estudio.</i>	68

INDICE DE FIGURAS

<i>Figura 1 Modelo conceptual que muestra los tres principales atributos de la biodiversidad. La interconexión de cada una de las esferas incluye los múltiples niveles de organización (Fuente: Noss, 1990)</i>	4
<i>Figura 2 Localización de la zona de estudio "La Tirimbina", en el Distrito Segundo La Virgen, del Cantón Sarapiquí, Provincia de Heredia, Costa Rica (Fuente: Delgado, et al. 1997)</i>	23
<i>Figura 3 Precipitación y temperatura promedio para el periodo de enero a septiembre en la Estación Biológica "La Selva", Cantón de Sarapiquí, Provincia de Heredia, Costa Rica (Fuente: Estación Biológica La Selva, 1998)</i>	24
<i>Figura 4 Trampa de cebos portátiles para muestreos cuantitativos de mariposas (Fuente: Shuey, 1997)</i>	29
<i>Figura 5 Transecto longitudinal con los puntos de observación en cada una de las repeticiones de los bloques completamente al azar para el monitoreo de mariposas</i>	30
<i>Figura 6 Distribución de las trampas en el muestreo sistemático para cada una de las repeticiones de los dos tratamientos a muestrear en la Unidad de Manejo Forestal</i>	32
<i>Figura 7 Número de especies (a) y de individuos (b), registrados por tipo de muestreo para la Finca Tirimbina durante el periodo de marzo-agosto según el método de muestreo</i>	38
<i>Figura 8 Curvas Abundancia/especies para el muestreo en transectos (a) y en trampas (b) en el bosque manejado de Tirimbina</i>	39
<i>Figura 9 Riqueza y abundancia para los totales mensuales de mariposas capturadas con redes (a) y con trampas (b), para la Finca La Tirimbina</i>	40
<i>Figura 10 Promedio diario del número de especies y de individuos para transectos (a) y para trampas (b), en la Finca La Tirimbina. Las barras indican el error estándar para cada mes</i>	41
<i>Figura 11 Promedio diario del número de especies e individuos registrados por transectos (a) y por trampas (b) según la época de precipitación. Las barras de error representan la desviación estándar</i>	42
<i>Figura 12 Curva de acumulación de especies para la fauna general de lepidópteros en la Tirimbina</i>	43
<i>Figura 13 Curva de acumulación de especies para tres de las familias representativas en el bosque La Tirimbina</i>	44
<i>Figura 14 Curva de acumulación de especies para las mariposas diurnas capturadas en redes (a) y en trampas (b) para la Finca Tirimbina</i>	44
<i>Figura 15 Número de especies de mariposas diurnas capturadas en trampas según el tipo de hábitat</i>	48
<i>Figura 16 Número de la primera captura de <i>H. desmarestianus</i> por categoría de edad y por periodo de muestreo</i>	51
<i>Figura 17 Número de individuos juveniles y adultos por periodo de muestreo</i>	51
<i>Figura 18 Proporción de machos y de hembras por mes de muestreo para la Finca Tirimbina</i>	52
<i>Figura 19 Número de individuos de <i>H. desmarestianus</i> capturados por tratamiento en la Finca La Tirimbina</i>	53
<i>Figura 20 Estimación poblacional de <i>H. desmarestianus</i> por periodo de muestreo en la Finca Tirimbina a través del MNA</i>	56
<i>Figura 21 Número de individuos de <i>H. desmarestianus</i> estimados para el TLR (a) y para el TT (b) para la Finca Tirimbina con el método del MNA</i>	57
<i>Figura 22 Estimación de la población de <i>H. desmarestianus</i> en las 7 2 ha de bosque manejado para el periodo de marzo-agosto</i>	58
<i>Figura 23 Número de individuos marcados y no marcados por periodo de muestreo en cada uno de los tratamientos</i>	59
<i>Figura 24 Estimaciones poblacionales de <i>H. desmarestianus</i> para 7 2 ha de bosque manejado en la Finca La Tirimbina</i>	59

APÉNDICES

<i>Apéndice 1. Tipos de indicadores y de verificadores primarios y secundarios (Fuente: Stork et al. 1997)</i>	88
<i>Apéndice 2. Fauna de mariposas registrada para La Selva y áreas adyacentes (Fuente: DeVries, 1991)</i>	89
<i>Apéndice 3. Mastofauna registrada para La Selva y áreas adyacentes (Fuente: Stiles y Levey, 1994)</i>	91
<i>Apéndice 4. Especies de mariposas diurnas colectadas durante el periodo de marzo-agosto, en transectos para los tres tratamientos.</i>	94
<i>Apéndice 5. Especies y número de individuos de mariposas diurnas capturadas con trampas para el periodo de marzo - agosto, para dos de los tres tratamientos y por parcela</i>	96
<i>Apéndice 6. Especies registradas con un solo individuo según el tipo de muestreo y por parcelas</i>	97
<i>Apéndice 7. Subfamilias con las diez especies más abundantes para cada una de las parcelas en el bosque manejado de La Tirimbina. Sbf= Subfamilia, S=Especie I= Individuos</i>	98
<i>Apéndice 8. Especies de mariposas capturadas en trampas según el tipo de hábitat en la Finca La Tirimbina para el periodo de marzo-agosto</i>	99

1. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales se localizan entre el Trópico de Cáncer y el Trópico de Capricornio, a partir de los 23° 27' de latitud norte y sur. Con base en criterios geobotánicos y ecológicos, la definición de los trópicos se debe a las condiciones climáticas específicas y en el tipo de vegetación (Lamprecht, 1990).

El globo terrestre, tiene representado el bosque tropical en tres grandes bloques: a). En América se encuentra aproximadamente la mitad de estos bosques con una cobertura cercana a los 4 millones de km², b). Al sureste de Asia le corresponde la segunda gran extensión con un total de 2.5 millones de km², c). África, presenta el tercer gran bloque con una cobertura de 1.8 millones de km² (Whitmore, 1995).

Durante 1990, el área total de bosques tropicales naturales se estimó en 1715 millones de ha, 36 % del área terrestre total en los trópicos. De este total, el bosque tropical lluvioso (656 millones de ha), y el bosque húmedo tropical (626 millones de ha), constituyen las más grandes porciones (38 y 37 % respectivamente). Cerca de la mitad de área del bosque denso se concentra en tres países (Brasil, Zaire e Indonesia); (Burgess, 1993).

Actualmente, estos ecosistemas a pesar de ser considerados entre los más diversos del planeta (Turner y Corlett, 1996; Wilson, 1988), están permanentemente amenazados por las diferentes actividades antropogénicas, entre las que destaca: la deforestación, la extracción de madera sin planificación de manejo, el cambio del uso de suelo, la cacería ilegal y el tráfico de flora y fauna silvestres, la introducción de especies exóticas y el uso indiscriminado de agroquímicos (March *et al.* 1995).

Tomando en consideración que las interacciones entre plantas y animales son uno de los componentes más importantes de los trópicos y que la mayoría de los vertebrados nativos que habitan el bosque tropical se desarrollan en los hábitat de bosque maduro, Payme (1995) y Stork, *et al.* (1997), coinciden en indicar que actualmente los dos problemas críticos que constituyen la principal atención en diversos encuentros científicos son:

- 1) El desarrollo de criterios e indicadores (C&I), para la calidad y conservación de la biodiversidad como parte del manejo sostenible del bosque;
- 2) La evaluación del impacto que las actividades antrópicas pueden causar sobre el bosque.

Algunas de las actividades de manejo de los bosques para la extracción maderera o bien los diferentes tratamientos silviculturales aplicados en los bosques, pueden representar la disminución de algunas especies del interior o aumentos en especies de borde y oportunistas. Tales cambios pueden presentar alteraciones cualitativas y cuantitativas significativas en la biodiversidad. En este contexto, el presente documento intenta integrar el aspecto del monitoreo de la biodiversidad dentro de las unidades de manejo forestal, con base en la utilización de criterios e indicadores que permitan estimar y evaluar de una manera eficiente y con un mínimo de costos logísticos la diversidad biológica en los bosques tropicales.

2. OBJETIVO GENERAL

Estimar los cambios en la biodiversidad de mariposas diurnas y pequeños roedores en un bosque primario manejado para la producción de madera sometido a diferentes tipos de intervención silvicultural.

2.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Elaborar una lista de especies de mariposas y roedores, para un bosque húmedo tropical intervenido de tierras bajas, incluyendo sus preferencias de hábitat determinadas de la literatura y los resultados obtenidos en el presente estudio.
2. Conocer y comparar la distribución temporal y espacial de las especies de mariposas y de pequeños roedores y determinar de que manera los tratamientos silviculturales están influyendo en su distribución en el bosque.
3. Con base en la comparación anterior, proponer cambios concretos a los C&I propuestos por CIFOR para su aplicación en los bosques de Costa Rica.

3. HIPÓTESIS

- 1) H_0 : Las operaciones de manejo que se aplican en el bosque con el objetivo de producir madera no afectan la biodiversidad de los grupos de mariposa y de pequeños roedores del bosque.

4. REVISIÓN DE LITERATURA

4.1. LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA: QUE ES Y COMO SE MIDE?

El concepto de biodiversidad ha cambiado con el paso del tiempo. Actualmente, diversos autores entre los que destaca Pielou (1994) y Gaston (1996), consideran el

término biodiversidad como parte de la ecología aplicada y se refiere a la variabilidad entre los organismos vivos, su diversidad genética y los tipos de comunidades ecológicas dentro de las cuales los organismos están inmersos. La diversidad biológica, es uno de los procesos evolutivos que se manifiesta en la existencia de las diferentes formas de ser. La mutación y la selección natural determinan las características y la cantidad de diversidad que existe en un lugar y momento dados (Halffter, 1992). Por otra parte, la biodiversidad se considera como un recurso global que puede ser clasificado, utilizado y sobre todo preservado (Boyle y Sayer, 1995; Wilson, 1988).

Sin embargo, la conservación de la biodiversidad puede enfocarse en múltiples niveles de organización y en diferentes escalas espacio-temporales. La mayoría de las definiciones se basan en la estructura jerárquica de la genética, población-especies, comunidades-ecosistemas, y niveles del paisaje. Diversos autores reconocen que cada uno de estos niveles puede estar dividido en tres unidades o atributos que determinan y constituyen la biodiversidad de un área: a). Composición; b). Estructura y c). Función (Noss, 1990; Orians, 1994 Figura 1).

Por lo anterior, la diversidad biológica puede medirse a diferentes escalas: 1) En un nivel geográfico, determinado por la heterogeneidad de los ecosistemas que se presentan en una región. A este nivel se le conoce como diversidad *gamma* (γ). 2). En la escala ecológica, la diversidad tiene dos componentes bien definidos en el análisis de las comunidades: la diversidad *alfa* (α), que es una función de la cantidad de especies presentes en un mismo hábitat, siendo uno de los componentes más importantes de las selvas tropicales; y la heterogeneidad espacial dentro de un ecosistema o diversidad *beta* (β), que es una medida de la partición del ambiente en parches o mosaicos biológicos. 3). El tercer componente es la existencia de un componente genético o intraespecífico de la heterogeneidad biológica. Una sola especie puede presentar mucha o poca variabilidad genética dada por la cantidad de alelos diferentes que tenga cada gen, y los caracteres que estos diferentes alelos codifiquen en el organismo (Halffter, 1992).

Aún así, en la práctica, la biodiversidad se mide por el número de especies (riqueza) y la rareza de las especies (Halffter y Ezcurra, 1992; Pielou, 1994). Esto es óptimo si se piensa en la protección del mayor número de especies de un sitio dado. Sin embargo,

al incorporar mediciones más sofisticadas se toman en cuenta diferentes criterios para dar determinado peso a las especies. Por ejemplo, la unquidad taxonómica o endemismo (Pomeroy, 1993; Williams y Gaston, 1994), por lo anterior, se requiere del mantenimiento del complejo genético y ecológico de los elementos biológicos que interactúan en los diferentes niveles jerárquicos y funcionales (Kremen, *et al.* 1994).

4.2 EL MONITOREO EN ESTUDIOS DE BIODIVERSIDAD

Tomando en cuenta que los hábitat o los ecosistemas cambian en el tiempo, el monitoreo debe considerarse como un mecanismo de retroalimentación para mejorar la integración entre los programas de conservación y el desarrollo de las zonas tropicales (Kremen, *et al.* 1994, Pearson, 1995). Boyle y Sayer (1995), mencionan que cualquier programa de monitoreo, debe contener tres características fundamentales o de importancia crítica:

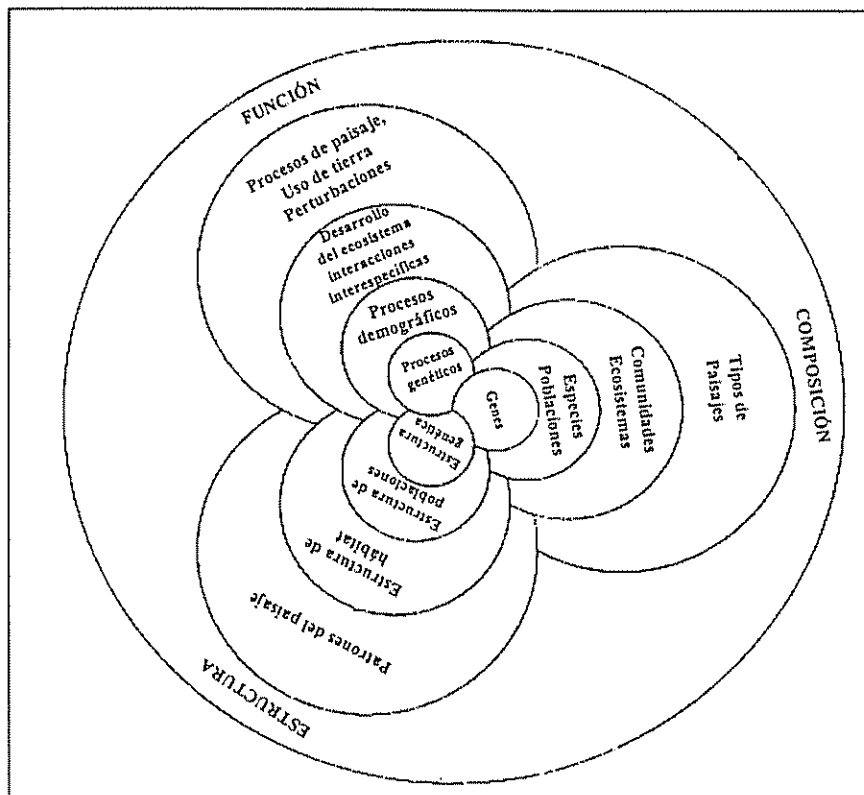


Figura 1 Modelo conceptual que muestra los tres principales atributos de la biodiversidad. La interconexión de cada una de las esferas incluye los múltiples niveles de organización (Fuente: Noss, 1990).

1. El tiempo de actividad del monitoreo deberá ser constante y también debe tomar en cuenta la sensibilidad de cualquiera de los indicadores que se estén usando, ya que si se usan especies indicadoras, un tiempo inapropiado de monitoreo podría ser cuando en el curso normal de variaciones anuales las especies se pueden presentar en bajas abundancias o estar ausentes de un sitio determinado. Esto es frecuente en el caso de especies migratorias.
 2. El lugar de monitoreo puede seleccionarse estratégicamente, y nuevamente utilizarse consistentemente.
 3. Tomar en cuenta la escala en la que se lleva a cabo el monitoreo la cual deberá ser apropiada al tipo de indicadores que serán usados. Por ejemplo, si un grupo de escarabajos es utilizado para el monitoreo, las unidades de muestreo podrían reflejar el pequeño tamaño morfológico y la alta diversidad del grupo y se necesitaría recurrir a la toma de muestras independientes de numerosas localidades representativas de la unidad total de área que se está monitoreando.
- El principal éxito del monitoreo de la biodiversidad es proveer con datos apropiados y confiables. Así mismo, que esta información se proporcione a los tomadores de decisiones con el objetivo de realizar comparaciones cuantitativas de la respuesta de la diversidad biológica antes y posterior a la aplicación de programas de desarrollo (Kremen, *et al.* 1994).

Debido a que no es posible incluir a todas las especies en los planes de manejo la conservación de la biodiversidad podría enfocarse en el monitoreo. La utilización de especies indicadoras de los hábitats que son sensibles a la fragmentación, la contaminación u otro tipo de alteraciones ambientales que degradan la biodiversidad (Carroll y Meffe, 1994). El cuadro 1 presenta una compilación de los indicadores y las herramientas para inventariar y monitorear la diversidad biológica y que pueden auxiliar en la selección de los indicadores a usar en proyectos de monitoreo. De igual manera, presenta un listado de atributos para tomar en consideración durante la preparación de informes o evaluaciones de impacto ambiental.

4.3. PROBLEMÁTICAS EN LA MEDICIÓN DE LA BIODIVERSIDAD

En el nivel genético y de especie, los alelos individuales o las especies son bastante discretos y reconocibles. Sin embargo, los alelos no pueden observarse sin sistemas de detección que son caros y sofisticados. El número de alelos, y como se combinan,

Cuadro 1. Indicadores y herramientas para el inventario, y el monitoreo de la diversidad terrestre en cuatro niveles jerárquicos (Fuente: Noss, 1990).

	Indicadores			
	Composición	Estructura	Función	Herramientas para su medición
Paisaje Regional	Identificación Distribución Riqueza Proporción de parches de hábitat Tipos de paisaje Patrones de distribución de especies	Heterogeneidad Conectividad Fragmentación Tamaño del parche	Procesos de disturbio Periodo de rotación Predicción Intensidad Severidad Tasa de reciclaje de nutrientes Tasa del flujo de energía Tasas de erosión.	Fotografía aérea, y satelital Sistemas de Información Geográfica (SIG). Estadísticas espaciales, índices matemáticos, heterogeneidad, conectividad, propagación, diversidad, bordes, morfología y autocorrelación.
Comunidad y Ecosistema	Identidad, frecuencia abundancia relativa, riqueza, equitabilidad, diversidad de especies y gremios proporción de endemismos, especies amenazadas, y en peligro; curvas de dominancia-diversidad; proporción de formas de vida, coeficientes de similitud	Variables del sustrato y del suelo, pendiente, vegetación, biomasa, y fisionomía, densidad del follaje, apertura del dosel, proporción de aberturas,; abundancia, densidad y distribución agua y recursos,	Productividad de biomasa y de recursos, herbivoría, parasitismo y tasas de predación, colonización y tasas de extinción local, dinámica de parches (proceso de los disturbios a escala fina, tasa de ciclaje de nutrientes, tasas de intrusión humana e intensidad.	Fotografía aérea y otros datos de sensores remotos, estaciones fotográficas a nivel-suelo, mediciones físicas del hábitat e inventarios de recursos, índices de sustentabilidad del hábitat observaciones, censos e inventarios, capturas y otras metodologías de muestreo; índices matemáticos de diversidad y heterogeneidad
Población de especies	Abundancia absoluta o relativa, frecuencia, importancia o valor de la cobertura, biomasa, densidad.	Dispersión (microdistribución), área de distribución (macrodistribución); Estructura poblacional (relación de sexos y de edades), variables del hábitat, conteniendo variabilidad morfológica individual.	Procesos demográficos (fertilidad, tasa de reclutamiento, sobrevivencia y mortalidad), dinámica de las metapoblaciones, genética de la población, fluctuación de la población, fisiología, historia de vida, fenología, tasa de crecimiento, aclimatación y adaptación.	Censos, (observaciones, conteos, capturas, telemetría, modelos del hábitat -especies, índices de disponibilidad del hábitat , análisis de la viabilidad de las poblaciones
Genética	Diversidad de alelos, presencia de alelos raros, recesividad deletoria, variantes cariotípicas.	Censos y tamaño efectivo de la población, heterocigosidad, polimorfismo fenotípico o cromosómico, solapamiento en las generaciones, heredabilidad.	Depresión reproductora, Tasa de entrecruzamiento Tasa de deriva genética Flujo de genes. Tasa de mutación. Intensidad de selección	Electroforesis, análisis de cariotipos, secuencia de DNA, análisis morfológico.

formando genotipos multiloculares, determinan la diversidad genética efectiva. El gran número de loci en los genes, hace también imposible cuantificar únicamente una muestra pequeña de la diversidad genética total. El manejar números grandes representa también un problema al cuantificar la diversidad de especies, y este problema se complica por el hecho de que muchos de los grupos de organismos que contribuyen a la biodiversidad no son fáciles de observar por su pequeño tamaño o el hábitat donde se encuentran (por ejemplo, los microorganismos del suelo).

Otras especies son móviles y tienen una aversión a ser muestreadas (por ejemplo muchas especies de aves y mamíferos). Taxones con una distribución local o restringida pueden distribuirse en áreas de alta riqueza de especies y por lo tanto requerir de protección individual (Scott, *et al.* 1993). En contraste a los genes y a las especies, los ecosistemas frecuentemente presentan una mayor dificultad ya que no son fácilmente distinguibles y podrían requerir algún proceso de ordenación para su identificación (Boyle y Sayer, 1995). Esto confirma que el monitoreo de algunos componentes de los niveles de organización de la diversidad, es difícil (Cuadro 2).

Cuadro 2. Características de los diferentes niveles de diversidad que son de importancia para la medición y el monitoreo (Fuente: Boyle, y Sayer, 1995).

	Tamaño de las Unidades.	Número de unidades	Distinción de las unidades	Facilidad de conceptualización	Facilidad de medición
Genes	Muy pequeños	Demasiados	Fácil para la mayoría	Baja	Cara y consume tiempo
Especies	Muchos de ellos son pequeños	Demasiados	Fácil para la mayoría	Alta	Consume tiempo y es incorrecto si solo se toma una muestra
Ecosistemas	Bueno	Bueno	Baja	Mediana/baja	Difícil
Paisajes	Bueno	Bueno	Fácil para la mayoría	Baja	Difícil

4.4. LA RIQUEZA COMO MEDIDA DE BIODIVERSIDAD

Pielou (1994) menciona que la riqueza (el número de especies en la comunidad), es tanto la medición de la diversidad y de la biodiversidad misma. Por su parte, Storck *et al.* (1997) estiman que las evaluaciones detalladas de riqueza taxonómica requieren listados de especies que sean confiables. En evaluaciones con C&I, dos aproximaciones - especies indicadoras y taxa de órdenes superiores- pueden ser utilizados.

Gaston (1996), menciona que la conexión entre la riqueza de especies y el número de unidades taxonómicas superiores tienden a estar positivamente relacionadas. Por otro lado, sobre la mayoría de los períodos de tiempo el número de especies presenta cambios. Estos cambios tienen esencialmente tres componentes: El primero es el resultado de movimientos regulares de las especies (diariamente, temporalmente o quizás anualmente). Esto es más evidente en pequeñas escalas de tiempo. El segundo componente a cambios en el número de las especies presentes en un área es una consecuencia de eventos de colonización y extinción. Por último, debido a cambios en el número de especies en un área.

Para zonas donde los métodos de evaluaciones ecológicas rápidas (E.E.R.) o investigaciones más detalladas han sido conducidas, el uso podría hacerse de los resultados obtenidos. Sin embargo, Balmford *et al.* (1996 citado por Stock, *et al.* 1997) encontraron que la riqueza de especies dentro de un grupo puede ser más predecible a nivel de familia o incluso a nivel de orden que la riqueza de especies en supuestos grupos indicadores. Otro punto de consideración importante es que la lista de la mayoría de los taxa requieren el trabajo de expertos adiestrados sobre un periodo de tiempo largo. Las personas locales pueden frecuentemente proveer rápidas y fiables estimaciones de las especies presentes, al menos para grupos como los mamíferos, ofidios, aves, algunos invertebrados y muchas familias de plantas.

Índices de Diversidad

En general, los métodos para cuantificar la diversidad se derivan a partir de los datos de la riqueza. Con base en que la abundancia de las especies, más que la riqueza únicamente, es considerada una medida más sensible a la perturbación ambiental (Magurran, 1988), algunos de los índices de diversidad más utilizados son el de Margalef (Mg) y el índice de Menhick (Mn):

$$D_{Mg} = \frac{S-1}{\ln N} \qquad D_{Mn} = \frac{S}{\sqrt{N}}$$

los cuales utilizan alguna combinación de la riqueza (S número de especies registradas) y N (el número total de individuos sumados sobre el total de especies S). Conjuntamente con la abundancia relativa de cada uno de los individuos, el índice de Shannon asume que todas las especies se encuentran distribuidas al azar y también

que están representadas en la muestra (Magurran, 1988), y se expresa de la siguiente manera:

$$H = - \sum p_i \ln (p_i)$$

donde

p_i = la proporción de individuos encontrados en la i th especie. En una muestra, el verdadero valor de p_i se desconoce pero se estima como n_i/N .

Así mismo, se calculó la varianza de H' :

$$\text{Var } H' = \frac{\sum p_i (\ln p_i)^2 - (\sum p_i \cdot \ln p_i)^2}{N} + \frac{S - 1}{2N^2}$$

Utilizando el método de Hutchenson (citado por Magurran, 1988), se calcula una prueba t para diferencias significativas entre las muestras:

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{\left(\text{Var} H'_1 + \text{Var} H'_2 \right)}$$

Donde

H'_1 = Es la diversidad de la muestra 1.

$\text{Var } H'_1$ = Es la varianza.

Los grados de libertad se calculan utilizando la ecuación:

$$df = \frac{(\text{Var} H'_1 + \text{Var} H'_2)^2}{\left[\frac{(\text{Var} H'_1)^2}{N_1} \right] + \frac{(\text{Var} H'_2)^2}{N_2}}$$

donde

N_1 y N_2 = Número total de individuos en las muestras 1 y 2 respectivamente.

Con base en el índice de Shannon, se calcula la máxima diversidad (H_{\max}). Esta puede obtenerse cuando todas las especies son igualmente abundantes, en otras palabras; si $H' = H_{\max} = \ln S$.

La proporción de diversidad observada a la máxima diversidad puede por tanto ser tomada como una medida de la equitatividad (E) donde

$$E = \frac{H'}{H_{\max}} = \frac{H'}{\ln S}$$

El valor de E está comprendido entre 0 y 1.0, representando una situación en la cual todas las especies son igualmente abundantes. Esta medición de la equitabilidad asume que todas las especies de la comunidad se contaron dentro de la muestra.

Además de los anteriores índices de heterogeneidad, los índices referidos a medidas de dominancia se inclinan más hacia la abundancia de las especies más comunes, en lugar de proveer una medida de la riqueza de las especies. Entre estos índices se aplicaron los siguientes:

Índice de Simpson (D): Este índice proporciona la probabilidad de que cualquiera de los individuos capturados aleatoriamente de una comunidad infinitamente grande sean de la misma especie. El índice de Simpson se inclina fuertemente hacia las especies más abundantes en la muestra, mientras que es menos sensible a la riqueza de especies. Se calcula de la siguiente manera:

$$D = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

donde

p_i = La proporción de individuos de la *i*th especie.

Para una comunidad finita, la forma adecuada para calcular el índice sería:

$$D = \frac{1}{\sum_{i=1}^s \frac{n_i (n_i - 1)}{N(N-1)}}$$

donde

n_i = Número de individuos en la *i*th especie.

N = Número total de individuos.

Debido a que cuando D incrementa, la diversidad decrece, el índice de Simpson usualmente se evaluó en sus tres formas D, 1-D y 1/D (Magurran, 1988).

Además de medir la riqueza y la abundancia de las poblaciones animales, algunos métodos de captura recaptura permiten estimar el tamaño de la población en un determinado tiempo y espacio. Estos son importantes para determinar de que manera se distribuyen las especies en un lugar y tiempo determinados. Entre estos métodos se pueden diferenciar dos clases de modelos para la estimación de una población:

A). Modelos de poblaciones cerradas.

a).- El método de Lincon-Petersen. Es el método de muestreo para estudios de captura-recaptura más sencillo (Pollock *et al.* 1990) Este método toma en cuenta una muestra de n_1 animales que son capturados y liberados. Posteriormente se toma una muestra de m_2 animales que han sido marcados. Una estimación de la población (N), se puede basar sobre la relación de animales marcados en la segunda muestra, y se podría reflejar la misma relación en la población así que

$$\frac{m_2}{n_2} = \frac{n_1}{N}$$

El cual da el estimador:

$$\hat{N} = \frac{n_1 n_2}{m_2}$$

Y su varianza esta estimada por

$$\text{var } \hat{N} = \frac{(n_1 + 1)(n_1 - m_2)(n_2 - m_2)}{(m_2 + 1)^2}$$

El estimador de Lincon asume las siguientes consideraciones:

a). La población es cerrada a adiciones (nacimientos e inmigraciones), y pérdidas (muertes y emigraciones).

b). Todos los animales tienen la misma probabilidad de ser capturados en cada muestra.

c). Las marcas no se pierden y no eluden la atención del observador.

2). Modelo de Heterogeneidad. Este modelo permite la heterogeneidad (la probabilidad de captura en cualquier muestra es una propiedad del animal y puede variar entre todos los animales de la población), esta variación se puede deber a muchos factores entre los que se pueden mencionar: la edad, el sexo, el rango social o la territorialidad con relación a la trampa; pero no la reacción a la trampa (trampofilia o trampofobia). El modelo supone que cada animal tiene su propia y única probabilidad de captura ($p_j, j=1...N$), y ésta permanece constante durante todos los periodos de muestreo. Para este método se utilizó el procedimiento de estimación de la navaja (*Jackknife*), que es probablemente el método más robusto propuesto hasta ahora para este modelo (Ottis *et al.* 1978; Pollock y Otto, 1983).

B). Modelos de poblaciones abiertas

3). Modelo de Jolly. Permite la estimación del tamaño de la población en cada período de muestreo además de los índices de supervivencia y los números de nacimientos entre los períodos de muestreo. El modelo tiene además de los supuestos del estimador de Lincon el siguiente supuesto (Pollock *et al.* 1990):

1. Cada animal marcado presente en la población inmediatamente después de la i th muestra, tiene la misma probabilidad de supervivencia (ϕ), hasta el tiempo de muestreo ($i+1$, $i=1,2,\dots,k-1$). Los paramertros a estimar y las estadística se definen de la siguiente manera:

M_i = El número de animales marcados en la población en el momento de tomar la i -ésima muestra ($i=1,\dots,k$, $M_1=0$).

N_i = El número total de animales en la población en el momento de tomar la i -ésima muestra ($i=1,\dots,k$).

B_i = El número de animales nuevos que entran a la población entre la i th y la $(i+1)$ th muestras, y que permanecen todavía en la población en el tiempo en que la muestra $(i+1)$ th es tomada ($i=1,\dots,k$).

ϕ_i = La probabilidad de supervivencia para todos los animales entre la i th y la $(i+1)$ th muestras, ($i=1,\dots,k$).

p_i = La probabilidad de captura para todos los animales en la i th muestra, ($i=1,\dots,k$).

Las estadísticas se definen como:

m_i = El número de animales marcados capturados en la i th muestra ($i=1,\dots,k$).

u_i = El número de animales sin marcar capturados en la i th muestra ($i=1,\dots,k$).

$n_i = m_i + u_i$, el número total de animales capturados en la muestra ($i=1,\dots,k$).

R_i = El número de los n_i que son liberados despues de la i th muestra ($i=1,\dots,k$). Es posible que no sean todos los animales, debido a pérdidas en la captura o en el manejo de los animales.

r_i = El número de los animales R_i liberados en i que son capturados de nuevo ($i=1,\dots,k-1$)

z_i = El número de animales capturado antes de i no capturado en i , y capturados de nuevo posteriormente ($i=2,\dots,k-1$).

El estimador de la población es:

$$\hat{N} = \frac{(n_i + 1)\tilde{M}_i}{m_i + 1}$$

donde

$$\tilde{M}_i = m_i + \frac{(S_i + 1) * Z_i}{R_i + 1}$$

y

$$\alpha = m_i + 1 / n_i + 1$$

4). Método de Enumeración. Método conocido como *Minimum number know alive (MNA)*. En este método, los animales que son capturados u observados en un periodo de muestreo particular, i , los cuales no se volvieron a registrar en posteriores muestras, se asume que murieron o emigraron entre i e $i+1$

El estimador del método de enumeración es el siguiente:

$$\hat{N}_i = n_i + z_i$$

donde n_i es el número de animale capturados en la i th muestra y z_i el número de animales capturados antes y después de la muestra i th, pero no en la muestra i th.

4.5. INDICADORES BIOLÓGICOS

4.5.1. INTRODUCCIÓN

Un bioindicador es un grupo o comunidad de organismos relacionados que inciden en una conducta observable y que a su vez pueden estar estrechamente ligados a ciertas condiciones ambientales. Es decir, pueden ser utilizados como un componente cuantitativo. Un entendimiento de las interacciones y estructuras de los ecosistemas muestran las bases para el uso práctico de bioindicadores y el monitoreo biológico (Ellenberg *et al.* 1991).

A pesar de ser un componente innovador y a la vez controversial; dentro del área de la biodiversidad el uso de taxones indicadores está recibiendo una atención considerable. Sin embargo, un problema frecuente es el que la mayoría de los taxones indicadores se seleccionan por dos principales razones: a) por ser especies raras o que se han considerado en situación de conservación crítica (en peligro de extinción), la presión pública generalmente enfoca los esfuerzos sobre el taxon mismo y no lo que está supuestamente indicando. b) Algunos taxa han sido definidos por los científicos

como indicadores, únicamente a causa de la familiaridad que han tenido con ellas, por medio de investigaciones en otras áreas relacionadas (Pearson, 1995).

4.5.2. TIPOS DE INDICADORES BIOLÓGICOS

Noss (1990), enlista cinco categorías de especies que pueden garantizar esfuerzos especiales para la conservación de la diversidad, por medio del monitoreo intensivo y continuo:

1. Especies indicadoras. Especies que señalan los efectos de perturbaciones sobre un número de otras especies con similares requerimientos de hábitat.
2. Especies clave. Especies sobre las cuales, la diversidad de una gran parte de la comunidad depende (Noss, 1990). Aquellas que son reconocidas por jugar un papel fundamental en el mantenimiento, estructura e integridad de los ecosistemas. Un ejemplo de esto son los amates (*Ficus sp.*), que a través de sus frutos representan el recurso del cual dependen los primates y muchas especies de aves frugívoras en los bosques tropicales (Burley y Gauld, 1995).
3. Especies sombrilla: Aquellas que requieren de grandes requerimientos de área, las cuales, si cuentan con suficiente protección del hábitat podrían traer consigo la protección de otras especies.
4. Especies bandera: Son aquellas especies populares o carismáticas que sirven como símbolos recuperando iniciativas de conservación.
5. Especies vulnerables: Son aquellas especies raras, debilitadas genéticamente, de baja fecundidad, dependientes de parches o recursos no predecibles, perseguidas o de otra manera propensas a la extinción en unidades de paisaje dominadas por actividades antrópicas.

Tomando en cuenta que las especies indicadoras son especies suficientemente conocidas y que el incremento o disminución de sus poblaciones pueden determinar los cambios sobre el ecosistema y sus consecuentes efectos (ejemplo, deforestación, contaminación y cambios macro y microclimáticos; Ellenberg *op cit.*) las conclusiones que se tomen dependen directamente de las investigaciones que se realicen.

Vitt *et al.* (1990, citado en Carroll y Meffe, 1994), sugiere que dentro de los vertebrados, los anfibios pueden ser indicadores de la degradación ambiental por ser más sensibles al estrés ambiental que otras especies de vertebrados, debido a que son organismos que están estrechamente ligados a las características de sus hábitat

naturales (Muñoz, *et al.* 1996), sin embargo, podrían ser especies indicadoras que no son apropiadas para otras regiones (Carroll y Meffe, 1994).

La extrapolación frecuentemente se realiza con base en mediciones en un nivel inferior de organización biológica para estimar un efecto producido en un nivel superior. Por ejemplo, los estudios de historia de vida de poblaciones individuales son utilizadas algunas veces para estimar efectos en el nivel de comunidad. Este problema introduce incertidumbre cuando estudios reduccionistas se usan para entender las escalas mayores. La forma más común que la extrapolación toma es el uso de las denominadas especies indicadoras como sustitutos de la comunidad o aún del ecosistema. Un ejemplo, es el búho manchado (*Strix occidentalis*), el cual requiere de grandes extensiones de bosque maduro y en ocasiones ha sido considerada una especie indicadora para este tipo de hábitat. Esta especie podría ser un buen indicador de parches grandes de bosque maduro. El búho podría ser un sustituto de poco valor para muchas especies, (de ratones por ejemplo), que prosperan en parches pequeños de bosque maduro. Usando la presencia del búho como un indicador de la calidad del hábitat, podríamos subestimar la conservación de la alta calidad del hábitat para vertebrados que tienen una mayor vagilidad, es decir, la facultad de movimiento que tienen los organismos (Carroll y Meffe, 1994; Odum, 1986). Los planes de manejo requieren conocer estos factores de incertidumbre para desarrollar políticas prioritarias para minimizar su magnitud y efecto (Carroll y Meffe, 1994).

4.5.3. CARACTERÍSTICAS DE LAS ESPECIES INDICADORAS PARA SU SELECCIÓN

A pesar de que son muy diversos los criterios para la selección de especies indicadoras, la mayoría de los autores coinciden en cuatro puntos importantes para estudios que se enfoquen en el conocimiento y monitoreo de la biodiversidad:

1. Establecer que se está midiendo o valorando.
2. Los indicadores deberán ser específicos a los ecosistemas para así determinar si la selección de especies indicadoras permitirá responder a preguntas relevantes para el manejo y la conservación de la diversidad a través del monitoreo.
3. Determinar cuáles son los mejores indicadores para cada uno de los niveles de organización. Así, si uno está monitoreando una población, los indicadores podrían seleccionarse a nivel de individuos o a nivel genético.

Con base en lo anterior, Noss (1991) y Pearson (1995), mencionan que los indicadores por ser considerados sustitutos de medición para efectos puntuales de conservación, tales como la biodiversidad, podrían o deberían presentar algunas de las siguientes características:

- a) Ser taxonómicamente bien conocidos y estables para que las poblaciones puedan ser bien definidas. Los taxa más estables como las mariposas, los escarabajos tigre y las aves tienden a tener menos de un 10 % de sinonimias (Pearson, 1995).
- b) Que su biología y en general su ciclo de vida sea entendible. En ocasiones es difícil establecer cuantitativamente que taxon cuenta con una biología e historia bien conocida. La utilización de revistas y artículos que tomen en cuenta la biología de un taxón presentan la información más reciente de los grupos mejor conocidos (Pearson, 1995). Es decir, conocer las etapas del ciclo biológico, tener conocimiento de sus enemigos naturales, su tolerancia física y la capacidad de diferenciar entre los ciclos naturales o dirigirse a aquellos inducidos por estrés antropogénico.
- c) Los niveles taxonómicos superiores (orden, familia, tribu, género), deben presentar una amplitud de hábitats y un área de distribución geográfica amplia. Pearson (1995), señala que la utilización de especímenes de museos o bien notas de campo no publicadas pueden ser usadas para demostrar la amplia ocurrencia geográfica del taxón. Los taxones superiores que ocupan un tipo de hábitat estrecho o que se distribuyen en un área geográfica restringida, pueden ser utilizados como indicadores apropiados para problemas de conservación locales, pero son poco convenientes para ser utilizados en otras regiones y hábitats excepto por la extrapolación indirecta que aunque puede en ocasiones ser un buen método, anteriormente se ha comentado que presenta algunos sesgos importantes (Carroll y Meffe, 1994).
- d) Los niveles taxonómicos inferiores (especie, subespecie), deberán tener poblaciones suficientemente especializadas en hábitats reducidos, y suficientemente sensibles para proveer de una advertencia anticipada sobre el cambio de hábitat (Pearson, 1995).
- e) Que tenga la capacidad de proveer de una continua valoración sobre un amplio rango de estrés; es decir, que tenga la capacidad de resistir el impacto de las actividades humanas durante períodos considerables de tiempo (Noss, 1991).

- f) Que sea relativamente independiente del tamaño de muestra (Noss, 1991).
- g) Fácil de medir, coleccionar y calcular (Noss, 1991). Es importante hacer notar que el conocimiento taxonómico incompleto, no impide la evaluación de taxones como indicadores para el conocimiento de la diversidad (Kremen, 1994), así mismo el trabajar con grupos de organismos fáciles de identificar y observar permitirá ganancias en tiempo al realizar cualquier programa de monitoreo.
- h) Relevante a fenómenos ecológicamente significativos. Permitiendo con esto, reflejar los patrones observados en otros taxones relacionados o no a la especie. Para los estudios de monitoreo, un taxon indicador podría mostrar patrones de respuesta a factores tales como la contaminación y la degradación del hábitat. (Noss, 1991; Pearson, 1995).
- i) Que presente interés potencial para la realización de estudios de carácter científico y que a su vez presente características que promuevan el desarrollo económico y político, especialmente en los países en desarrollo donde la investigación científica que se llevan a cabo en períodos de tiempo prolongados es considerada un lujo.
- Dado que ningún indicador posee todas estas propiedades deseables, en ocasiones se requieren indicadores complementarios, como parte de una estrategia de análisis de riesgo que se enfoca sobre hábitat claves (incluyendo corredores, mosaicos y otras estructuras de paisaje), como para las especies (Noss, 1990; Pearson, 1995).
- Para programas de monitoreo amplios, es recomendable la selección de indicadores que colectivamente representen múltiples niveles de organización (especies, poblaciones, comunidades, ecosistemas y paisajes), según las perspectivas de la estructura, composición y función de los ecosistemas a monitorear (Kremen *et al.* 1994). Esta capacidad de evaluación engloba la respuesta de los ecosistemas a efectos antropogénicos que ocurren tanto al nivel de paisaje (ejemplo la deforestación), como a nivel de especie (por ejemplo, la cacería).
- Para desarrollar programas de monitoreo adecuados es necesario llevar a cabo dos tipos de actividades básicas: a). Monitorear los cambios en la diversidad biológica utilizando especies indicadoras (monitoreando la diversidad biológica) y; b). El monitoreo de los efectos humanos sobre especies focales (monitoreando el impacto; Kremen *et al.* 1994)

De acuerdo con Scott *et al.* (1993), el papel que desempeñan los vertebrados en las interacciones de las comunidades, implican una alta correlación entre la riqueza de las especies de vertebrados y la biodiversidad total. Aunque esta hipótesis no puede ser confirmada empíricamente hasta completar listados de especies. Algunas especies de vertebrados son consideradas "especies sombrilla" para grupos de invertebrados. Sin embargo, áreas con baja riqueza de vertebrados pueden contener un conjunto de invertebrados, plantas y otros organismos que sean de especial interés y que pudieran ser evaluados independientemente. Un ejemplo de esto son las mariposas, las cuales presentan áreas de distribución bien documentada en muchas regiones, también han sido reconocidas como grupo indicador de la diversidad total. Pyle (1982), notó diversas ventajas de las mariposas como indicadores, incluyendo una moderada vagilidad, hospederos específicos, capacidad para resistir el impacto de las actividades humanas a través de un alto potencial reproductivo y una alta riqueza de especies suficiente para ser utilizada cuantitativamente aún a un nivel suficiente para ser manejada eficientemente. Las mariposas tienden a condensar el vasto aporte de información ecológica disponible en plantas.

4.6. CRITERIOS E INDICADORES

Los criterios e indicadores (C&I), son herramientas que pueden ser utilizadas para organizar la información de una manera que sea utilizada para evaluar e interpretar el manejo sostenible del bosque. El valor de la información depende de la manera en que se organiza la información. Los C&I, pueden identificarse en varios niveles: global, regional (eco-regional), nacional y local. Para su aplicación, los C&I necesitan ser fáciles de entender y simples de aplicar y deben proveer información a los manejadores de bosques y tomadores de decisiones.

La utilización de C&I difiere de los métodos comunes de monitoreo como las Evaluaciones Biológicas Rápidas (del inglés *Rapid Biological Assessment*, RBA), en términos de sus logros y metodologías. Así mismo, las RBA requieren por lo general de equipos conformados por expertos, siendo frecuentemente usadas para identificar y priorizar áreas prioritarias para aplicar esfuerzos especiales de conservación. Las evaluaciones con C&I de biodiversidad dentro del contexto del manejo forestal, no deberán ser realizados por expertos, por lo que necesitan ser prácticos y que puedan ser aplicables rápidamente tanto por los técnicos en el campo como por los tomadores

de decisiones. Stork *et al.* (1997), indican que los criterios e indicadores forman parte de una jerarquía de herramientas de evaluación que incluyen Principios, Criterios, Indicadores y Verificadores. Cada uno de los niveles de esta jerarquía se puede definir de la siguiente manera:

a) *Principio*: Una verdad fundamental o ley como la base de razonamiento o acción.

En el contexto del manejo sustentable del bosque, los principios son vistos como aquellos que proveen el cimiento del manejo forestal sostenible. Los principios proveen la justificación de los criterios, indicadores y verificadores.

b) *Criterio*: Una norma que se juzga por un asunto. Un criterio se puede ver por eso como un principio de "segundo orden" que agrega significado operativo a un principio sin él ser una medida directa de ejecución. Los criterios son el punto intermedio al cual la información provista por indicadores se puede integrar y donde una valoración se puede interpretar. Los principios forman el punto final de integración. Adicionalmente, se pueden tratar como reflexión del conocimiento. El conocimiento a su vez, se puede definir como la acumulación de información vinculada a períodos largos de tiempo. Se puede ver como una combinación selectiva a gran escala o unión de piezas de información relacionadas.

c) *Indicador*: Un indicador es cualquier variable o componente del ecosistema bosque o el manejo relevante de sistemas utilizados para inferir atributos de la sostenibilidad de los recursos y su utilización. Los indicadores conllevan a la información, la cual representa una agregación de uno o más datos de elementos con ciertas relaciones establecidas.

d) *Verificador*: Datos o información que refuerza la especificidad o la fácil evaluación de un indicador. Al cuarto nivel de especificidad, los verificadores proveen detalles específicos que pueden indicar o reflejar una condición deseable de un indicador. Los verificadores adhieren medidas de precisión y usualmente también sitúan específicamente a un indicador. Los verificadores pueden definir los límites de una zona hipotética en la que la recuperación puede ocurrir (umbral de la interpretación/blanco). Así mismo, pueden definir también como procedimientos necesarios determinada satisfacción de las condiciones postuladas en el indicador concerniente (medidas de comprobación).

4.7. PROPUESTA DEL *CENTER FOR INTERNATIONAL FORESTRY RESEARCH* (CIFOR)

Tomando en consideración que la biodiversidad es un concepto complejo y sus atributos varían continuamente en el tiempo y espacio, la forma en que los indicadores de biodiversidad deberán evaluarse de acuerdo a la propuesta de CIFOR (Stork *et al.* 1997), requiere de la aplicación y verificación de los C&I para su medición en la unidad de manejo forestal (UMF). Con base en lo anterior, la metodología propuesta por el CIFOR, incluye cinco pasos fundamentales que se describen a continuación:

Paso 1. Características de las FMU.

Primeramente, se requiere tener conocimiento de las extensiones de las UMF para determinar la aplicación de los C&I así como de su variabilidad interna. Además, hay que considerar la cantidad y calidad de los datos disponibles para un UMF en el inicio de la evaluación. El primer paso en el proceso es por lo tanto, compilar tanta información como este disponible, en forma de mapas, imágenes obtenidas remotamente, o digitales, grupos de datos georeferenciados espacialmente para los siguientes atributos:

- Planes de Manejo
- Límites de las UMF
- Tipos de vegetación dentro de las UMF
- Estructura de la Vegetación (ejemplo, grado de cierre del dosel)
- Áreas históricas y actuales de intervención (ej. maderero, colecta de productos no maderables del bosque)
- Datos de inventario
- Perfiles, líneas de arroyos y otros elementos físicos
- Caminos, establecimientos y otros elementos de infraestructura.

Paso 2. Selección de indicadores y sitios de aplicación dentro de las UMF.

Para diferentes intervenciones, se podrían escoger series diferentes de indicadores. Se debe prestar atención especial para determinar la aplicación dentro de las UMF. Algunos podrían ser aplicados a través de las UMF, y otros únicamente en sitios seleccionados. La valoración podría representar una visión instantánea de la UMF, integrando los impactos del pasado y sus intervenciones actuales. Intuitivamente, una

histórica sobre-explotación podría afectar el nivel de explotación actual, que puede ser considerada como sustentable, y sus relaciones necesarias para ser entendidas.

Paso 3. Selección de Verificadores.

Algunos de los verificadores son rápidos, fáciles y baratos de aplicar en el campo, y pueden ser utilizados por personal semi-adiestrado y no capacitado en taxonomía de grupos biológicos. Los verificadores "primarios", podrían ser los primeros en ser usados en cualquier aproximación operativa. Sin embargo, por su naturaleza, podría faltar precisión y sus resultados podrían ser considerados aproximados. En muchos casos la aplicación de los verificadores tendrá una mayor complejidad, y los verificadores podrían consumir una mayor cantidad de tiempo, ser más caros y ante todo ser más precisos. Estos verificadores se denominaron "Secundarios". La aplicación de nuevas tecnologías y metodologías permiten que algunos verificadores secundarios puedan ser considerados verificadores primarios (Apéndice 1).

Paso 4. Como y donde aplicar los verificadores.

Teniendo seleccionada la serie de verificadores, la metodología de acercamiento requiere un muestreo estratégico, el cual incluye consideraciones de como y donde estos son aplicados. Como los indicadores son principalmente determinados por la serie de verificadores seleccionados (por ejemplo, tienen su propia metodología), en muchas circunstancias métodos basados en gradientes podrían usarse dentro del área muestral estratificada. Un apropiado tamaño de las parcelas para verificadores basados en parcelas pueden establecerse, pudiendo depender por la disponibilidad de recursos y la diversidad inherente de los tipos de vegetación.

Áreas sensitivas.

- Alta proporción del área total de un tipo de vegetación particular que es afectado por un plan de manejo propuesto.
- Hábitats frágiles/localidades
- Hábitats clave por ejemplo aguajes, salineras.

Muestra Estratificada.

- La estratificación del ambiente tiene por objetivo hacer más eficiente el muestreo de la variación. Si están disponibles datos espaciales apropiados, hábitats dentro de los tipos de vegetación la estratificación podría permitir un uso adecuado de verificadores basados en parcelas. Si tales datos no están disponibles, las

localidades de las parcelas podrían establecerse en localidades azarosas dentro de los tipos de vegetación.

- Consideraciones especiales para verificadores individuales.

Paso 5. Procesos de decisión

En cada uno de los niveles, tres tipos de decisiones pueden tomarse:

1. Cuando se tiene una conclusión definitiva y no es necesario continuar. Esto podría ser, que ningún manejo es sostenible en términos de biodiversidad, o, que si lo es.
2. Cuando se ha estudiado una conclusión definitiva en algún nivel, pero se quiere continuar en otros niveles de cualquier manera.
3. No se puede estudiar una conclusión definitiva en este nivel por observaciones de verificadores primarios únicamente.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. ZONA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en un bosque tropical de tierras bajas de acuerdo con el sistema de zonas de vida de Holdridge (1982), el cual se describe a continuación:

5.1.1. LOCALIZACIÓN:

La investigación se realizó en la finca "La Tirimbina Rain Forest Center", ubicada en el Distrito Segundo La Virgen, del Cantón Sarapiquí, Provincia de Heredia, Costa Rica. La zona de estudio, se localiza a $10^{\circ} 24'$ de latitud norte y $84^{\circ} 06'$ de longitud oeste (Figura 2) (Quirós y Finegan, 1994).

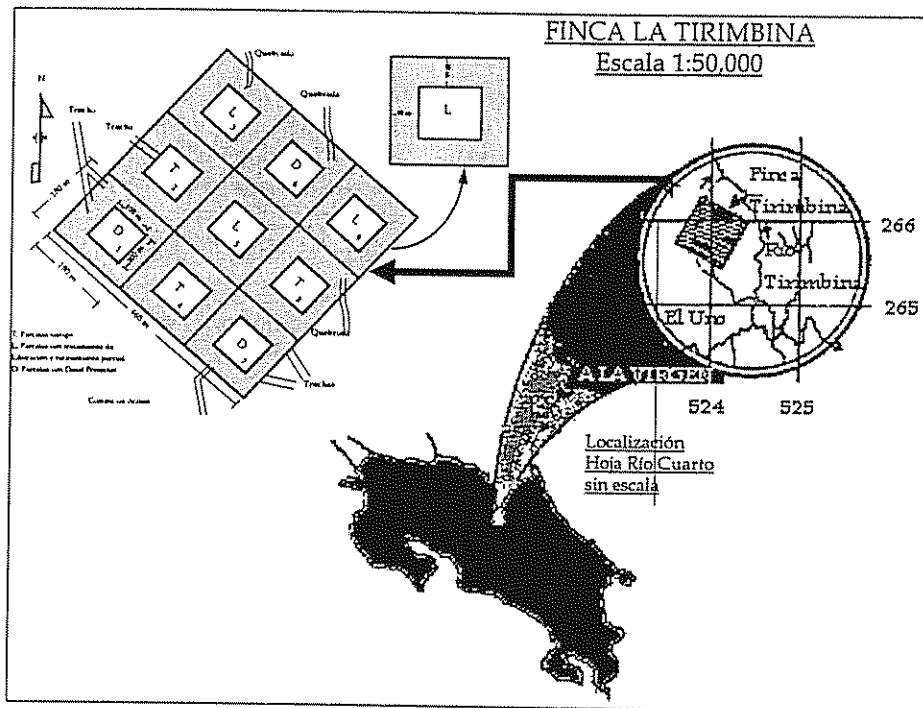


Figura 2. Localización de la zona de estudio "La Tirimbina", en el Distrito Segundo La Virgen, del Cantón Sarapiquí, Provincia de Heredia, Costa Rica (Fuente: Delgado, *et al.* 1997).

5.1.2. CLIMA

Con base en Holdridge (1982), la zona de estudio se caracteriza por pertenecer a la transición del bosque muy húmedo premontano transición a basal (bmh-P), y el bosque muy húmedo tropical (bmh-T). La temperatura media anual varía entre 24 y 26 °C (Manta, 1988). La precipitación pluvial promedio mensual, registrada para la

Estación Biológica "La Selva", localizada a 7 km de la zona de estudio, es de 3,200 y 4500 mm, con ausencia de meses completamente secos (González y Chaves, 1994, Sanford, 1994; Figura 3).

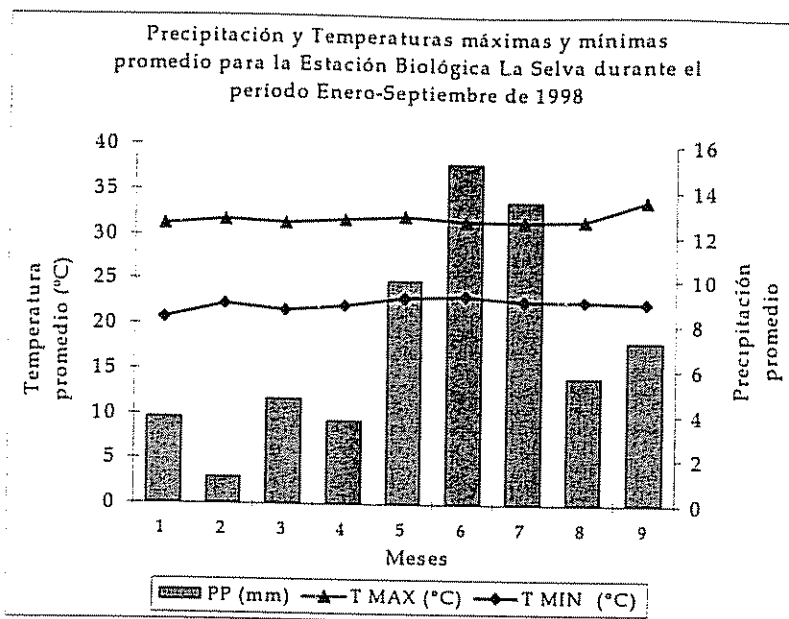


Figura 3. Precipitación y temperatura promedio para el periodo de enero a septiembre en la Estación Biológica "La Selva", Cantón de Sarapiquí, Provincia de Heredia, Costa Rica (Fuente: Estación Biológica La Selva, 1998).

5.1.3. TOPOGRAFÍA Y GEOLOGÍA

La topografía del área de estudio es poco accidentada, presentándose elevaciones entre los 180 y 220 msnm., con presencia de colinas bajas pero sin cambios abruptos a gran escala. Las pendientes oscilan entre 10 y 40% (en ocasiones hasta 70%) (Delgado, *et al.* 1997).

5.1.4. EDAFOLOGÍA

El tipo de suelo es de origen volcánico, meteorizados y con una formación superficial dominada por andesitas basálticas. Fisiográficamente, el paisaje se ha establecido como de Colinas de Origen Volcánico. De acuerdo con estas consideraciones, se han establecido tres consociaciones de suelos en el bosque primario (Mata, 1997):

Consociación Tirimbina Parte Alta: Se presenta en las partes altas de las colinas, donde la pendiente es en general menor de 15%. Esta consociación representa el 8% del área de estudio y presenta suelos clasificados como Andic Haplohumults, y

consiste de suelos bien drenados, profundos, de texturas franco arcillosas en el horizonte A y arcillosas en el B. Su fertilidad es muy baja, presentando altos contenidos de C.O. en los primeros horizontes, pH bajo y alta acidez, bajas cantidades de Ca, Mg, K y P, altos contenidos de Fe, y medios de Cu, Mn, y Zn.

Consociación Tirimbina Parte Media: Ocupa el 62% del área y se presenta en laderas de los interfluvios, siendo la unidad más extensa. Los suelos se clasifican como Typic Hapludultus en pendientes entre los 15% y 60% (en promedio 41%). Son suelos profundos con buen drenaje, con menor contenido de arcillas y C.O. que las cimas y no presentan características ándicas suficientemente fuertes. Son suelos de baja fertilidad, similar a las cimas de las colinas pero con menor cantidad de P y Fe.

Consociación Tirimbina Parte Baja: Se encuentra en las partes bajas de las laderas las cuales están cortadas por las quebradas formando valles en forma de "v". Representan el 30 % del área total. Las pendientes son muy fuertes (> 60%). Los suelos se clasifican como Ochreptic Hapludults, que se caracterizan por ser suelos bien drenados, arcillosos y menos profundos que los de las otras consociaciones. Presenta bajos contenidos de C.O. y las características ándicas son mínimas. Son suelos poco fértiles presentando una mayor cantidad de Mn y Cu y una menor cantidad de P y Fe (Mata, 1997).

5.1.5. TIPO DE VEGETACIÓN

El bosque de la Tirimbina puede clasificarse como un bosque primario intervenido, el cual consta de aproximadamente 80 hectáreas, que fueron aprovechadas selectivamente en dos diferentes años (1962 y 1980), cuando se cosecharon las partes más accesibles del bosque. Aproximadamente 29.16 hectáreas se encuentran bajo manejo sostenible para la producción de madera y es donde se realizan las investigaciones intensivas (Delgado, *et al.* 1997; Camacho y Finegan, 1997). El área de estudio consiste en un experimento silvicultural con un diseño de bloques completos al azar con tres tratamientos (testigo (TT), liberación con refinamiento parcial (TLR) y dosel protector (TDP)) y tres repeticiones. Cada uno de los bloques está compuesto por tres parcelas de 180 m x 180 m (3,24 ha). Dentro de cada una de las parcelas de 3,24 ha, durante 1990, se ubicó una parcela permanente de muestreo (PPM) de 1,0 ha (100m x 100m), dejándose una faja de amortiguamiento de 40 m de ancho rodeando toda la PPM (Figura 2). A cada una de las parcelas, se le aplicó un tratamiento

silvicultural post-aprovechamiento con tres repeticiones para cada uno de los tres tratamientos. Los tratamientos aplicados al bosque manejado se encuentran claramente explicados en Quirós y Finegan (1994).

El área experimental fue aprovechada entre 1989 y 1990, con normas de planificación y control estrictas. Durante 1989 se aprovecharon las parcelas cuatro y siete, mientras que las parcelas restantes, se aprovecharon en 1990. El número promedio de árboles 60 cm de dap que se cortaron durante el aprovechamiento fue de 4.3 árboles ha⁻¹, considerando un volumen y área basal de 10,0 m³ y 1.6 m² ha⁻¹ (Quirós y Finegan, 1994). Debido a la distribución espacial heterogénea de los árboles aprovechables, se observaron variaciones marcadas entre PPM en la intensidad de corta y el área de pista de arrastre. En la PPM 8, no se cortó ningún árbol dentro de su área (aunque si en la faja de amortiguamiento) y en la PPM 4, se realizó el máximo de corta de árboles (12 cortas), además de que las copas, o parte de ellas, de otros 5 árboles cortados en la faja de amortiguamiento, cayeron dentro de la PPM. El área de pista de arrastre fue variable en las PPM, desde 0.0% (parcelas 2 y 3 donde los árboles cortados fueron arrastrados con cable sin que el tractor ingresara a las PPM), hasta la de mayor área en la PPM 4, con 6,7% (Delgado *et al.* en preparación). Anterior al aprovechamiento, las parcelas testigo presentaban un promedio de 504 individuos y 21,9 m² ha⁻¹ de área basal, para individuos 10 cm de dap. Para las parcelas que fueron liberadas, se obtuvo un promedio de 483 individuos y un área basal de 25,1 m² ha⁻¹ (Camacho y Finegan, 1997).

Posterior al aprovechamiento, el tratamiento silvicultural aplicado tenía como objetivos el reducir la vegetación que limitaba directamente el desarrollo de la futura cosecha, así como el promover la regeneración de especies deseables (Quirós y Finegan, 1994). El grupo testigo, a pesar de sufrir un aprovechamiento, no recibió ningún tratamiento silvicultural. El tratamiento de liberación con refinamiento parcial se llevó a cabo eliminando árboles de especies no comerciales con dap 40 cm, salvo aquellos ejemplares marcados para la conservación (etapa de refinamiento).

Se eliminaron árboles con dap 10 cm de cualquier especie (exceptuando los semilleros o especies de importancia ecológica), que compitieran o evitarán el crecimiento por acercamiento físico hacia los árboles seleccionados de futura cosecha (etapa de liberación) (Figura 4). El tratamiento en las parcelas liberadas eliminó 55

arboles ha⁻¹ con dap entre 10 y 60 cm (11% del total 10 cm de dap), y redujo un 20% del total del área basal por ha (Camacho y Finegan, 1994).

Actualmente, la especie más abundante es el gavilán (*Pentaclethra macroloba*), una especie que hasta hace cinco años, no tenía demanda comercial. Otras de las especies comerciales representativas y que se encuentran en la zona de estudio son: el areno (*Qualea* sp.), lorito (*Humiriastrum diguense*), laurel (*Cordia bicolor*), botarrama (*Vochysia ferruginea*) y en representación aún menor debido a su alto valor comercial: roble (*Terminalia bucidiodes*), caobilla (*Carapa guianensis*), amarguillo (*Aspidosperma cruentum*), ajillo (*Pitecellobium elegans*), manú (*Minquartia guianensis*), pilón (*Hieronyma alchorneoides*), corteza (*Tabebuia chrysanta*) entre otras (Quirós y Finegan, 1994).

5.1.6. FAUNA

Con base en la revisión bibliográfica, la zona de estudio no ha sido muestreada de manera intensiva. Algunos datos acerca de la fauna de vertebrados presente en el área de estudio para la región de La Selva y áreas adyacentes se habían registrado hasta el año de 1991. Para ese año, se tenían reportadas un total de 411 especies de aves entre las que destacan especies como el águila arpía (*Harpia harpyja*), y el zopilote rey (*Sarcoramphus papa*) (Stiles y Levey, 1994), y 116 especies de mamíferos entre los que se pueden mencionar: saínos (*Pecari tajacu*), y los manigordos (*Leopardus pardalis*) (Timm, 1994, Apéndice 3), así como 194 especies de mariposas (DeVries, 1994, 1991; Apéndice 2). Sin embargo, para el aérea de estudio, Rincón (1997) reporta un total de 81 especies de abejas capturadas en el sotobosque del área de estudio durante el período abril-junio de 1997. Estas se distribuyeron en 5 familias y 36 géneros. Las familias más importantes ordenadas por el número de géneros fueron Apidae (N=9) y Halictidae (N=9), seguidas de Anthophoridae (N=7), Colletidae (N=2) y Megachilidae con un solo género. Sin embargo, la familia Apidae agrupó un número significativo de géneros o subgéneros dentro del género *Trigona* (N=12).

5.2. MUESTREO DE BIODIVERSIDAD

5.2.1. FASE DE MONITOREO

Con base en la revisión de la literatura, el presente estudio consideró grupos faunísticos bien conocidos y con nomenclatura estable y ordenada (mariposas diurnas y pequeños roedores; Cuadro 3).

Cuadro 3. Variables y tipo de muestreo que se utilizarán para cada uno de los grupos que serán evaluados en la fase de monitoreo.

Taxa	Monitoreo	
	Variables	Tipo de Muestreo
Mariposas	<ul style="list-style-type: none">• Número de especies (Diversidad α)• Número de individuos de cada especie (Abundancia relativa)	<ul style="list-style-type: none">• Sistemático (redes a lo largo de un transecto)• Estratificado (Trampas en dos tipos de hábitat.)
Roedores	<ul style="list-style-type: none">• Número de especies (Diversidad α)• Número de individuos de cada especie (Abundancia relativa)	<ul style="list-style-type: none">• Sistemático en cuadrantes de 50 m². Cada cuadrante se colocará en el diseño de bloques completos al azar, utilizando únicamente dos de los tres tratamientos dentro de la Unidad de Manejo Forestal.

El monitoreo con trampas (tanto para roedores como para mariposas), involucró dos de los tres tratamiedos descritos para la zona de estudio:

a) Bosque con aprovechamiento y sin tratamiento silvicultural posterior al aprovechamiento (tratamiento testigo; parcelas 2, 4 y 8)

Bosque con aprovechamiento controlado y con un tratamiento silvicultural de liberación y refinamiento parcial, posterior al aprovechamiento (parcelas 3, 5 y 9).

El tratamiento de dosel protector se consideró únicamente para el grupo de lepidópteros utilizando el método de transectos. La fase de monitoreo incluyó seis salidas al área de estudio con una duración promedio de 10 días cada una durante un periodo de tiempo de seis meses (período de marzo-agosto de 1998). Para ambos grupos la metodología utilizó los bloques completamente al azar previamente dispuestos en la unidad de manejo forestal.

5.2.2. MONITOREO DE MARIPOSAS

Para la evaluación de la riqueza y abundancia relativa de los grupos de mariposas de la zona de estudio se utilizaron dos tipos de muestreo: Un muestreo sistemático (MISIS), con redes de golpeo, y un muestreo aleatorio estratificado (MAE), con 16 trampas. Los muestreos se describen a continuación:

Estimación de la riqueza y de la abundancia de mariposas

Para el monitoreo de la riqueza y abundancia de las especies de mariposas presentes en el sitio de estudio, las variables de respuesta correspondieron al número de especies capturadas en un tiempo determinado (seis meses).

Se utilizaron un total de 16 trampas con embudo de confusión (Figura 4). Las trampas se colocaron en cada una de las repeticiones de los dos tratamientos a evaluar (tratamiento testigo y de liberación), y para dos tipos de hábitat (claro y sotobosque). Para cada una de las repeticiones de cada tratamiento se colocó una trampa, en claro y otra en sotobosque. Una cuarta trampa se asignó aleatoriamente a una de las repeticiones en cada uno de los tipos de hábitat, para un total de cuatro trampas por cada uno de los hábitat en cada tratamiento. Las trampas se cebaron por la mañana de cada día (07:00), con frutas en fermentadas y se revisaron periódicamente durante el transcurso del día (09:00, 11:00 y 13:00 hrs). El muestreo con trampas se realizó con un esfuerzo de captura de 306 horas/trampa en 60 días de muestreo.

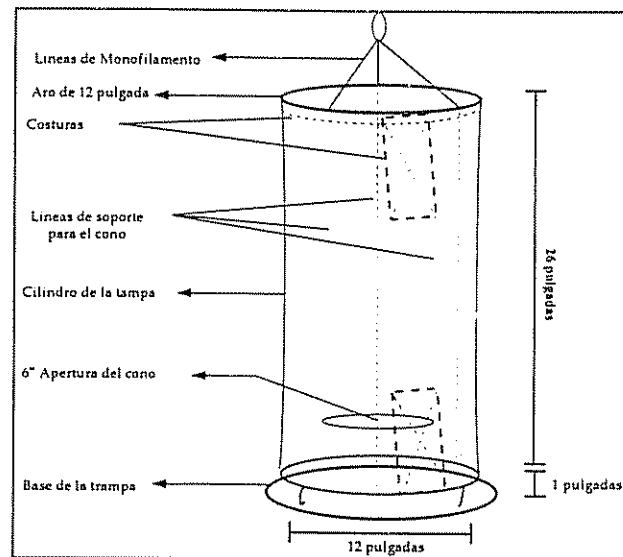


Figura 4. Trampa de cebos portátiles para muestreos cuantitativos de mariposas (Fuente: Shuey, 1997).

Al igual que con las trampas el método de transectos utilizó los dos tratamientos previamente mencionados. Sin embargo, para este método también se consideró el tratamiento de dosel protector. La metodología consistió en un transecto dividido en nueve puntos de observación. Las estaciones de observación se colocaron en el centro de cada una de las PPM (100 x 100 m). Se realizó un esfuerzo de captura de 294 horas comprendidas en 42 transectos, con una distancia aproximada de 1.5 km, dentro del

área de estudio durante el período de marzo a agosto (Figura 5). Tomando en cuenta las características de los transectos (rápidos de establecer, de uso continuo y a que proveen buenas estimaciones del tamaño de las poblaciones de las especies presentes en un área dada; Pollard y Yates, 1993), se estimó la riqueza y abundancia relativa de las especies de mariposas.

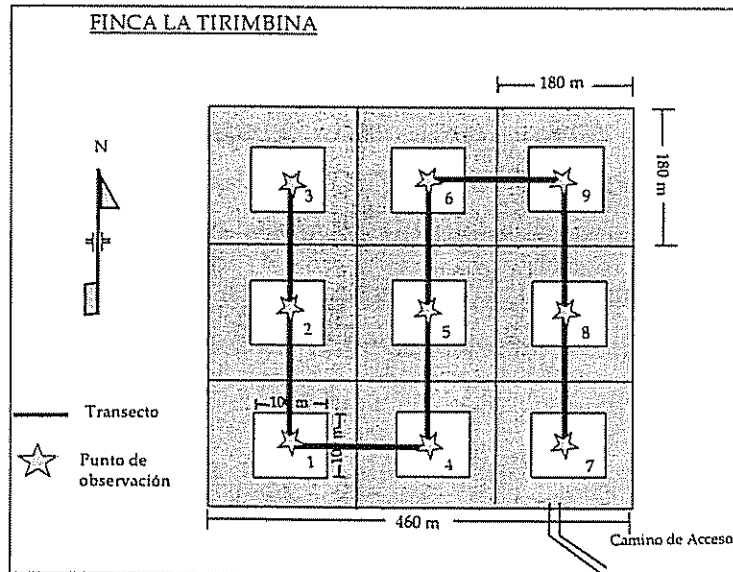


Figura 5. Transecto longitudinal con los puntos de observación en cada una de las repeticiones de los bloques completamente al azar para el monitoreo de mariposas.

La división del transecto en cada una de las estaciones de observación indicó la forma en la que se distribuyen los grupos localmente dentro y entre cada uno de los tratamientos. Para la colecta de los especímenes de mariposas se utilizó una red aérea entomológica y se colectaron generalmente entre las 09:00 hrs y las 15:00 hr dependiendo de las condiciones climáticas del lugar. Para evitar el conteo repetido de especies e individuos en cada una de las estaciones, se llevó a cabo una selección aleatoria entre las parcelas 1,3,9 y 7 para escoger el inicio del transecto. El tiempo de recorrido de cada transecto, fue de aproximadamente cuatro horas, deteniéndose en cada punto de observación por 15' para la captura de individuos.

Las abundancias de individuos observadas para cada una de las especies registradas y que se obtuvieron a partir de cada uno de los métodos de muestreo, se ajustaron a la serie logarítmica con lo propuesto por Krebs (1989). La frecuencia consistió en el

número de especies observadas en varias clases de abundancia y se comparó con una prueba de ji-cuadrada para probar la distribución a la serie logarítmica.

Para la determinación de las especies de mariposas colectadas, se utilizaron las guías de campo de DeVries (1987, 1997). Los especímenes capturados para referencia (*vouchers*), se depositaron en la colección entomológica del INBio.

5.2.3. COMPOSICIÓN DE LA FAUNA DE LEPIDÓPTEROS EN FUNCIÓN DE LA PRECIPITACIÓN.

La fauna de mariposas se comparó tomando en cuenta la precipitación promedio mensual de la región de estudio. Los datos fueron proporcionados por la Organización para Estudios Tropicales (OET), para cada uno de los meses que duró el estudio. Con base en la precipitación promedio, se decidió separar en dos estaciones u épocas. La época "seca" que se definió para los primeros meses del año y hasta finales de abril y la época de "lluvias", que se asignó a los meses de mayo y hasta el mes de agosto (Figura 3).

5.2.4. MONITOREO DE ROEDORES

Al igual que para las mariposas, las poblaciones de pequeños roedores, fueron monitoreadas. El muestreo para este grupo se dividió en doce periodos de muestreo correspondientes a las doce semanas de los meses de marzo a agosto. Con el objetivo de conocer la riqueza - número de especies- y abundancia relativa - número total de individuos de cada especie- de las especies de mamíferos pequeños en el monitoreo a mediano plazo, se utilizaron cuadrantes (80 x 80 m) dentro de cada una de las parcelas permanentes de muestreo (PPM). Los cuadrantes se colocaron en cada una de las repeticiones de los dos tratamientos (TT y TLR), determinados por el tipo de intervención en la Unidad de Manejo Forestal, para un total de seis cuadrantes. Se utilizaron 20 trampas tipo Sherman, en cada cuadrante, distribuidas en los 100 m² de las PPM, y separadas entre sí cada 20 metros (Figura 6). El total de trampas por tratamiento fue de 60 (20 trampas x 3 repeticiones). Las trampas se cebaron con maíz por la tarde y se revisaron en la mañana de cada día. Los especímenes capturados fueron pesados, sexados y se determinó su edad con base en el peso (<55 g se consideraron juveniles), y el pelaje. Para la identificación de las especies de mamíferos se utilizaron las claves especializadas de Hall (1981).

Estimación de la población de pequeños roedores

Utilizando la matriz de datos de captura y recaptura obtenida para cada uno de los tratamientos, se estimó la población de roedores por medio de dos métodos de población cerrada (Lincon-Petersen y el modelo de Heterogeneidad) y dos métodos para poblaciones abiertas (*Minimum know number alive* y Jolly).

Para esto se requirió de dividir el muestreo en doce periodos de muestreo. Sin embargo el estimador de Lincon requirió que las capturas y recapturas obtenidas, se resumieran en dos periodos de muestreo. Únicamente para este método, se consideró la mitad de los muestreos como el primer periodo de captura y el resto como el segundo tiempo de captura. Para el calculo del modelo de heterogeneidad se utilizó el programa CAPTURE (Rextad y Burnham, 1991), mientras que para el estimador de Jolly se utilizó el programa de Jolly (Krebs, 1989).

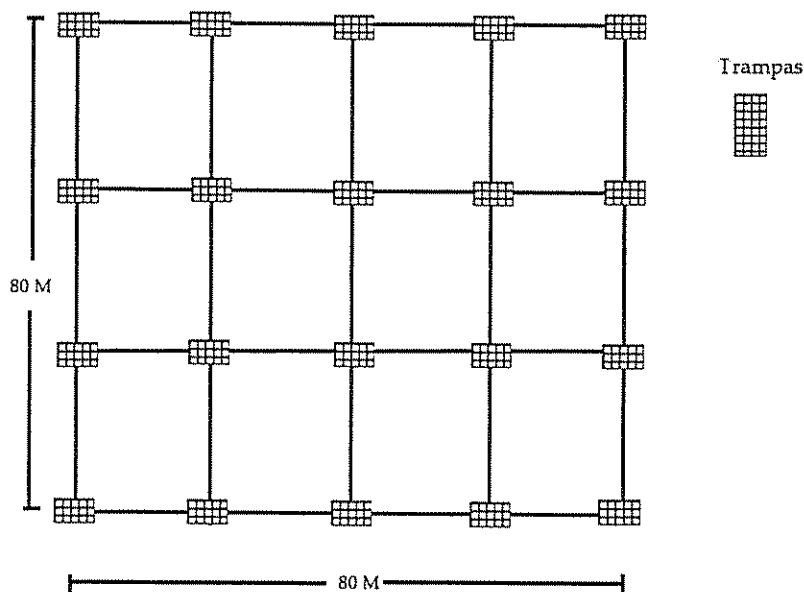


Figura 6. Distribución de las trampas en el muestreo sistemático para cada una de las repeticiones de los dos tratamientos a muestrear en la Unidad de Manejo Forestal.

5.3. ANÁLISIS

5.3.1. ANÁLISIS CUALITATIVO

Se realizaron análisis generales de cada uno de los grupos, tomando en cuenta el número de especies colectadas, porcentajes de las familias más importantes así como de generos y especies. A su vez, para ambos grupos faunísticos, se realizaron análisis de especies e individuos para cada uno de los tratamientos. Para el caso de las

mariposas también se tomó en cuenta la riqueza de especies, observadas según el tipo de hábitat.

5.3.2. ANÁLISIS CUANTITATIVO

Los datos de riqueza (número de especies) y de abundancia relativa (número de individuos de cada especie) obtenidos a mediano plazo entre tratamientos, fueron analizados con el paquete estadístico SAS (*Statistical Analysis System*).

Comparaciones estadísticas

Los resultados se expresaron en riqueza (número de especies presentes) y abundancia relativa (proporción del número de individuos de cada especie con respecto al total). La fauna de lepidópteros se caracterizó en su composición taxonómica (familias, subfamilias géneros y especies), y estructuralmente dentro del bosque de La Tirimbina (tratamientos y parcelas donde se registraron). Así mismo, a los datos de riqueza y abundancia se les realizaron pruebas de normalidad con la finalidad de determinar como se distribuían los datos en cuanto a la riqueza y abundancia de las especies, y determinar el método estadístico a utilizar.

Las especies e individuos de lepidópteros fueron enumeradas e identificadas. Para medir la riqueza entre tratamientos utilizando los dos métodos de muestreo (redes y trampas), se calcularon los índices de riqueza (Margalef y Menhinik), así como el índice de dominancia de Simpson y el de diversidad de Shannon.

Los datos de abundancia para las especies capturadas en redes y trampas se ajustaron a la serie logarítmica. Se obtuvieron datos promedio por periodo de muestreo y régimen de precipitación. Para la comparación de la composición de especies y de individuos, utilizando dos tipos de muestreo, se realizó un análisis de varianza para determinar si existían diferencias entre la distribución de los grupos faunísticos y entre los tratamientos a evaluar. Este procedimiento también se utilizó para analizar la distribución de las especies capturadas en trampas en función del tipo de hábitat (Zar, 1996).

Para el análisis de pequeños roedores, el número de individuos se comparó para cada uno de los tratamientos con la prueba no paramétrica de Mann Whitney debido a que los datos no se distribuyeron normalmente (se utilizó el PROC NPAR1WAY WILCOXON de SAS). Así mismo se utilizó la prueba de Kruskal Wallis para determinar si existían diferencias en el peso promedio de los individuos entre

tratamientos y entre los sexos. Se estimó la población con base en los cuatro métodos anteriormente citados (Acápite 5.2.4), y se utilizaron pruebas no paramétricas con SAS (PROC NPAR1WAY WILCOXON), a los datos estandarizados estimados a partir del MNA y Jolly -Seber para comprobar que no existían diferencias entre los tratamientos al igual que con los datos originales.

6. RESULTADOS

6.1. DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA FAUNA DE LEPIDOPTEROS EN LA TIRIMBINA

6.1.1. COMPOSICIÓN DE LA FAUNA

Taxonómicamente, se encontraron 77 especies de mariposas diurnas distribuidas en cinco familias, trece subfamilias y 49 géneros. Se capturaron un total de 707 individuos en las 9.72 ha de bosque manejado en La Tirimbina. La familia Nymphalidae fue la mejor representada con 61% del total de familias (Cuadro 4).

Cuadro 4 Composición taxonómica de las familias de mariposas diurnas colectadas durante el periodo de muestreo de marzo - agosto.

FAMILIA	SUBFAMILIAS	(%)	GENEROS	(%)	ESPECIES	%	N	%
Lycaenidae	Lycaeninae	7.7	2	4	2	2.6	42	5.9
Subtotal	1	7.7	2	4	2	2.6	42	5.9
Nymphalidae	Nymphalinae	61.5	12	24.4	17	22	63	8.9
	Heliconiinae		3	6.1	5	6.4	108	15.2
	Ithomiinae		8	16.3	11	14.2	46	6.5
	Brassolinae		3	6.1	6	7.7	26	3.6
	Charaxinae		4	8.1	6	7.7	25	3.5
	Melitaeninae		1	2.0	1	1.2	2	0.2
	Satyrinae		6	12.2	11	14.2	270	38.1
	Morphinae		3	6.1	4	5.1	74	10.4
Subtotal	8	61.5	40	81.3	61	78.5	614	86.4
Papilionidae	Papilioninae	7.7	2	4.08	4	5.19	18	2.5
Subtotal	1	7.7	2	4.08	4	5.19	18	2.5
Pieridae	Pierinae	15.3	1	2.04	1	1.29	1	0.1
	Coliadinae		1	2.04	1	1.29	10	1.4
Subtotal	2	15.3	2	4.08	2	2.58	11	1.5
Riodininae	Riodininae	7.7	3	6.12	8	10.3	22	3.1
Subtotal	1	7.7	3	6.12	8	10.3	22	3.1
TOTAL	13	100	49	100	77	100	707	100

La subfamilia Nymphalinae fue la mejor representada con 12 géneros (24%) y 17 especies (22%). Sin embargo, la subfamilia que presentó la mayor cantidad de individuos fue la Satyrinae (270). Otras subfamilias que constituyeron gran parte del total de la comunidad de mariposas de Tirimbina fueron las subfamilias Satyrinae e Ithomiinae. Estos dos grupos contribuyeron con once especies cada una, las cuales corresponden al 28% del total. En cuanto a abundancia de individuos, las subfamilias Heliconiinae y Morphinae constituyeron junto con la Nymphalinae las más abundantes para el periodo de muestreo. Las subfamilias Pierinae Melitaeninae

representaron el menor número de individuos (uno y dos respectivamente) registraron (Cuadro 4).

Las tres especies que presentaron un mayor número de individuos fueron *Cithaerias menander* y *Pierella helvetia incanescens* para la subfamilia Satyrinae, y *Heliconius cydno galanthus* para la subfamilia Heliconiinae. Otras especies, entre las que destacan *Dulcedo polita* para la subfamilia Satyrinae y *Antirrhoea miltiades*, (Morphinae), consideradas especies de ambientes no modificados (Thomas, 1991), representaron en conjunto poco más del 10 % de la fauna total de lepidópteros registrados. La riqueza de especies y la abundancia de individuos fueron mayores en la muestra conseguida a través del método de transectos (Cuadro 5; Figura 7).

Cuadro 5 Distribución de la abundancia relativa de las especies de lepidópteros en la Finca La Tirimbina para el período de estudio de marzo a agosto.

Subfamilia	Especie	Transectos	Trampas	Total	%
Satyrinae	<i>Cithaerias menander</i>	94	1	95	13.4
Satyrinae	<i>Pierella helvetia incanescens</i>	81		81	11.5
Heliconiinae	<i>Heliconius cydno galanthus</i>	64		64	9.1
Lycaeninae	<i>Eumaeus mynias</i>	40	1	41	5.8
Satyrinae	<i>Dulcedo polita</i>	35	3	38	5.4
Morphinae	<i>Antirrhoea miltiades</i>	33	3	36	5.1
Morphinae	<i>Morpho peleides limpida</i>	19	4	23	3.3
Satyrinae	<i>Chloreuptychia arnaea</i>	20	1	21	3.0
Heliconiinae	<i>Eueides lybia olympia</i>	21		21	3.0
Nymphalinae	<i>Nessaea aglaura aglaura</i>	3	18	21	3.0
Heliconiinae	<i>Philaethria dido</i>	18		18	2.5
Charaxinae	<i>Archaeoprepona demophon centralis</i>	2	13	15	2.1
Brassolinae	<i>Caligo atreus dionysos</i>	14	1	15	2.1
Morphinae	<i>Morpho granadensis polybaptus</i>	5	8	13	1.8
Ithomiinae	<i>Melinaea ethra lilis</i>	11		11	1.6
Satyrinae	<i>Pierella luna luna</i>	11		11	1.6
Nymphalinae	<i>Catonephele orites</i>	2	8	10	1.4
Coliadinae	<i>Phoebis argante</i>	10		10	1.4
Satyrinae	<i>Taygetis andromeda</i>	1	8	9	1.3
Ithomiinae	<i>Hypoleria cassotis</i>	6	2	8	1.1
Papilioninae	<i>Parides arcas mylotes</i>	8		8	1.1
Papilioninae	<i>Parides childrenae childrenae</i>	8		8	1.1
Satyrinae	<i>Cissia confusa</i>	7		7	1.0
Nymphalinae	<i>Marpesia merops</i>	6		6	0.8
Nymphalinae	<i>Adelpha cocala lorzae</i>	5		5	0.7
Ithomiinae	<i>Aeria eurimedia agna</i>	5		5	0.7
Ithomiinae	<i>Mechanitis polymnia isthmia</i>	5		5	0.7
Riodininae	<i>Mesosemia carissima</i>	5		5	0.7
Nymphalinae	<i>Tigridia acesa</i>		5	5	0.7
Satyrinae	<i>Cissia metaleuca</i>	3	1	4	0.6
Riodininae	<i>Eurybia caerulescens fulgens</i>	4		4	0.6
Heliconiinae	<i>Heliconius sapho leuce</i>	4		4	0.6

Ithomiinae	<i>Hyposcada virginiana evanides</i>	4		4	0.6
Ithomiinae	<i>Ithomia diasia hippocrenis</i>	4		4	0.6
Charaxinae	<i>Zaretis itys</i>	3	1	4	0.6
Brassolinae	<i>Caligo eurilochus sulanus</i>	3		3	0.4
Riodininae	<i>Eurybia lycisca</i>	3		3	0.4
Riodininae	<i>Eurybia unxia</i>	3		3	0.4
Ithomiinae	<i>Mechanitis lyssimnia doryssus</i>	3		3	0.4
Riodininae	<i>Mesosemia asa asa</i>	3		3	0.4
Ithomiinae	<i>Oleria paula</i>	3		3	0.4
Brassolinae	<i>Opsiphanes cassina fabricii</i>		3	3	0.4
Nymphalinae	<i>Anartia fatima</i>	2		2	0.3
Charaxinae	<i>Archaeoprepona demophoon gulina</i>		2	2	0.3
Charaxinae	<i>Archaeoprepona meander amphimachus</i>		2	2	0.3
Morphinae	<i>Caerois gerdrudtus</i>	1	1	2	0.3
Brassolinae	<i>Catoblepia orgetorix championi</i>		2	2	0.3
Satyrinae	<i>Cissia libye</i>	2		2	0.3
Melitaeinae	<i>Eresia mechanitis</i>	2		2	0.3
Nymphalinae	<i>Hamadryas arinome ariensis</i>		2	2	0.3
Nymphalinae	<i>Hamadryas laodamia saurites</i>		2	2	0.3
Riodininae	<i>Mesosemia zonalis</i>	2		2	0.3
Nymphalinae	<i>Myscelia cyaniris cyaniris</i>		2	2	0.3
Brassolinae	<i>Opsiphanes quiteria quirinus</i>		2	2	0.3
Nymphalinae	<i>Adelpha celerio</i>	1		1	0.1
Nymphalinae	<i>Anartia jatrophae</i>	1		1	0.1
Papilioninae	<i>Battus belus varus</i>	1		1	0.1
Nymphalinae	<i>Callicore lyca aeries</i>	1		1	0.1
Nymphalinae	<i>Catonephele numilia esite</i>		1	1	0.1
Satyrinae	<i>Cissia hermes</i>	1		1	0.1
Satyrinae	<i>Cissia usitata</i>	1		1	0.1
Nymphalinae	<i>Colobura dirce</i>		1	1	0.1
Riodininae	<i>Emesis lucinda aurimna</i>	1		1	0.1
Riodininae	<i>Eurybia elvina elvina</i>	1		1	0.1
Nymphalinae	<i>Hamadryas amphinome mexicana</i>		1	1	0.1
Heliconiinae	<i>Heliconius sara fulgidus</i>	1		1	0.1
Charaxinae	<i>Hypna clytemnestra clytemnestra</i>		1	1	0.1
Ithomiinae	<i>Ithomia bolivari</i>	1		1	0.1
Ithomiinae	<i>Ithomia patilla</i>	1		1	0.1
Charaxinae	<i>Memphis pithyusa</i>		1	1	0.1
Nymphalinae	<i>Nica flavilla canthara</i>	1		1	0.1
Brassolinae	<i>Opsiphanes invirae cuspidatus</i>		1	1	0.1
Papilioninae	<i>Parides iphidamas iphidamas</i>	1		1	0.1
Pierinae	<i>Perrhybris lypera</i>	1		1	0.1
Nymphalinae	<i>Pyrrhogyra neaerea hypsenor</i>		1	1	0.1
Ithomiinae	<i>Scada zibia xanthina</i>	1		1	0.1
Lycaeninae	<i>Theorema sp.</i>	1		1	0.1
Total		604	103	707	100

A través de este método se registraron un total de 61 especies y 604 individuos que corresponden al 79% y al 85% de la fauna total de mariposas (Apéndice 4). De estas especies, 45 se registraron únicamente por este método. A diferencia de los transectos, con el método de trampeo se registraron 32 especies que representan poco más de una cuarta parte de las especies registradas en el periodo de estudio (42%), y 103 individuos (Apéndice 5). El trampeo permitió registrar 16 especies que no se obtuvieron con los transectos. Del total de especies registradas, solamente 16 se obtuvieron mediante los dos tipos de muestreo (Cuadro 5, Figura 7). Sin embargo, de los 355 individuos que se presentan en la gráfica 8 y que pertenecen a ambos tipos de muestreo, más del 90% están representados por individuos capturados con redes.

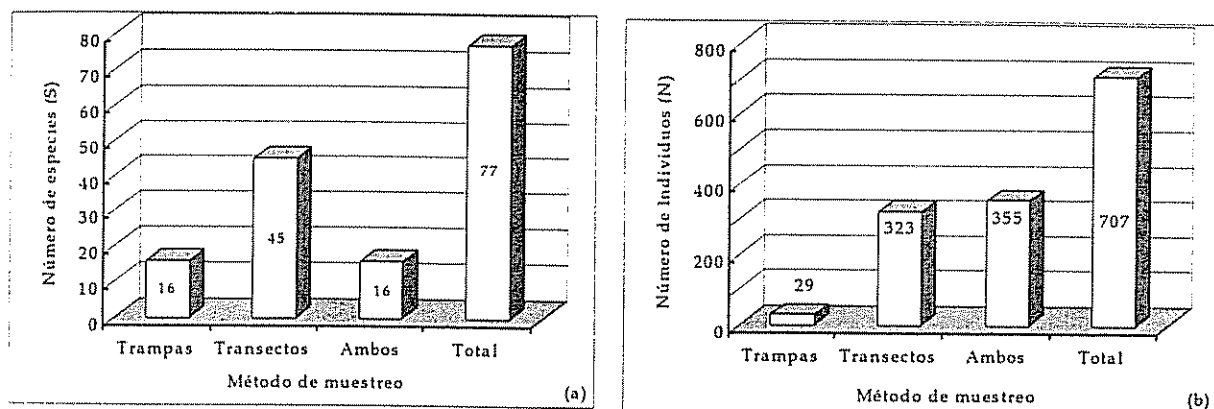


Figura 7. Número de especies (a) y de individuos (b), registrados por tipo de muestreo para la Finca Tirimbina durante el período de marzo-agosto según el método de muestreo.

La abundancia observada para las especies de mariposas registradas con redes se ajustó a la serie logarítmica (ji-cuadrado $\chi^2 = 13.4217$, 6 g.l., $P > 0.05$), al igual que la abundancia de las especies capturadas con trampas (ji-cuadrado $\chi^2 = 1.93$; 4 g.l.; $P > 0.70$). Los datos de abundancia para la fauna general, (al igual que los métodos por separado), también se ajustaron a la distribución de la serie logarítmica (ji-cuadrado $\chi^2 = 7.43$; 6 g.l.; $P > 0.20$).

La distribución de la abundancia relativa para la fauna general de lepidópteros en La Tirimbina muestra una tendencia totalmente asimétrica a la distribución log-normal. Por lo menos 35 especies se registraron con uno o dos individuos, y la mayoría de las especies se ubican entre uno y 10 individuos (Cuadro 5; Figura 8). Con excepción de la parcela uno del TDP en todas las parcelas restantes, hubo especies representadas

por un solo individuo (Apéndice 6). Por sus características estructurales en su vegetación (gran cantidad de elementos arbóreos y de palmas del sotobosque), y la heterogeneidad de sus microambientes, este bosque manejado permite tener una mezcla importante de especies de mariposas raras y comunes.

En general, las mariposas registradas con ambos métodos, mostraron un alto número de especies con diez o menos individuos (47 especies para el método de transectos y 30 para el muestreo con trampas Figura 8). Sin embargo, para los transectos, 14 especies estuvieron representadas con diez o más individuos, mientras que para el trampeo únicamente dos especies (*Archaeoprepona demophon centralis* y *Nessaea aglaura aglaura*), registraron más de diez individuos (Cuadro 5; Figura 8). Sin embargo, estas especies fueron poco capturadas a través de los transectos.

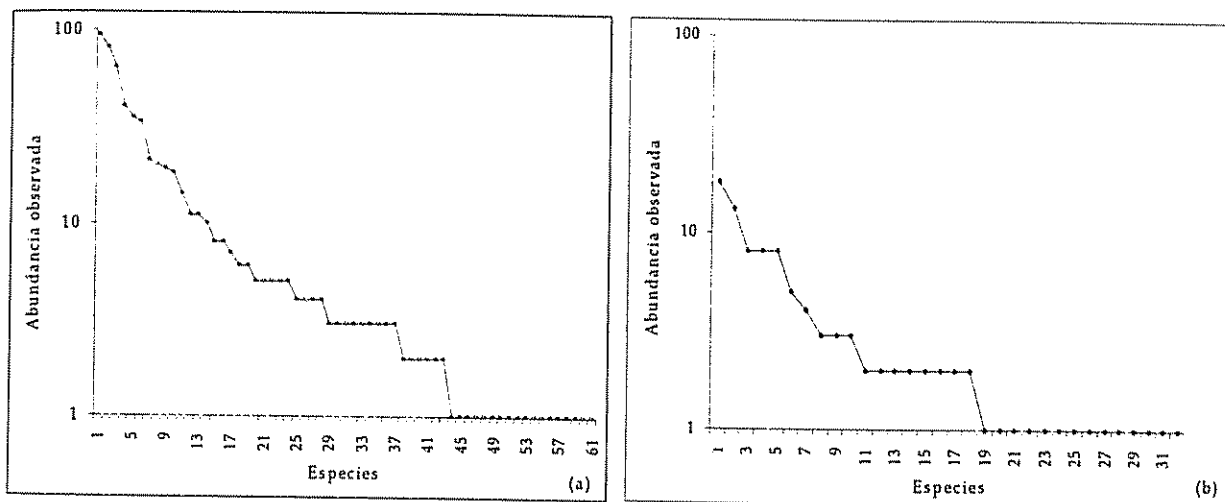


Figura 8 Curvas Abundancia/especies para el muestreo en transectos (a) y en trampas (b) en el bosque manejado de Tirimbina.

6.1.2. DISTRIBUCIÓN TEMPORAL DE LA RIQUEZA Y LA ABUNDANCIA DE MARIPOSAS

La riqueza de especies de mariposa presentó una tendencia aparentemente bimodal, que se adecua a la presencia de la época seca (para este año, marzo y abril) y de lluvia (mayo- agosto). Para ambos métodos de muestreo, la mayor riqueza de especies se registró en el mes de agosto, el cual representó el mes con menor precipitación en la temporada de lluvias. El mes en que se registró el menor número de especies correspondió al mes de junio (Figura 9), siendo este el mes más lluvioso dentro del período de estudio (Figura 3).

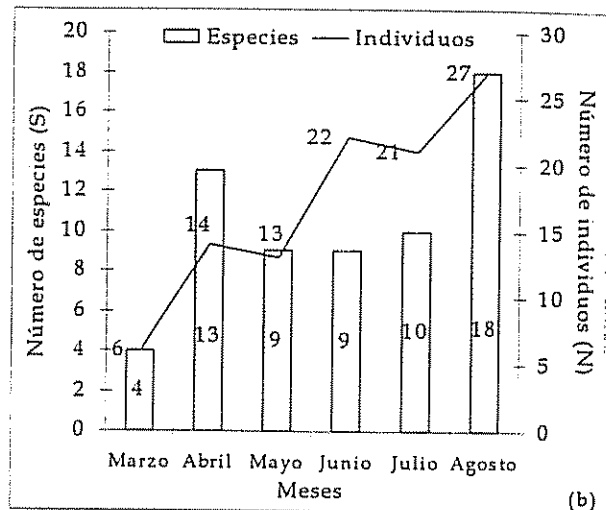
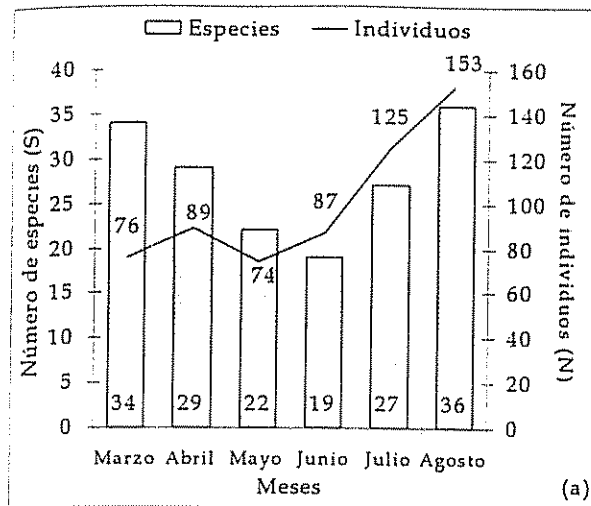


Figura 9 Riqueza y abundancia para los totales mensuales de mariposas capturadas con redes (a) y con trampas (b), para la Finca La Tirimbina.

Para el método de transectos, tanto el número de especies como el número de individuos presentaron una tendencia descendente posterior al mes de marzo, el cual inesperadamente, mostró un elevado número de especies con respecto a los demás meses (Figura 9). El trampeo registró un alto número de especies en abril pero no en cantidad de individuos.

No obstante, en términos generales, se observó que durante el transcurso del muestreo, la abundancia de individuos en ambos tipos de muestreo, se incrementó notoriamente hacia el mes de agosto (Figura 9). Para el método de transectos, el menor número de individuos así como de especies correspondió al mes de junio. Contrariamente a lo obtenido con transectos, para el método de trampeo, el mes de marzo (de baja precipitación) representó el de menor cantidad de especies así como de individuos.

Aparentemente, el mes con la mayor diversidad fue abril, debido a que se encontró un número de especies mayor, con referencia al número de individuos capturados, que en todos los meses posteriores (Figura 9).

Al obtener los valores de captura promedio diario para cada uno de los meses de muestreo, con base en el tipo de muestreo, se observó un incremento notorio en el número de especies y de individuos únicamente para el mes de agosto. Sin embargo, para el muestreo en trampas, este aumento fue menos evidente (Figura 10).

Al realizar el análisis de los promedios por captura diaria para ambos tipos de muestreo, se observó que la riqueza de especies no tuvo un incremento sustancial entre épocas.

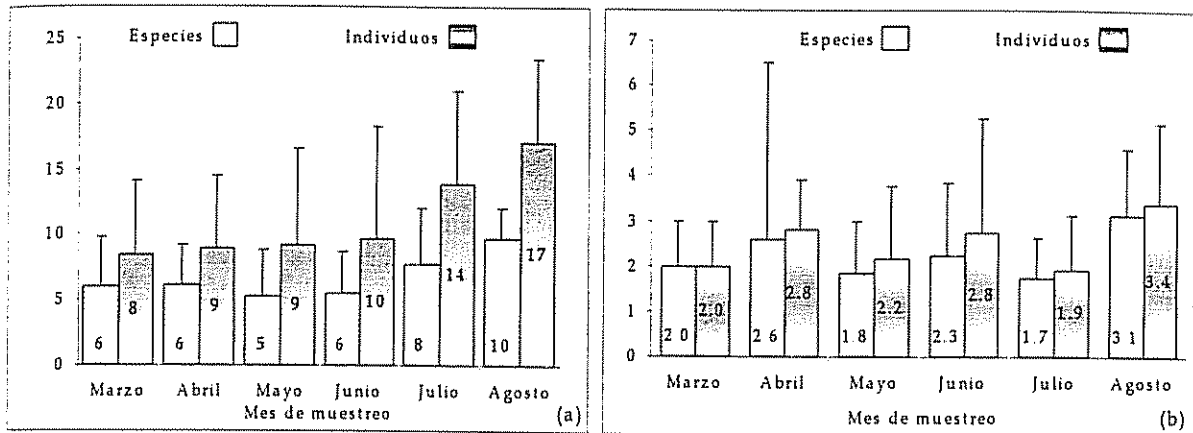


Figura 10. Promedio diario del número de especies y de individuos para transectos (a) y para trampas (b), en la Finca La Tirimbina. Las barras indican el error estándar para cada mes.

Para el muestreo en transectos, la riqueza y la abundancia más alta se registró en la época de lluvias. Durante la época seca este muestreo registró un alto número de especies si se considera que estuvo representada únicamente por dos meses. Para la época de lluvias, se obtuvo casi el mismo promedio que para la época seca; utilizando transectos se obtuvo casi el doble del número de especies en promedio diario que para el muestreo con trampas, en el cual se observó una disminución en la riqueza de especies.

Para el caso del número de individuos (el cual varió de manera radical entre épocas), con el método de transectos, se encontró un aumento en el registro promedio diario que no se presentó para el muestreo con trampas (Figura 11).

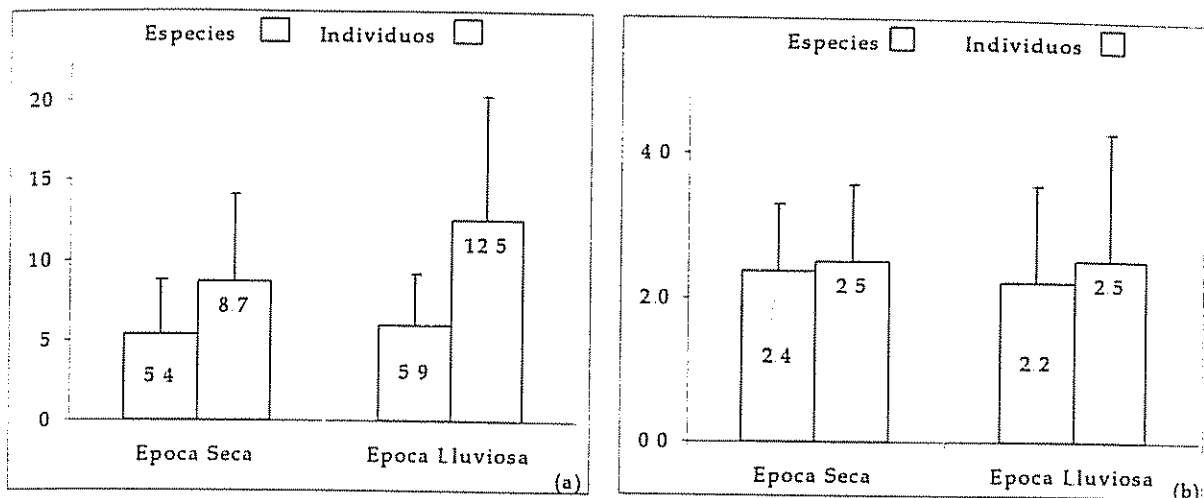


Figura 11. Promedio diario del número de especies e individuos registrados por transectos (a) y por trampas (b) según la época de precipitación. Las barras de error representan la desviación estandar.

6.1.3. ESFUERZO DE MUESTREO Y LA ESTIMACIÓN DE LA RIQUEZA DE LAS FAMILIAS

Referente al incremento en el número de especies para la fauna total de mariposas con respecto al esfuerzo total de muestreo (en días), la curva de acumulación de especies no alcanzó el punto de inflexión de la curva durante los 61 días. Esto permite inferir que el número de especies de mariposas registradas en el presente estudio es únicamente una fracción del total de las especies que se pueden encontrar en el área. Este comportamiento se ha registrado por varios autores en otras regiones tropicales que han sido intensamente inventariadas (Brown y Hutchings, 1997; Sparrow et al. 1994; Figura 12).

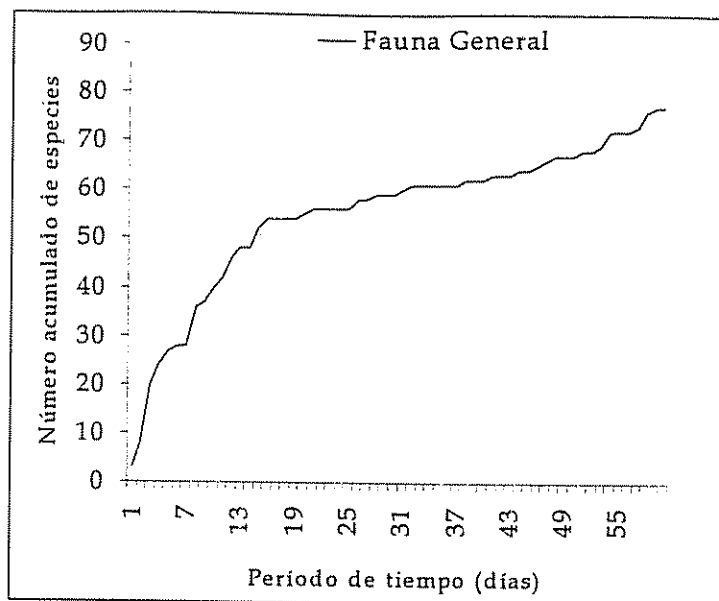


Figura 12. Curva de acumulación de especies para la fauna general de lepidópteros en la Tirimbina.

Sin embargo, para la mayoría de las subfamilias individuales (exceptuando a la Nymphalinae), se presentó un comportamiento diferente. Algunas de las subfamilias que alcanzaron el valor máximo aparente en la curva fueron las Heliconiinae y las Satyrinae. Ithomiinae, otra subfamilia que es considerada importante como un indicador de la riqueza de mariposas neotropicales, alcanzó el máximo valor aparente antes de 30 días (Figura 13).

Con base en el tipo de muestreo, las curvas de acumulación de especies mostraron dos diferentes tendencias. Mientras que para el muestreo en transectos, la curva mostró básicamente la forma de curva que para la fauna general, la curva de acumulación obtenida a partir de las capturas de mariposas en trampas, muestra una forma más escalonada y tendiendo más bien a tener una forma lineal.

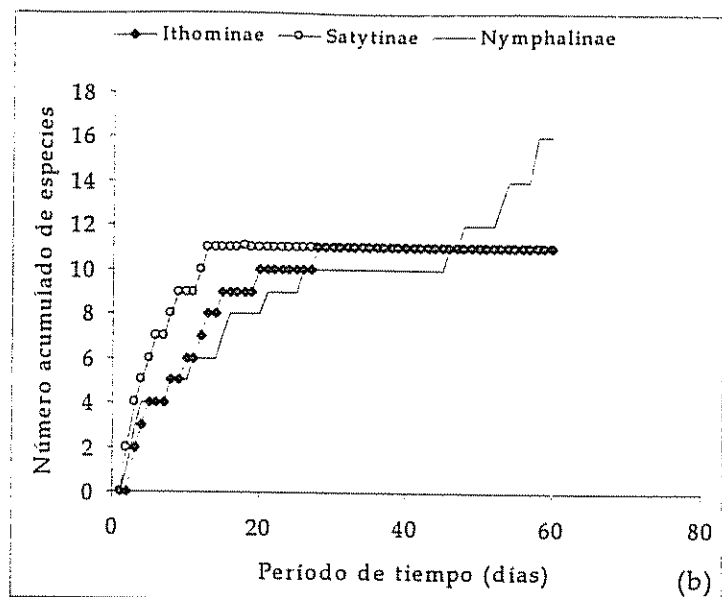


Figura 13. Curva de acumulación de especies para tres de las familias representativas en el bosque La Tirimbina.

Para la curva de acumulación por transectos, los escalonamientos son principalmente debidas a los últimos meses de muestreo en el que la abundancia de especies se incrementó sustancialmente. En tanto, para el muestreo con trampas los incrementos se vieron favorecidos por el registro (también en el mes de agosto), de algunas especies de dosel (generos *Hamadryas*, *Myscelia* y *Memphis* Figura 14).

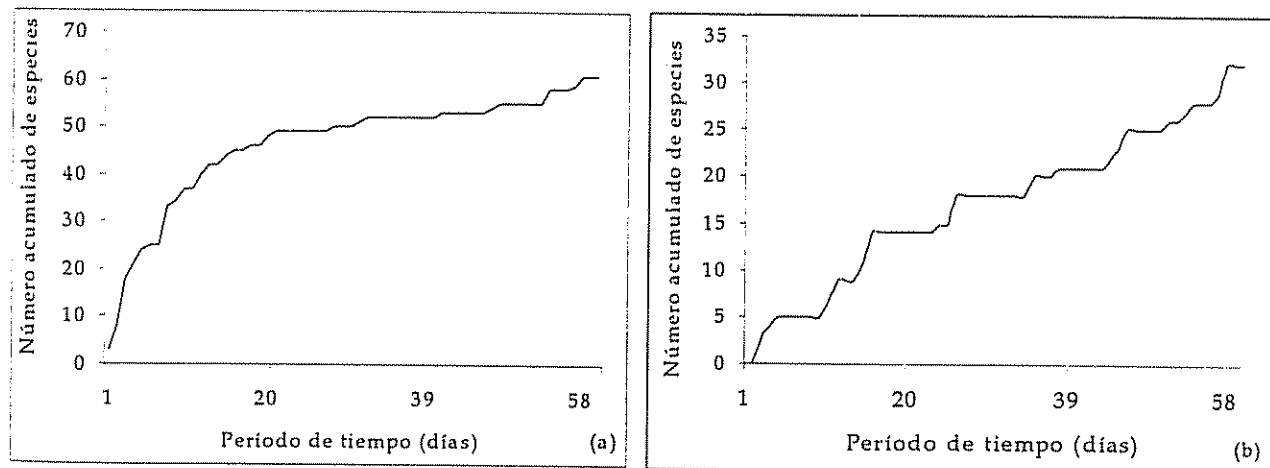


Figura 14 Curva de acumulación de especies para las mariposas diurnas capturadas en redes (a) y en trampas (b) para la Finca Tirimbina.

6.2. COMPARACIÓN ENTRE TRATAMIENTOS Y HÁBITATS

6.2.1. TRATAMIENTOS

Al realizar los análisis entre tratamientos y utilizando conjuntamente los dos tipos de muestreo, para el número de especies y para el número de individuos, el modelo general de ANDEVA no registró diferencias significativas. Para el número de especies ($F=1.52$; $P>0.05$), y para el número de individuos ($F=1.38$; $P>0.05$). Cuando se llevó a cabo el análisis de los datos únicamente para las especies e individuos que fueron registrados durante los transectos, el ANDEVA tampoco reveló diferencias significativas con relación al número de especies ($F=0.31$; $P>0.05$) y al número de individuos capturados ($F=0.12$; $P>0.05$). Para el muestreo en trampas no se obtuvieron diferencias en el número de especies ($F=4.99$; $P>0.05$), y en el número de individuos ($F=2.16$; $P>0.5$) entre tratamientos.

El Cuadro 6 presenta el promedio del número de especies y de individuos para los dos tratamientos según el tipo de muestreo. Para el muestreo en transectos, el TT presentó el mayor número de especies y de individuos promedio. El muestreo en trampas, contrariamente al de transectos, el TLR presentó, en promedio, una abundancia mayor que el TT. Sin embargo, al conjuntar ambos métodos de muestreo, el TLR, de nueva cuenta, presentó el mayor número promedio de especies, pero no de individuos el cual estuvo mejor representado en el TT.

Tratamiento	Parametro estimado	Transectos		Trampas		Transectos y Trampas	
		Especies	N	Especies	N	Especies	N
Testigo	\bar{x}	24.7	87.0	8.7	13.7	29.3	100.7
	S	5.5	18.3	1.5	5.8	4.0	20.2
	$\bar{X} \pm S$	6.2	20.7	1.7	6.5	4.6	22.9
Liberación	\bar{x}	22.0	65.7	13.0	19.7	31.0	85.3
	S	5.0	25.0	4.4	7.6	8.2	32.6
	$\bar{X} \pm S$	5.7	28.3	4.9	8.6	9.3	36.9

Cuadro 6 Promedio (\bar{x}) y desviación estandar (S) de las especies e individuos (N) registrados según el tipo de muestreo para cada uno de los tratamientos. Se proporciona también el intervalo de confianza ($\bar{X} \pm S$).

En general, y con base en los resultados anteriores, para este periodo de estudio, *Cithaerias menander*, (Satyrinae), fue la especie más observada en dos de las tres

repeticiones del TT, mientras que *Heliconius cydno galanthus* (Heliconiinae), fue la especie más registrada para la parcela tres y cinco (del TLR) y para la seis (TDP).

Entre las especies consideradas de distribución restringida, *Anthrrea miltiades* (Morphinae), se encontró como una de las especies más abundantes para dos de las nueve parcelas (parcela 2 del TT y 9 del TDP), y dentro de la parcela uno la especie más observada fue *Euides lybia olympia* (Heliconiinae), (Apéndice 6).

6.2.2. INDICES DE DIVERSIDAD PARA LA FAUNA TOTAL DE LEPIDÓPTEROS

No obstante de presentar el más alto número de individuos y un elevado número de especies, el TT no representó el tratamiento más diverso. El TLR, fue en términos generales, el más diverso presentando una mayor riqueza de especies y una mayor uniformidad para todos los índices calculados (Cuadro 7).

Se presentaron diferencias significativas ($t= 2.65$; $P<0.01$), sobre los índices de Shannon del TLR y del TT. La diferencia fue altamente significativa ($t=3.73$; $P<0.001$), al comparar el TLR con el de TDP. Sin embargo no se presentaron diferencias significativas ($t=1.009$; $P>0.2$), cuando se comparó entre el TT y el TDP (Cuadro 7). Con base en estos resultados, se puede concluir que el tratamiento más diverso resultó ser el TLR, mientras que el TT y el TDP son similares en la composición de especies de mariposas.

Cuadro 7. Índices de diversidad para la fauna de mariposas en los tres tratamientos.

Índice	Tratamientos		
	Liberación	Testigo	Dosel Protector
Shannon-Wiener H'	3.43	3.14	3.03
Varianza de H'	0.00416	0.00473	0.0044
Margalef	6.75	6.05	5.00
Equitabilidad	0.85	0.79	0.83
Dominancia de Simpson	0.04	0.076	0.070
Diversidad de Simpson (1 / D)	20.68	13.056	14.36
Diversidad de Simpson (1 - D)	0.95	0.92	0.93
Menhinick	3.43	2.92	3.06
Riqueza	55	51	37
Número total de individuos	256	305	146

No se encontraron diferencias en la diversidad de especies entre los tratamientos para el muestreo en transectos: TLR y TT ($t=0.83$; $P>0.05$); TLR y TDP ($t=0.47$; $P>0.05$), y TT

y TDP ($t=-0.75$; $P>0.05$). Sin embargo, cuando se analizó el muestreo con trampas, se encontró que los dos tratamientos (TT y TLR), son significativamente distintos ($t=2.32$, $P< 0.02$), en la diversidad de especies capturadas. Por lo que se puede concluir que para este tipo de muestreo, el TLR presentó una mayor diversidad en la composición de especies (Cuadro 8).

Cuadro 8 Índices de diversidad según el tipo de muestreo para el bosque manejado de Tirimbina.

Índice	Transectos			Trampas	
	Liberación	Testigo	Dosel Protector	Liberación	Testigo
Margalef	5.1	5.2	5.0	4.08	3.30
Menhinick	2.8	2.7	3.1	3.3	2.9
Dominancia de Simpson D	0.0691	0.0980	0.0696	0.08	0.10
Diversidad de Simpson 1/D	14.48	10.20	14.36	12.94	10.30
Diversidad de Simpson 1-D	0.931	0.902	0.930	0.92	0.90
Shannon-Wiener	3.07	2.91	3.03	2.9	2.61
Equidad	0.83	0.77	0.84	0.90	0.89
Varianza de H'	0.006	0.006	0.007	0.02	0.02
Riqueza	40	43	37	25	19
Abundancia	197	261	146	59	44

6.2.3. HÁBITATS

No se encontraron diferencias entre hábitats en cuanto a riqueza de especies ($F=2.28$, $P>0.05$), y tampoco en el número de individuos de mariposas ($F= 2.57$, $P>0.05$).

La mayor riqueza y abundancia se registró en el TLR para ambos tipos de hábitat (12 especies en claros y diez en sotobosque la parcela cinco; para ambos $N=14$). Para el TT, el mayor número de especies y de individuos en claros se registró en la parcela cuatro (7 y 11 respectivamente). Mientras que para sotobosque, el mayor número de especies y de individuos se registró en la parcela dos (6 y 10 respectivamente). Por el contrario, el menor número de especies y de individuos para ambos tipos de hábitat, se registró para la parcela ocho (4 y $N=5$ respectivamente) (Figura 15).

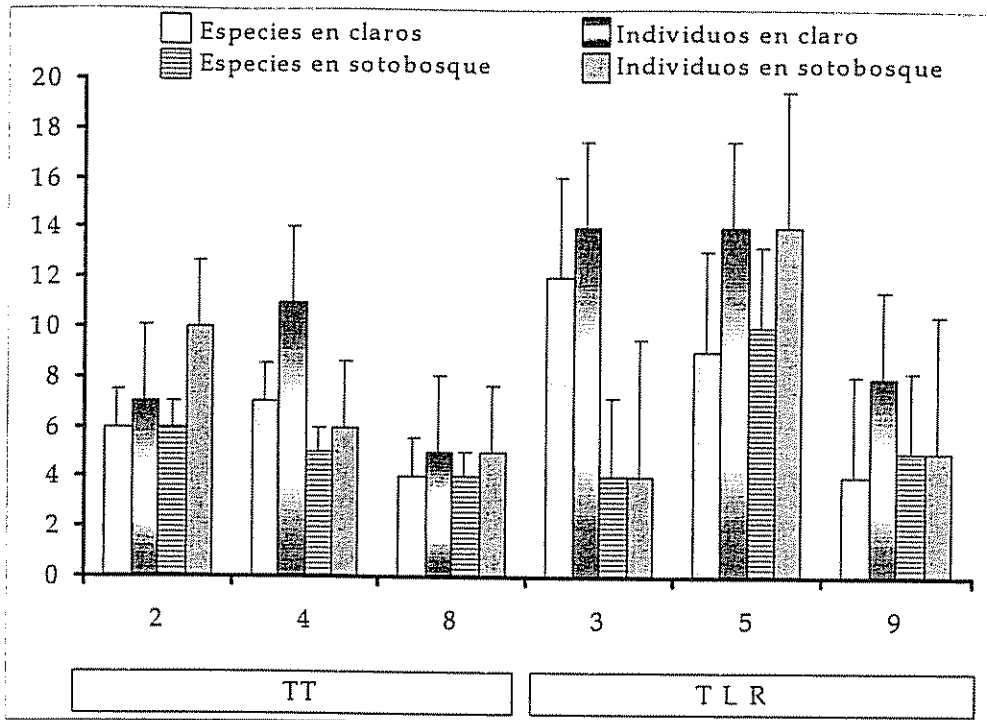


Figura 15 Número de especies de mariposas diurnas capturadas en trampas según el tipo de hábitat.

6.3. MUESTREO DE ROEDORES

6.3.1. DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA FAUNA DE ROEDORES EN LA FINCA TIRIMBINA

Composición taxonómica y esfuerzo de captura.

Se obtuvieron un total de 486 registros de roedores en 7.2 ha de bosque manejado. Se realizó un esfuerzo de captura de 54 días de trampeo efectivo, con un total de 6360 trampas/noche para el período de marzo-agosto y 401 capturas. El éxito de captura correspondió a 6.3 individuos por cada 100 trampas/noche (Cuadro 9).

Cuadro 9. Número de trampas/noche, número de capturas y éxito de muestreo (individuos capturados en 100/noches trampa por período de captura para los roedores de la Finca La Tirimbina, Costa Rica.

Período de muestreo (semanas)	Trampas/Noche	Capturas	Éxito de captura
1	360	9	2.5
2	600	26	4.3
3	600	37	6.1
4	480	34	7.0
5	600	24	4.0
6	480	25	5.2
7	600	36	6.0
8	480	31	6.4
9	600	43	7.1
10	600	39	6.5
11	480	45	9.3
12	480	52	10.8
Total	6360	401	$\bar{x} = 6.3$

El total de registros correspondió únicamente a tres especies representadas por tres familias (Heteromyidae, Echimyidae, y Dasyproctidae). Durante el estudio, la especie más abundante fue *Heteromys desmarestianus* con un total de 198 individuos, seguido por *Proechimys semispinosus* con siete individuos (11 registros) y *Dasyprocta punctata* con un solo individuo (Cuadro 10). Debido a la baja representación en las capturas de los roedores de las familias Echimyidae y Dasyproctidae estos se excluyeron de los análisis.

Cuadro 10. Especies y número de individuos capturados y observados en el bosque manejado La Tirimbina para el periodo de estudio de marzo-agosto.

Familias	Géneros	Especies	Número de Individuos	Porcentaje
Heteromyidae	Heteromys	Heteromys desmarestianus	198	96
Echimyidae	Proechimys	Proechimys semispinosus	7	3.3
Dasyproctidae	Dasyprocta	Dasyprocta punctata	1	0.4
			206	100

La rata espinosa (*Proechimys semispinosus*), se registró en los dos tratamientos pero únicamente en dos de las seis parcelas. En la parcela dos del tratamiento testigo, se localizó una población de esta especie, la cual se monitoreó hasta el término del estudio. No fue sino hasta la segunda semana del último mes cuando se registró un individuo no marcado para la parcela tres del tratamiento de liberación. El hábitat en el que se capturaron todos los especímenes se caracterizaba por ser la parte baja de la colina, la presenta una quebrada con agua permanente.

6.3.2. MUESTREO POBLACIONAL DE *H. DESMARESTIANUS* EN LA TIRIMBINA

El censo de la población se llevó a cabo en 12 periodos de 10 días de trampeo efectivos durante los cuales se lograron capturar un total de 198 individuos de *Heteromys desmarestianus* correspondientes a 390 capturas. (Cuadro 11).

Cuadro 11. Total de capturas y porcentaje de recapturas para *H. desmarestianus* dependiendo el sexo

Sexo	Total de Capturas	% de recapturas para el total de capturas	Total de Recapturas	% de recapturas	N	Proporción M: H
Machos	117	14.3	57	48.7	60	1:2.3
Hembras	273	34.6	135	49.4	138	
Total	390		192		198	

Durante el presente estudio, se obtuvieron capturas de individuos adultos principalmente (Figura 16). En los doce periodos de muestreo, las capturas de individuos juveniles dentro de la población presentaron tres picos: el primero ocurrió en abril (periodo tres y cuatro) y en la primera semana de julio (periodo nueve), el último se presentó para el periodo correspondiente al mes de agosto.

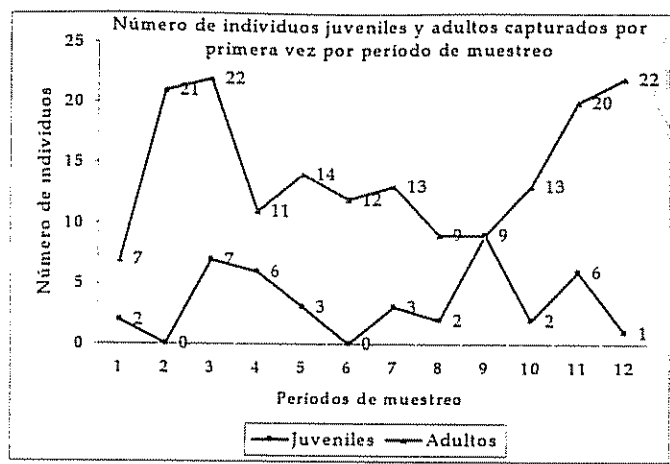


Figura 16. Número de la primera captura de *H. desmarestianus* por categoría de edad y por periodo de muestreo.

Por otro lado, los adultos, presentaron un incremento en las capturas para la primera semana de abril y las capturas se volvieron constantes hasta el inicio del mes de agosto donde volvieron a aumentar. Este comportamiento se ha visto reflejado en otros estudios dentro del trópico húmedo (Jolon, 1996). Por su parte, los individuos juveniles mostraron un incremento en su número para los periodos de abril y julio. Se encontró una disminución en la captura de los juveniles durante la segunda semana de marzo (periodo dos) y la segunda semana de mayo (periodo seis), donde se presentó un aumento en las capturas de los adultos (Figura 17).

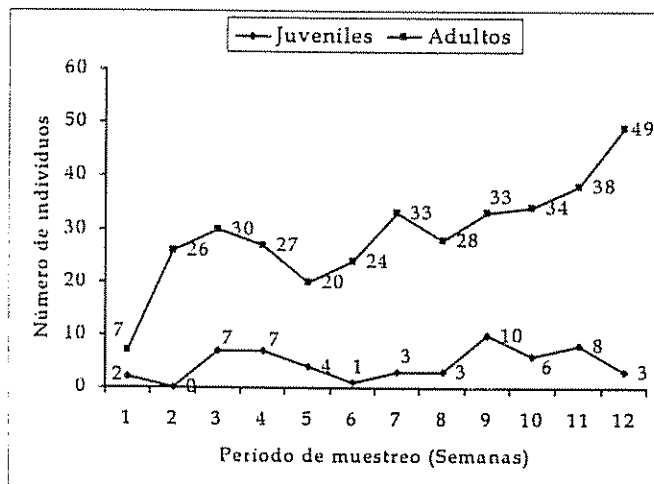


Figura 17. Número de individuos juveniles y adultos por periodo de muestreo.

Durante el presente estudio, 16 individuos de *H. desmarestianus* que en el momento de su primera captura eran juveniles, pasaron a ser parte de la población adulta. La proporción entre machos y hembras para el primer mes de captura mostró una proporción de 1:3.29 (n=30). La proporción mensual osciló entre 1:1.81 y 1:2.78 posterior a ese mes (Figura 18).

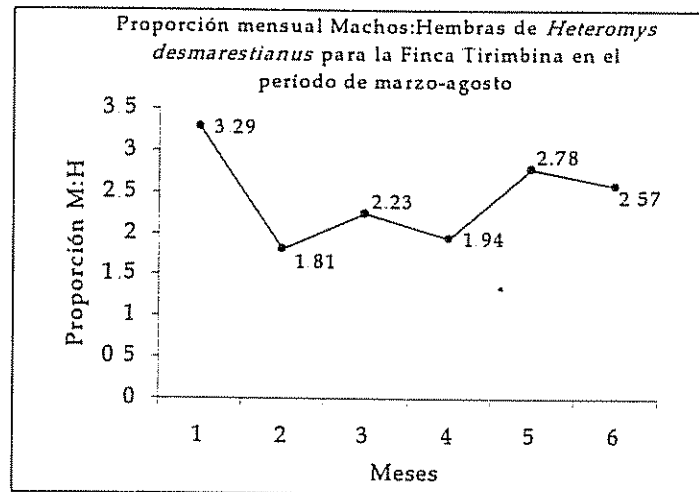


Figura 18 Proporción de machos y de hembras por mes de muestreo para la Finca Tirimbina.

Se obtuvo un promedio mensual mayor para hembras que para machos (Cuadro 12; figura 18). En general, el número de hembras por mes de captura se fue incrementando hacia el final del estudio, obteniendo el mes de agosto el mayor número. Por su parte, para el caso de los machos, el número de machos por mes de captura se puede decir que permaneció constante para la mayor parte del estudio.

Cuadro 12. Número de machos y de hembras por mes de muestreo.

Mes	Machos	Hembras	Proporción
1	7	23	3.2
2	21	38	1.8
3	13	29	2.2
4	18	35	1.9
5	18	50	2.7
6	23	59	2.5
\bar{x}	16.6	39	2.3
S	5.8	13.3	0.5
$\bar{x} \pm S$	22.7	53	2.9

6.4. COMPARACIÓN ENTRE TRATAMIENTOS

No se obtuvieron diferencias en el número de roedores registrados para cada uno de los tratamientos (Mann Whitney = 0.66; $P > 0.05$). A pesar de ello, se realizaron estimaciones de la población con el fin de reportar alguna diferencia al número estimado de individuos en cada tratamiento (Acapite siguiente).

La abundancia relativa de individuos por esfuerzo de captura más alta correspondió al TLR con un total de 103 individuos. Así mismo, el TLR presentó en promedio un número de individuos mayor que el TT (Figura 19).

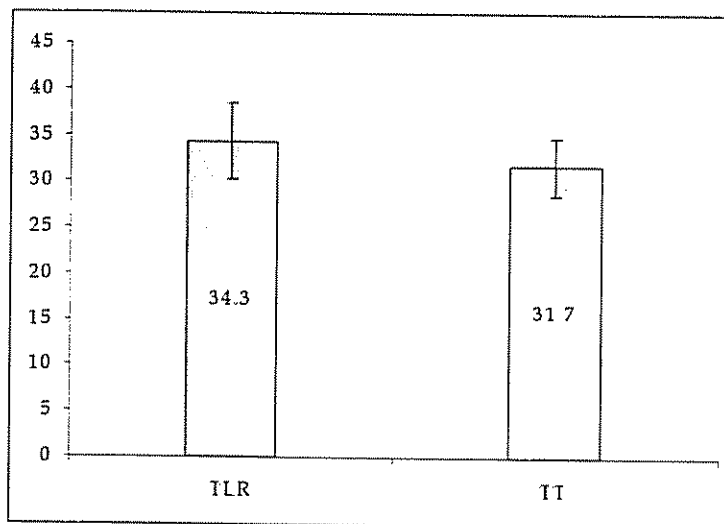


Figura 19. Número de individuos de *H. desmarestianus* capturados por tratamiento en la Finca La Tirimbina.

Para ambos tratamientos, todos los pesos de los machos correspondieron a individuos adultos (>55 g). En tanto que para las hembras se observó que en las seis parcelas se presentaron hembras juveniles. Para este análisis no se encontraron diferencias entre el peso promedio de los individuos entre tratamientos. (Kruskal-Wallis = 0.92308; $gl = 1$, $P > 0.05$), pero sí entre sexos (Kruskal-Wallis = 8.3077; $gl = 1$; $P < 0.05$).

En cuanto al peso promedio dependiendo del sexo, se observó un mayor peso promedio para los machos que para las hembras en ambos tratamientos. El mayor peso promedio para los machos se registró en la parcela nueve del TLR. Seguida por la parcela ocho del TT. Sin embargo, en general el peso promedio más alto fue para el TT para ambos sexos (hembras $\bar{x} = 64.4$, machos $\bar{x} = 89.1$, Cuadro 13).

Cuadro 13. Peso promedio entre machos y hembras para el tratamiento de liberación

Tratamiento de Liberación						
Parcela	Sexo	N	\bar{X}	S	Máximo	Mínimo
3	M*	11	84.6	11.9271	97	66
3	H*	27	63.1	14.1087	89	36
5	M*	11	85.3	14.0803	109	65
5	H*	19	56.6	10.3881	74	42
9	M*	11	94.9	12.1857	110	65
9	H*	24	58.7	17.8508	94	21
Machos		33	88.3	1.1	110	65
Hembras		70	59.4	3.7	94	42
Ambos		103	73.8	2.4	110	65
Tratamiento Testigo						
Parcela	Sexo	N	\bar{X}	S	Máx	Mín
2	M*	8	87.7	10.3	100	72
2	H*	21	65.7	16.0	106	35
4	M*	11	86.7	11.9	101	65
4	H*	24	63.8	15.1	97	36
8	M*	8	92.8	15.3	116	67
8	H*	22	63.8	12.2	82	35
Machos		27	89.1	2.5	116	67
Hembras		67	64.4	1.9	106	36
Machos-Hembras		94	76.7	2.2	116	36
M*= Machos H*= Hembras						

6.4.1. ESTIMACIÓN POBLACIONAL DE *H. DESMARESTIANUS* PARA CADA TRATAMIENTO.

Modelos de poblaciones cerradas:

Método de Lincon-Petersen y Modelo de Heterogeneidad

Considerando los 198 individuos de *Heteromys desmarestianus*, se realizó la estimación poblacional para el bosque manejado en la Tirimbina que corresponde a 7.2 ha. Con base en el método de estimación poblacional de Lincon para poblaciones cerradas, se estimaron un total de 137 individuos para el TT, mientras que para el TLR se estimó un total de 128 individuos. El TT presentó un menor número de capturas para la segunda captura, en tanto, el TLR presentó el menor número de recapturas.

Cuadro 14. Estimación de la población de *H. desmarestianus* a partir del método de Lincon.

Tratamientos	Parcelas	1a captura	2a captura	Recapturas	\hat{N}	Intervalo de confianza	S
Testigo	2	10	19	6	28.5	21.4 - 51.3	5.4
	4	18	27	10	45.8	35.4 - 71.8	7.0
	8	15	24	8	41.6	31.1 - 71.1	7.4
	Total _{Trata}	44	74	23	137.5	112.1 - 184.1	15.8
Liberación	3	18	32	12	45.6	37.2 - 64.7	5.6
	5	13	25	8	37.5	28.9 - 61.0	6.1
	9	20	27	12	43.0	34.8 - 62.2	5.4
	Total _{Trata}	28	95	20	128	107.6 - 165.8	13.1

Por su parte, el modelo de heterogeneidad, el cual asume una probabilidad de captura variable por animal, con base en las frecuencias de captura y recaptura (Cuadro 14), estimó un tamaño de la población alto. Esta estimación también tomó en cuenta las 7.2 ha de bosque manejado.

El estimador para los periodos se calculó con los coeficientes de Jackknife para disminuir el sesgo en la estimación del parámetro poblacional (Pollock *et al.* 1990). Con una probabilidad promedio de captura diaria de 0.09, la población estimada fue de $N=338$ individuos con un error estandar de 31.7, y un intervalo de confianza al 95% de 289 a 415 animales. Con base en las capturas y recapturas en cada tratamiento (Cuadro 15), el TLR, registró un total de 103 individuos marcados ($M_{t+1}=104$), en 201 capturas totales.

Cuadro 15. Periodos de captura y frecuencias de captura para cada uno de los periodos

Período	Bosque Manejado (Tratamiento de Liberación y Testigo)												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Animales capturados $n(j)$	9	26	37	32	24	22	35	33	39	39	42	52	198
Total de capturas $M(j)$	0	9	30	59	76	93	104	118	132	145	157	178	
Recapturados $u(j)$	9	21	29	17	17	11	14	14	13	12	21	20	
Frecuencia de capturas $F(i)$	106	44	23	12	5	4	2	2	0	0	0	0	

El modelo de heterogeneidad calculó un promedio de captura diaria de 0.08 para el TLR. La población estimada para este tratamiento fue $N=199$; $E.E.= 26$, y un intervalo de confianza de 161 a 265 animales. Por su parte, el TT obtuvo un mayor promedio de capturas diarias (0.10), la estimación a partir del modelo de heterogeneidad mostró la misma tendencia que para el TLR, con un estimado poblacional $N=165$ con un $E.E.=20.3$. La aproximación al intervalo de confianza con un 95% de probabilidad se ubicó entre 136 a 217 individuos.

Cuadro 16. Compilación del número de animales capturados y recapturados para los tratamientos silviculturales en La Tirimbina durante el período de marzo-agosto.

Período	Tratamiento de Liberación												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Animales capturados N(j)	1	8	22	14	17	12	19	13	24	19	23	29	104
Total de capturas M(j)	0	1	9	28	36	49	52	59	63	75	80	92	
Recapturados U(j)	1	8	19	8	13	3	7	4	12	5	12	12	
Frecuencia de capturas F(i)	57	22	12	8	1	2	1	1	0	0	0	0	
Período	Tratamiento de Testigo												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Animales capturados N(j)	8	18	15	18	7	10	15	17	18	20	22	23	95
Total de capturas M(j)	0	8	21	31	40	44	52	58	66	70	77	87	
Recapturados U(j)	8	13	10	9	4	8	6	8	4	7	10	8	
Frecuencia de capturas F(i)	50	22	11	4	4	2	0	2	0	0	0	0	

Minimum Number Alive (MNA)

A partir de las estimaciones con el método de MNA no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos (Mann-Whitney $Z = 0.69$; $P > 0.05$), con esto se puede decir que los datos estimados en el método MNA siguen la misma tendencia que los datos originales, no mostrando diferencias en el número de roedores entre los tratamientos. El número estimado de individuos varió considerablemente con los métodos anteriores de estimación, observándose una estimación menor de individuos. Durante los primeros tres periodos de muestreo, se mostró un incremento considerable en el número de individuos, disminuyendo gradualmente conforme más periodos de muestreo se realizaron. El valor máximo de individuos por este método fue para el período nueve (primera semana de julio) con 65 individuos (Figura 20).

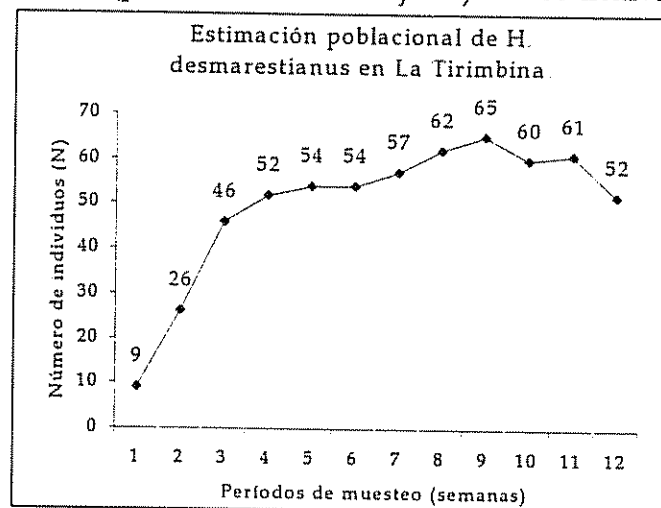


Figura 20. Estimación poblacional de *H. desmarestianus* por periodo de muestreo en la Finca Tirimbina a través del MNA.

Por su parte, para cada uno de los dos tratamientos, el cálculo de la estimación poblacional para el TLR por medio de este método, mostró un número de animales considerablemente menor al estimado por los dos métodos anteriores. Al igual que para la estimación general, el TLR tuvo el mayor número de individuos en el período nueve (36 individuos). El incremento en el número de individuos en los tres primeros periodos tienen la misma tendencia que el observado entre los dos tratamientos conjuntamente.

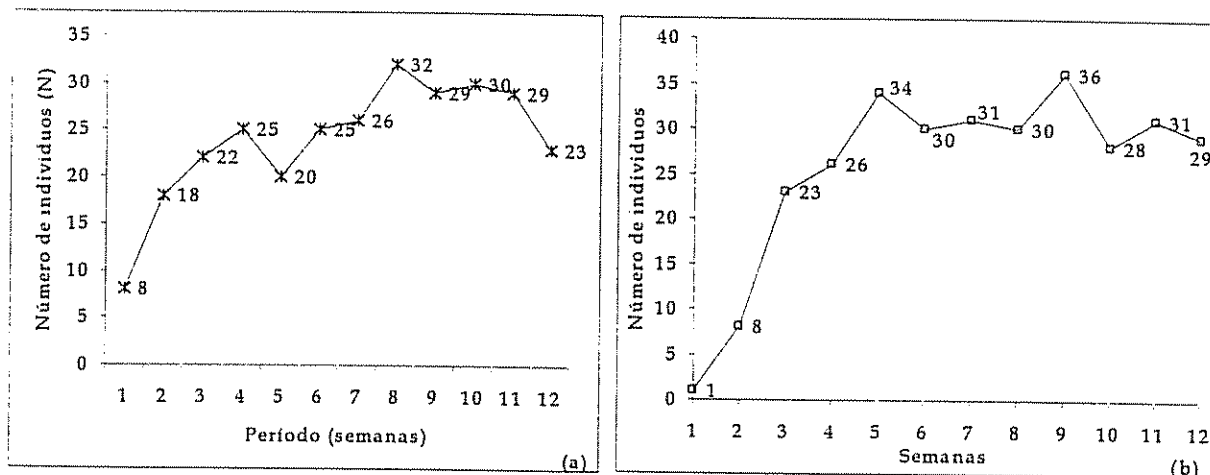


Figura 21 Número de individuos de *H. desmarestianus* estimados para el TLR (a) y para el TT (b) para la Finca Tirimbina con el método del MNA.

El TT mostró una tendencia diferente a la que se presentó en el TLR, el incremento de los individuos en los tres primeros periodos de captura fue menor que para el TLR. Por su parte, este tratamiento obtuvo el más alto número de individuos estimados para el período ocho (segunda semana de junio), y posterior a este período una disminución de individuos hasta el final del estudio (Figura 21).

Método de Jolly para poblaciones abiertas

Al estandarizar los datos estimados, no se encontraron diferencias en los datos de estimación de roedores entre los tratamientos (Mann-Whitney $Z = -.037$; 1 gl. $P > 0.05$). La estimación de la población a través del método de Jolly resultó en un alto número de individuos para el bosque manejado (7.2 ha). El número de individuos osciló entre 0 y 710 individuos, sin embargo, para el cuarto período de muestreo, el número de individuos varió de 444 a 710 animales (Figura 22). Se puede considerar, que los tres primeros periodos dentro de cada uno de los métodos de estimación se presenta un tipo de "adecuación" de los individuos a las trampas. La estimación corresponde a un

promedio general de 312 individuos. Considerando las 7.2 ha, se estaría estimando un aproximado de 43.3 individuos promedio/ha. Estos datos concuerdan con lo reportado para otros bosques tropicales y que considera algunos números elevados de esta especie en bosques que se encuentran circunscritos a algún grado de alteración (Quintero y Sanchez-Cordero, 1989).

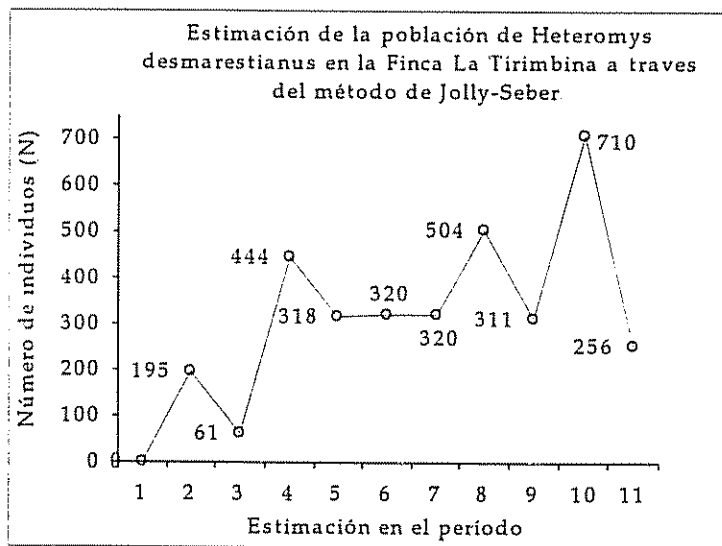


Figura 22. Estimación de la población de *H. desmarestianus* en las 7.2 ha de bosque manejado para el período de marzo-agosto.

Para cada uno de los tratamientos se presentó una tendencia similar. Los datos obtenidos muestran que posterior al sexto período, la mayoría de las capturas estuvieron representadas por individuos marcados. Esto se apreció en ambos tratamientos (Figura 23).

Sin embargo, dentro del TT, aparentemente se aprecia que los individuos marcados posterior a ese período representan un incremento en las capturas más alto que para el TLR, el cual a pesar de haber tenido dos períodos con capturas de individuos nuevos y sin recapturas en poco tiempo después (tres períodos), presentó la misma tendencia que el tratamiento testigo.

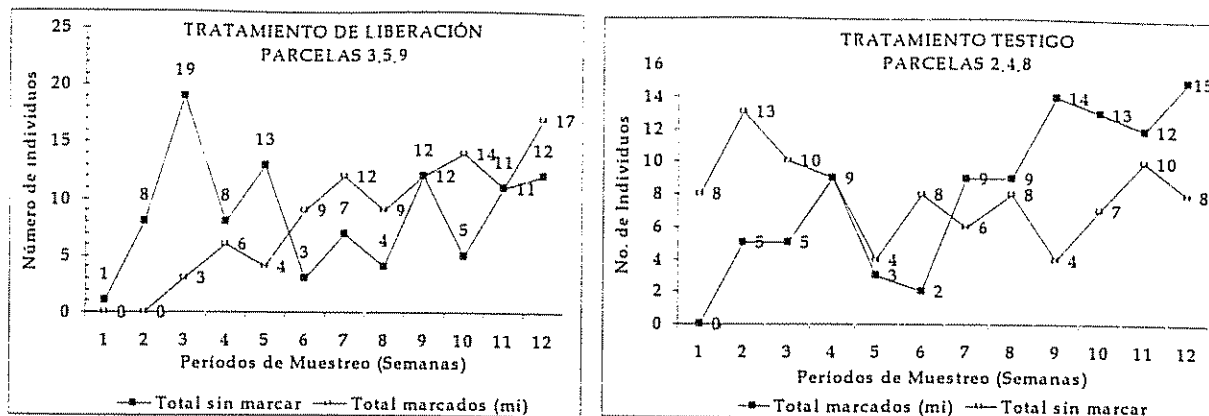


Figura 23. Número de individuos marcados y no marcados por periodo de muestreo en cada uno de los tratamientos.

En cuanto a las estimaciones poblacionales de los individuos de *H. desmarestianus* para cada uno de los tratamientos, El TLR mostró tener el número de individuos estimado más alto para cada uno de los periodos de muestreo. Sin embargo, y considerando lo anterior, al parecer los periodos con la mejor estimación son los posteriores al tercer período. Esta tendencia no se observa claramente en el TT donde los estimados poblacionales para cada uno de los periodos variaron de manera más homogénea (Figura 24). En promedio se calculó un total de 130 individuos para el TLR y de 107 para el TT. Por hectárea, se obtuvieron 40.3 individuos en promedio para el TLR y de 33.4 para el TT.

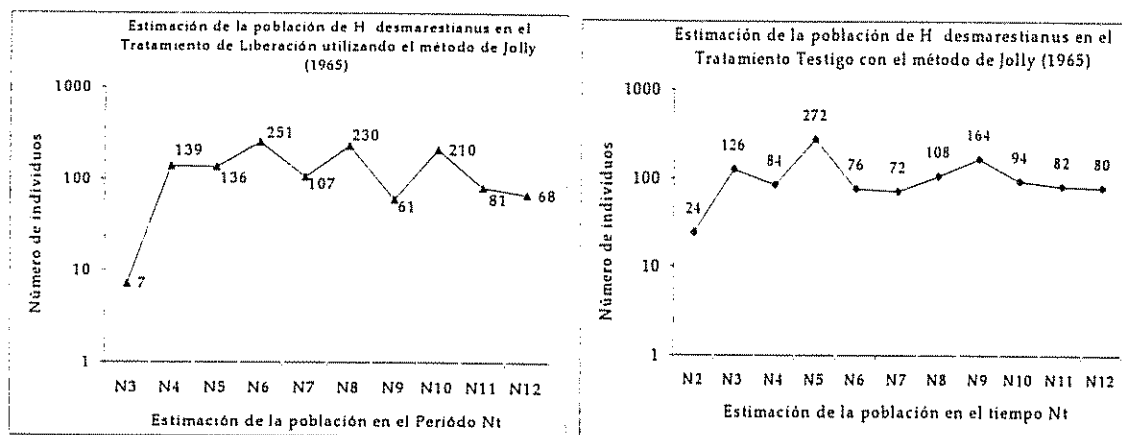


Figura 24. Estimaciones poblacionales de *H. desmarestianus* para 7.2 ha de bosque manejado en la Finca La Tirimbina.

7. DISCUSIÓN

7.1. MARIPOSAS

7.1.1. CONSIDERACIONES GENERALES DE MUESTREO

La dificultad para el monitoreo de biodiversidad en las zonas tropicales hace necesario llevar a cabo una interacción de métodos que sean adecuados para la obtención de información relevante. Con esto, se busca que los datos generados de ese monitoreo establezcan las bases para un mejor entendimiento de los procesos de cambio en este tipo de ecosistemas.

La curva de especies por esfuerzo de captura para la fauna general de mariposas muestra la misma tendencia que se observa en otros sitios dentro del neotrópico (Brown y Hutchings, 1997; Daily y Ehrlich, 1995), donde se tienen que el número de especies no produce un valor máximo aparente en la curva, por lo que se requiere de un mayor esfuerzo de muestreo para algunos grupos. Entre estos grupos, se puede mencionar a las Nymphalinae las cuales están entre los grupos de mariposas neotropicales más abundantes además de que presentan subfamilias que tienen distintos requerimientos tróficos y de hábitat. Otros grupos como las Ithomiinae y las Satyrinae que permiten registrar más rápidamente la mayoría de sus especies, son sumamente importantes para determinar la diversidad del bosque en el neotrópico (Beccaloni y Gaston, 1994; Brown y Hutchings, 1997).

En este estudio, y debido a que los transectos no presentan mayores restricciones que el registrar y monitorear las mariposas considerando los factores físico-ambientales en los periodos de muestreo, así como la abundancia y actividad propia de los grupos (Pollard y Yates, 1993, Spitzer, *et al.* 1997); con este método de muestreo se registró el mayor número de especies e individuos de mariposa que con el método de trampeo. Con redes se registró el 79% de las especies y el 90% de los individuos, por lo que, al igual que en otros estudios realizados en las zonas tropicales (Brown y Hutchings, 1997; Sparrow *et al.* 1994), el método de transectos se consideró como el más adecuado para caracterizar la composición y estructura de la comunidad de mariposas de La Tirimbina.

Aunque la utilización de trampas es considerado un método efectivo y ampliamente recomendado para la captura de mariposas tropicales (Brown y Hutchings, 1997, DeVries, 1988, Sparrow *et al.* 1994, Daily y Ehrlich, 1995), al igual que en los estudios

citados, para la fauna que se observa en Tirimbina, resultó ser un método específico. Dependiendo del gremio trófico (DeVries, 1988), pero también del tipo de hábitat que utilizan y al cual pertenecen los lepidópteros. Con este método, se registró una parte de la fauna de mariposas que se alimentan de los jugos de los frutos (principalmente representantes de la familia Nymphalidae). En La Tirimbina el diseño de las trampas propuesto por Shuey (1997), permitió la captura de 103 individuos de los cuales solamente cinco escaparon antes de ser examinados. Esto indica el alto porcentaje de captura y retención con este tipo de trampa con respecto a otros diseños. Daily y Ehrlich, (1995), mencionan que por encima de 5 m, los individuos escapaban de las trampas frecuentemente. No obstante, se debe tomar en cuenta que para todos los muestreos en los que se utilizan trampas, la captura tanto de las especies como de los individuos depende, o se ve influenciada, por varios factores, entre los que se encuentran: el diseño del muestreo, la colocación y diseño de la trampa, la calidad de los cebos, la disponibilidad de alimento en el período de muestreo (Austin *et al.* 1996), y los factores ambientales como la propia estacionalidad entre otros. Las especies e individuos capturados con trampas (por ejemplo *Nessaea aglaura*, *Hamadryas amphinome*, *Catonephele orites* y *Pyrrhogyra neaerea hypsensor* y *Tigridia acesta* entre otras), en el presente estudio, proporcionan una idea de que la mayoría de las especies pertenecen a un grupo de dosel con afinidad a los claros de bosque. Mientras que otro grupo de especies está representada por especies de sotobosque de sombra. Aunque DeVries, (1988), menciona que la captura de especies depende de la estratificación del muestreo. En el presente estudio, el muestreo con trampas (dependiente del tipo de hábitat), permitió registrar estas especies sin importar un estrato determinado. Estos resultados son similares a lo encontrado por Hill, *et al.* (1992), en un bosque de Australia con una marcada estacionalidad. En su estudio ellos concluyen que se pueden obtener las mismas especies del dosel, a nivel de suelo.

En términos generales, y considerando lo anterior, se puede decir que los dos métodos son complementarios (Sparrow *et al.* 1994, Austin *et al.* 1996). Utilizar en conjunto el muestreo con redes y trampas representa el mejor diseño para el monitoreo y evaluación de la riqueza y abundancia de las mariposas en un área dada (Sparrow *et al.* 1994). En La Tirimbina, y con base en los resultados obtenidos, esto no

fue la excepción. La utilización conjunta de ambos métodos de muestreo, al igual que en otros estudios dentro del neotrópico (Austin *et al.* 1996), puede incrementar de manera sustancial el registro de especies de un área determinada.

Estacionalidad

Para el bosque de La Tirimbina, caracterizado por recibir vientos alisios que se mueven del Mar Caribe hacia el interior del Continente, producen una constante humedad y precipitación (DeVries, 1987), que pueden favorecer a muchos de los animales que se encuentran en este bosque y que presentan una estrecha correlación entre la abundancia en sus poblaciones y los cambios temporales. Sin embargo, no todos los animales presentan claros cambios en su abundancia y actividad reproductiva. Esto depende de los ciclos de vida de cada una de las especies (Wolda, 1983, 1988), y de la distribución, abundancia y disponibilidad de recursos siendo estos factores los que principalmente influyen dentro de la estructura y composición de la fauna de lepidópteros (Ehrlich, 1984). Sin embargo, para el caso de los lepidópteros, al igual que para muchos grupos de insectos, las variaciones en la temporada húmeda afecta severamente la presencia estacional de los animales. Wolda, (1983), menciona que para la isla de Barro Colorado en Panamá (un bosque mucho más estacional que Tirimbina), el comienzo de la temporada de lluvias afecta en gran medida el tiempo en el que muchas especies se presentan. Para la fauna de lepidópteros registrada en La Tirimbina durante este estudio, la presencia de algunas especies no características de esta vertiente, puede estar influenciada por los movimientos que puedan realizar los adultos (Ehrlich, 1984).

Algunas de las especies de mariposas que se han reportado en La Tirimbina y que no se registraron en el presente estudio, se presentan en el Cuadro 16. La mayoría de las especies que se presentan fueron registradas entre los meses de agosto y diciembre. Entre estas especies se pueden mencionar a *Hypothesis euclea volara*, especie que exhibe grandes fluctuaciones en su número a través del año. Sus poblaciones se presentan en periodos anuales de abundancia de adultos dependientes de la cantidad de humedad y la escasez de parasitoides y predadores (Young, 1979, Brown y Hutchings, 1997). En la zona se ha registrado esta especie como muy abundante en julio y disminuyendo drásticamente para finales del mes (Young, 1979). Para 1998, el

período seco intermedio se presentó en el mes de agosto (Figura 3), y no se registró ningún individuo posiblemente esto se debe a un efecto de estacionalidad. Otra de las especies que llaman la atención es *Morpho theseus*. Esta especie de mariposa "grande" (importante como indicador primario según los C&I propuestos por Stork *et al.* 1997), especie que hace movimientos (posiblemente migraciones estacionales), de las zonas altas a las tierras bajas (Young, 1975).

Cuadro 17. Especies de lepidópteros registrados por otras fuentes en La Tirimbina y que no se registraron en el presente estudio. (Fuente: Finegan, B., datos no pub.¹, Young, 1979², 1975³)

Subfamilia	Especie	Hábitat
Nymphalinae	<i>Memphis ryphea</i> ¹	Borde
Nymphalinae	<i>Memphis aulica</i> ³	Bosque secundario
Nymphalinae	<i>Adelpha ixia leucas</i> ¹	Borde
Nymphalinae	<i>Adelpha basilioides</i> ¹	Bosque con madereo
Nymphalinae	<i>Historis odius</i> ¹	Bosque
Nymphalinae	<i>Eunica excelsa</i> ¹	Bosque con madereo
Ithomiinae	<i>Hypothyris euclea valora</i> ^{1,2}	Bosque
Ithomiinae	<i>Dircenna dero euchytna</i> ¹	Bosque secundario
Heliconiinae	<i>Euides aliphera</i> ¹	Bosque secundario
Charaxinae	<i>Prepona dexamenus</i> ¹	Bosque con madereo
Satyrinae	<i>Euptychia westwoodi</i> ¹	Borde
Rionidinae	<i>Nymphidium aranooides occidentalis</i> ¹	Claro de luz
Rionidinae	<i>Stichelia sagaris tyriotes</i> ¹	Bosque secundario
Riodininae	<i>Calospila argenissa</i> ¹	Bosque secundario
Riodininae	<i>Eurybia lycisca</i> ¹	Sotobosque
Lycaenidae	<i>Arawacus</i> sp. ¹	
Morphinae	<i>Morpho theseus aquarius</i> ^{1,3}	Bosque con madereo
Morphinae	<i>Morpho amanthonté</i> ¹	Bosque con madereo

Probablemente, la falta de registros de estas especies puede deberse al retraso de la temporada de lluvias, o bien, a que algunas de estas especies simplemente son muy escasas (por ejemplo *Memphis aulica*, *Eunica excelsa*) (Finegan com.pers.). Durante el estudio, el período intermedio de "sequía" (considerado en agosto), puede de alguna manera ofrecer a estas mariposas la oportunidad de ovoposición, para el aprovechamiento de los recursos en las primeras etapas del desarrollo. En Tirimbina, la obtención de los recursos dependen en gran parte de la fenología de las plantas, influenciada por los períodos de temperatura, humedad y precipitación. Esto se observa en Tirimbina donde el número de especies registradas por mes indica que, contrariamente a lo que se ha obtenido para el Parque Nacional Tikal (Austin, *et al.*

1996), y lo registrado por DeVries, (1988) en La Selva, el número de especies aumentó considerablemente a principios de la segunda mitad de la época de lluvias.

7.1.2. DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA FAUNA

A diferencia de lo reportado para la Vertiente del Pacífico, Knudsen y Olesen (1996), realizaron censos con redes en un bosque húmedo tropical de tierras bajas, que difiere a Tirimbina (bosque muy húmedo tropical). Ellos encontraron que la mayor abundancia y dominancia estuvo representada por una especie de la subfamilia Nymphalinae (*Smyrna blomfieldia*). En el presente estudio, la especie más abundante fue una especie de la subfamilia Satyrinae (*Cithaerias manander*, N=95). Con base en las especies registradas, se puede decir que la fauna de lepidópteros en el bosque de la Tirimbina, debe ser considerada como típica de la vertiente Atlántica de Costa Rica (DeVries, 1987; DeVries, 1991). La presencia de especies que son características para ésta vertiente, y que fueron en términos relativos abundantes para el listado general de especies, demuestra lo anterior y sugiere la propia estructura del bosque (Bosque primario intervenido).

Con base en DeVries, (1987), Austin, (1996), la fauna registrada, se encuentra conformada por una mezcla de especies que corresponden a:

- Especies de sitios abiertos (ejemplo *Anartia fatima*, *Anartia jatrophae* y *Phoebis argante*), en Tirimbina representaron una minoría.
- Especies generalistas de bosque (aquellas como *Nessaea aglaura*, *Pierella helvetia*, *Tigridia aesta*, *Catonephele orites*), que representan las especies consideradas comunes y que requieren de recursos que normalmente se encuentran dentro del bosque.
- Especies raras, consideradas de bosque primario, y con poblaciones localizadas (ejemplo *Dulcedo polita*, *Antirrhea multiades*, *Ferrhybris lipera* entre otras). Aquellas que requieren de recursos específicos dentro del bosque y cuyas poblaciones eventualmente son pequeñas.

El número de especies de mariposas dentro del bosque manejado de Tirimbina (77 especies Cuadro 5), constituye una muestra representativa de las especies que se pueden encontrar en el área. No obstante, la mayoría de las especies están representadas por pocos individuos por lo que pueden considerarse como raras. La distribución de la abundancia observada de las especies registradas para el periodo

de estudio sigue la tendencia que se ha observado en bosques tropicales manejados donde las abundancias no se ajustan a una distribución normal (Hill, *et al.* 1995). Aunque este bosque tiene un tiempo considerable sin actividad de extracción de madera (la última extracción fue en 1990 para las parcelas 1,2,3,5,6,8 y 9), el ajuste a la distribución log-normal de la comunidad de mariposas de La Tirimbina, probablemente necesitará de un lapso de tiempo mayor para que se presente (Nummelin, 1998).

Tomando en cuenta el manejo que se ha realizado en La Tirimbina y los resultados que se han obtenido, no se puede asegurar que aunque los datos no se ajusten a la distribución normal esto indique que se deba considerar necesariamente a La Tirimbina como un bosque perturbado (Nummelin, 1998). Al contrario, los resultados obtenidos demuestran que en Tirimbina se encuentran poblaciones de bosque prístino que probablemente encuentren los recursos necesarios para permanecer en él.

Con base en la composición de la fauna de mariposas, entre las especies poco conspicuas o que presentan hábitos que hacen difícil su monitoreo, se registró a *Perrhybrys lypera* (que se considera de hábitats primarios; Finegan, com. pers.), junto con *Colobura dirce*, *Pyroglhrya neaerea hypsensor* (considerada escasa para la vertiente Atlántica) (DeVries, 1987), *Heliconius sara fulgidus* (Heliconiinae), *Ithomia bolivari* y *Scada zibia xanthina* (Ithomiinae), *Caerois gerdrustus* y *Antirrhoea multiades* (Morphinae), especies que se reportan con poblaciones muy localizadas (DeVries, 1987), se deben considerar para aspectos de conservación (Acápíte 7.1.4).

7.1.3. REQUERIMIENTOS GENERALES DE HÁBITAT

En general, en La Tirimbina la estructura y composición de la vegetación se monitoreó en las PPM. En cada una de las PPM (1,0 ha) se identificó todo individuo de árbol y palma con dap \geq 10 cm. Dentro de cada una de seis PPM se instalaron 480 subparcelas de 5X5 m (1,2 ha), donde se identificaron todos los individuos \geq 2.5 cm de dap incluyendo árboles, arbustos, lianas, palmas y algunas especies herbáceas. Un listado de las especies vegetales de Tirimbina demuestra que alrededor de un 50% de las especies son de dosel intermedio (entre 5 y 25 m de altura), 23% de especies de dosel superior (o mayores de 35 m de altura), 15% de especies de subdosel (entre 25 y 35 m de altura) y 10 % de sotobosque (menores de 5 m) (Zamora *et al.* 1997). Esta

caracterización de la vegetación da una idea clara de la entremezcla de estratos que representan fuentes de recursos tanto para alimento y refugio (factores de bienestar), para los individuos adultos de las poblaciones de mariposas así como una mezcla plantas hospederas para las orugas. La disposición topográfica que presentan algunas de las parcelas (dos, tres y nueve), su composición y heterogeneidad en su vegetación (Delgado *et al.* 1997), así como una baja iluminación (Rincón, 1997), permiten la permanencia de especies de mariposas consideradas de sotobosque de sombra. Esto se debe en parte a la presencia de una gran cantidad de palmas de sotobosque de claro o de sombra pertenecientes a los géneros *Genoma*, *Iriartea*, *Socratea* y *Welfia*. Estas plantas son hospederas y fuente de alimento de especies de sotobosque de sombra entre las que se pueden mencionar a *Antirrhea multides* y *Caerois gerdrudtus* (Morphinae), *Dulcedo polita* y *Taygetis andromeda* (Satytinae), *Opsiphanes* spp. y *Catoblepia orgetorix championi* (Brassolinae) y que fueron especies características de quebradas y laderas con poca iluminación (Navarrete observaciones personales). Sin embargo y a pesar de que Delgado *et al.* (en preparación) encontró que la parcela cinco del TLR presentó una gran densidad de individuos de palmas, la condición topográfica en la que se encuentra (de colina), posiblemente influyó en la colecta de un mayor número de especies de dosel/claro que de sotobosque de sombra.

La penetración de luz; provocada por la apertura del dosel ya sea por caída o por la muerte en pie de árboles (de manera natural o debido a los tratamientos aplicados), puede explicar la riqueza y la abundancia de especies dentro del tratamiento de liberación. Camacho y Finegan (1997), demostraron que estos claros se produjeron en su mayoría por la caída de los árboles de manera natural, los cuales Brown y Hutchings (1997), y Lovejoy *et al.* (1986), mencionan que pueden producir un efecto a mediano y largo plazo. El primero puede causar un incremento sustancial en la diversidad debido a un efecto de borde positivo, al presentarse una mayor penetración de luz dentro del sotobosque se produce un incremento en la disponibilidad de recursos florales y, en general, aumenta la biomasa de tejidos de rebrote disponible para las etapas de desarrollo de las orugas. A mediano o a largo plazo, la apertura natural del dosel aunada con los claros producidos específicamente por los tratamientos, pueden provocar que se presenten con más frecuencia especies

típicas de borde y de áreas perturbadas (*Phoebis argante*, *Anartia* spp.). La presencia de *P. argante* en Tirimbina, a pesar de ser considerada una especie de zonas abiertas y sitios perturbados, se ve en gran medida favorecida porque una de sus plantas hospederas (*Pentaclethra maculosa*), es la especie dominante para esta zona.

La mayoría de las especies de Satyridas típicas de bordes, *Mesosemia asa asa*, *Mesosemia carissima*, *Chloreuptychia arnaea*, por ejemplo asumen la presencia y establecimiento de sus plantas hospederas (pastos de la familia Poaceae), en los caminos de acceso o bien en los claros recién formados. Sin embargo, y contrariamente a lo esperado, muchas de las especies capturadas en el TLR representaron especies características del dosel con preferencia a claros (*Memphis phytusa*, *Hamadryas arinome*, *Catonephele orites*, *Nessaea aglaura aglaura*), o bien propias de sotobosque asoleado (*Archaeoprepona demophon centralis*, *Morpho granadensis polybaptus*) (Cuadro 18). La presencia de estos claros dentro del bosque, permite que muchas de las hembras de estas especies (las cuales en su mayoría fueron capturadas en trampas), encuentren la oportunidad de explorar sitios de sotobosque para forrajeo reproducción o para ovopositar.

Delgado *et al.* (1997), encontraron que a partir del manejo, entre algunas de las especies más abundantes de plantas \geq de 2.5 D.A.P., en Tirimbina eran de especies adaptadas a la perturbación, y altamente demandantes de luz, entre ellas *Cecropia insignis*, *C. obtusifolia* *Cyathea microdonta*, *Laetia procera*; la herbácea *Heliconia pogonantha* y las rubiaceas *Psychotria elata* y *P. luxurians*, estas especies pertenecen a plantas hospederas de larvas y fuentes de recursos para adultos de mariposas que se alimentan de néctar como las Ithomiinas, Heliconiinas, Nymphalidas y Satyrinas de sotobosque.

Por el contrario, Delgado *et al.* (1997), reportaron dentro del bosque manejado que algunas de las especies consideradas de bosque no perturbado (como *Warczewiczia coccinea*, *Euterpe precatoria*), no lograron colonizar áreas de caminos o bordes en comparación a las especies demandantes de luz. El genero *Warczewiczia* es importante porque representa recursos alimenticios para una gran cantidad de especies de mariposas de Tirimbina consideradas de bosque primario (*Perrhybris lypera*, *Parides* spp.)

El mosaico de hábitats que se presenta en Tirimbina (rica en bordes, claros, caminos), permite inferir que la presencia de algunas especies de mariposas "grandes" como *Antirrhoea miltiades*, *Caerois gerdructus*, *Morpho peleides* (Morphinae), o especies de satyridas como *Dulcedo polita*, *Cithaeris menander* e Ithomiinas como *Ithomia bolivari*, *Ithomia diasa hippocrenis*, *Hyposcada virginiana*; nos proporcionan una buena idea de los recursos que se encuentran en el bosque. Con base en lo registrado en la literatura por Brown y Hutchings, (1997), Austin, (1996), Thomas (1991) y DeVries (1987;1997) y el presente estudio, las especies que se encontraron en Tirimbina pueden ser clasificadas dependiendo sus preferencias de hábitat, y con base en lo anterior inferir de manera indirecta la presencia de recursos raros o de perturbaciones dentro del bosque (Cuadro 18).

Con base en los resultados obtenidos, y lo propuesto por Beccaloni y Gaston (1994), tanto la subfamilia Ithomiinae, como Satyrinae, presentaron la proporción de especies más alta con respecto a la fauna total de lepidópteros registrada en La Tirimbina (14%).

Cuadro 18. Especies indicadoras de la calidad del bosque para Tirimbina con base en lo registrado por Brown y Hutchings (1997), Austin *et al.* (1996), DeVries, (1987) y Thomas (1991) y los registros obtenidos en el presente estudio.

SUBFAMILIA	ESPECIE	PLANTA HOSPEDERA	H ^a	UM ^b	EI ^c
Brassolinae	<i>Caligo atreus dionysos</i>	<i>Heliconia</i> (Heliconiaceae), <i>Musa</i> (Musaceae), Cyclanthaceae	1,2,3	P	Ss
	<i>Caligo eurilochus sulanus</i>	<i>Heliconia</i> (Heliconiaceae), <i>Calathea</i> (Marantaceae), <i>Musa</i> (Musaceae)	1,2,3	P	Ss
	<i>Catoblepia orgetorix championi</i>	Varias palmas (Arecaceae)	1,2	P	Ss
	<i>Opsiphanes cassina fabricii</i>	<i>Acrocomia vinifera</i> , <i>Cocos nucifera</i> , <i>Bactris</i> (Arecaceae)	1,2,3,4	P,C, D,E	Ss
	<i>Opsiphanes invirae cuspidatus</i>	Palmas	1,2	P	Ss
	<i>Opsiphanes quiteria quirinus</i>	Palmas	1,3	P	Ss,Sa
	Charaxinae	<i>Archaeoprepona demophon centralis</i>	<i>Annona</i> (Annonaceae), <i>Malpigia glabra</i> (Malpigiaceae)	1,2,3,4	P
<i>Archaeoprepona demophoon gulina</i>		<i>Persea americana</i> , <i>Nectandra</i> , <i>Ocotea</i> (Lauraceae)	1,2,3,4	P	Dc,Ss, Sa
<i>Archaeoprepona meander amphimachus</i>		Desconocida	1,2,3,4	P	Dc,Ss, Sa
<i>Hypna clytemnestra clytemnestra</i>		<i>Croton</i> (Euphorbiaceae)	1,2	P	Sa
<i>Memphis pithyusa</i>		<i>Croton</i> (Euphorbiaceae)	2,3,4	C,D, E	Dc
<i>Zaretis itys</i>		<i>Casearia</i> , <i>Ryanea</i> , <i>Laetia</i> (Flacourtiaceae)	2,3,4	C,D, E	Dc
Coliadinae		<i>Phoebis argante</i>	<i>Cassia biflora</i> , <i>Cassia fruticosa</i> (Caesalpinaceae), <i>Pentaclethra macroloba</i> , <i>Inga vera</i> , <i>Inga ruiziana</i> (Mimosaceae)	4,5	D
Heliconiinae	<i>Eueides lybia olympia</i>	<i>Passiflora vitifolia</i> (Passifloraceae)	1,2	D,E,	
	<i>Heliconius cydno galanthus</i>	<i>Passiflora vitifolia</i> , <i>Passiflora biflora</i> , <i>Passiflora</i> spp. (Passifloraceae)	1,2,3	A,P, C,E	Sa

SUBFAMILIA	ESPECIE	PLANTA HOSPEDERA	H ^a	UM ^b	EIC
Ithomiinae	<i>Heliconius sapho leuce</i>	<i>Passiflora pittieri</i> (Passifloraceae)	1,2,3	A,P, C,E	Ss,Sa
	<i>Heliconius sara fulgidus</i>	<i>Passiflora auriculata</i> (Passifloraceae)	1,2,3	A,P, C,E	Sa
	<i>Philaethria dido</i>	<i>Passiflora vitifolia, Passiflora edulis, Passiflora ambigua</i> (Passifloraceae)		C,D, E	Dc
	<i>Aeria eurimedia agna</i>	<i>Prestonia portabellensis</i> (Apocinaceae)	1,2	P	Ss
	<i>Hypoleria cassotis</i>	<i>Solanum</i> (Solanaceae)	1,2,3	C,D, E,	Ss, Sa
	<i>Hyposcada virginiana evanides</i>	<i>Calumnea consanguinea, Calumnea grata, Drymonia conchocalyx</i> (Gesneriaceae)	1,2,3	P,C, E	Ss, Sa
	<i>Ithomia bolivari</i>	Desconocida	1,2	P,E	Ss,Sa
	<i>Ithomia diasia hippocrenis</i>	<i>Witheringia, Lycianthes</i> (Solanaceae)	1,2	P,E	Ss,Sa
	<i>Ithomia patilla</i>	<i>Witheringia, Lycianthes</i> (Solanaceae)	1,2	P,E	Ss,Sa
	<i>Mechanitis lyssimunia doryssus</i>	<i>Solanum</i> (Solanaceae)	1,2	P,E	Ss,Sa
	<i>Mechanitis polymnia isthmia</i>	<i>Solanum</i> (Solanaceae)	1,2,3	C,D, E	Ss,Sa
	<i>Melinaea ethra liliis</i>	<i>Markea neurantha</i> (Solanaceae)	1,2,3	P,C, E	Ss,Sa
	<i>Oleria paula</i>	<i>Lycianthes multiflora</i> (Solanaceae)	1,2	P,E	Ss,Sa
	<i>Scada zibia xanthina</i>	<i>Solanum siparunoides, Solanum enchylozum</i> (Solanaceae)	1,2	P,E	Ss
Lyaeninae	<i>Eumaeus mynias</i>	Desconocida	2,3	P,C	Ss,Sa
	<i>Theorema sp</i>	Desconocida	2,3	P,C	Ss
Melitaeinae	<i>Eresia mecharitis</i>	Desconocida			Ss,Sa
Morphinae	<i>Antirrhoea multiades</i>	<i>Geonoma longivaginata</i> (Arecaceae)	1,2	P	Ss
	<i>Caerolis gerdrudtus</i>	<i>Socratea durisima</i> (Arecaceae)	1,2	P	Ss
	<i>Morpho granadensis polybaptus</i>	<i>Macharium seemani</i> (Fabaceae)	1,2	P	Dc,Sa
	<i>Morpho peleides limpida</i>	<i>Macharium, Pterocarpus, Lonchocarpus, Platymiscium, Swartzia, Dalbergia, Mucuna</i> (Fabaceae), <i>Paragonia</i> (Bignoniaceae)	1,2,3,4,5	P	Dc,Ss, Sa
Nymphalinae	<i>Adelpha celerio</i>	<i>Myriocarpa</i> (Urticaceae); <i>Ochroma</i> (Bombacaceae)	1,3	D,E	Dc,Sa
	<i>Adelpha cocala lorzae</i>	<i>Pentagonia, Psychotria, Calycophyllum, Chomelia, Uncaria, Genipa</i> (Rubiaceae)	1,3	D,E	Sa
	<i>Anartia fatima</i>	<i>Blechnum, Justicia, Dicliptera, Ruellia,</i> (Acanthaceae)	4,5	D,E	Nb
	<i>Anartia jatrophae</i>	<i>Blechnum, Ruellia,</i> (Acanthaceae), <i>Lippia</i> (Verbenaceae), <i>Bacopa, Lindernia</i> (Scrophulariaceae)	4,5	D,E	Nb
	<i>Callicore lyca aeries</i>	<i>Serjania, Allophyllus</i> (Sapindaceae)	1,2	C,D, E,	Dc,Sa
	<i>Catonephele numilia esite</i>	<i>Alchornea costaricensis, Alchornea latifolia</i> (Euphorbiaceae)	3	C,D, E	Dc
	<i>Catonephele orites</i>	<i>Alchornea costaricensis</i> (Euphorbiaceae)	1,2	C,D, E	Dc
	<i>Colobura dirce</i>	<i>Cecropia</i> (Moraceae)	1,2,3,4	C,D, E	Dc
	<i>Hamadryas amphinome mexicana</i>	<i>Dalechampia scandens</i> (Euphorbiaceae)	1,2,4	P,C	Dc
	<i>Hamadryas arinome ariensis</i>	<i>Dalechampia triphylla</i> (Euphorbiaceae)	1,2	P,C	Dc
	<i>Hamadryas laodamia saurites</i>	<i>Dalechampia triphylla</i> (Euphorbiaceae)	1,4	P,C	Dc
	<i>Marpesia merops</i>	<i>Brosimum</i> (Moraceae)	3	C,D, E	Dc,Sa
	<i>Myscelia cyaniris cyaniris</i>	<i>Dalechampia triphylla</i> (Euphorbiaceae)	3,4	P,C	Dc
	<i>Nica flavilla canthara</i>	<i>Cardiospermum, Serjania, Paullinia</i> (Sapindaceae)	1,2,3	C,D, E	Dc,Sa
<i>Nessaea aglaura aglaura</i>	<i>Alchornea costaricensis, Plukenetia volubilis</i> (Euphorbiaceae)	1,4,5	C	Dc,Sa	
<i>Pyrrhogyra neareea hypsenor</i>	<i>Paullinia</i> (Sapindaceae)	2,4,5	C,D,	Dc	

SUBFAMILIA	ESPECIE	PLANTA HOSPEDERA	H ^a	UM ^b	Eic	
Papilioninae	<i>Tigridia acesa</i>	<i>Cecropia, Paruma aspera</i> (Moraceae)	1,2,3	E C	Dc,Sa	
	<i>Battus belus varus</i>	<i>Aristolochia</i> (Aristolochiaceae)	3	P,C, E	Dc,Sa	
	<i>Parides arcas mylotes</i>	<i>Aristolochia</i> (Aristolochiaceae)	3	P,C, E	Dc,Ss, Sa	
	<i>Parides childrenae childrenae</i>	<i>Aristolochia tonduzii</i> (Aristolochiaceae)	1,2	P,C, E	Sa,Ss	
	<i>Parides iphidamas iphidamas</i>	<i>Aristolochia</i> (Aristolochiaceae)	1,2,3,4,5	P,C, E	Dc,Sa, Ss	
Pierinae	<i>Perrhybris lypera</i>	<i>Capparis pittieri</i> (Capparidaceae)	1,2	P	Ss,Sa	
Satyrinae	<i>Chloreuptychia arnaea</i>	<i>Eleusine, Oplismenus, Ichnanthus</i> (Poaceae)	1,2	D,E	Sa	
	<i>Cissia confusa</i>	<i>Iriartia, Genoma</i> (Arecaceae), <i>Panicum</i> (Poaceae), <i>Calathera</i> (Marantaceae)	1,2	C	Ss	
	<i>Cissia hermes</i>	Pastos (Poaceae)	1,2,3	C	Nb	
	<i>Cissia libye</i>	<i>Panicum</i> (Poaceae)	1,2,3	C	Sa,Nb	
	<i>Cissia metaleuca</i>	Pastos (Poaceae)	1,2	C	Ss,Sa	
	<i>Cissia usitata</i>	<i>Eleusine</i> (Poaceae)	1,2,3	C	Sa	
	<i>Cithaerias menander</i>	Desconocida	1,2	P	Sa	
	<i>Dulcedo polita</i>	<i>Geonoma, Welfia</i> (Arecaceae)	1,2	P	Ss	
	<i>Pierella helvetia incanescens</i>	<i>Heliconia</i> (Heliconiaceae), <i>Calanthe</i> (Marantaceae)	1,2	P	Sa, Ss	
	<i>Pierella luna luna</i>	<i>Heliconia</i> (Heliconiaceae)	1,2,4	P	Ss,Sa	
	<i>Taygetis andromeda</i>	<i>Olyra, Acroceras, Panicum</i> (Poaceae)	3,4		Ss	
	Riodininae	<i>Emesis lucinda aurinna</i>	<i>Neea laetevirens, Neea amplifolia</i> (Nyctaginaceae)	3	P	Sa
		<i>Eurybia caerulescens fulgens</i>	Desconocida	2	P	Sa
		<i>Eurybia elvina elvina</i>	<i>Calathea lutea, Calathea crotalifera, Cathalea inocephala, Cathalea latifolia, Ischnosiphon pruniosus</i> (Marantaceae)	1,2	P	Sa
		<i>Eurybia lycisca</i>	<i>Calathea lutea, Calathea crotalifera, Cathalea inocephala, Cathalea latifolia, Cathalea warszewiczia, Ischnosiphon pruniosus</i> (Marantaceae)	1,2,3	P	Ss
		<i>Eurybia unxia</i>	Desconocida	1,2	P	Ss
		<i>Mesosemia asa asa</i>	<i>Psychotria macrophylla, Psychotria</i> sp (Rubiaceae)	1,2,3	C,D, E	Ss,Sa
		<i>Mesosemia carissima</i>	<i>Psychotria elata</i> (Rubiaceae)	1,2,3	C,D, E	Dc,Sa
<i>Mesosemia zonalis</i>		Desconocida	1,2	C,D, E	Ss	
H= REQUERIMIENTOS DE HABITAT ^a 1= Bosque primario alto 2=Bosque primario bajo 3=Bosque perturbado 4=Bosque de crecimiento secundario 5=Habitats de borde		UM=USO EN EL MONITOREO ^b P = Su presencia asegura recursos raros A=Su ausencia indica falta de recursos raros C=Presencia de grandes claros D=Altos niveles de perturbación E=Alto en bordes		ESTRATO/ ILUMINACION ^c Dc= Dosel/claro Ss= Sotobosque/sombra Sa= Sotobosque/asoleado Nb=No bosque		

Asi mismo, fueron los dos grupos de mariposa que alcanzaron más rápidamente el valor máximo aparente en las curvas de acumulación por tiempo de muestreo. Posiblemente, y en el marco de aplicación de C&I de biodiversidad estos dos grupos se encuentren entre los principales para tomarlos en cuenta como indicadores a esta escala de diversidad. Además de este grupo de sotobosque sombreado, la presencia de especies "grandes" como las Morphinae, Charaxinae y Brassolinae, son otros de los

grupos que se podrían tomar en consideración para determinar indirectamente el estado de conservación de un bosque. Por ser especies que necesitan, dentro de sus requerimientos de hábitat, una extensión de área relativamente grande para su desplazamiento en búsqueda de recursos, la ausencia de este tipo de especies representaría la falta de recursos raros dentro del bosque o bien el posible grado de fragmentación del bosque.

7.1.4. IMPLEMENTACIÓN DEL MONITOREO PARA LA CONSERVACIÓN DE LAS MARIPOSAS

Siendo La Tirimbina un bosque primario con actividades de manejo y extracción a mediano o largo plazo, pero con una extensión relativamente pequeña (80 ha), se requiere de la implementación de monitoreos periódicos. La finalidad de estos monitoreos es el determinar los cambios temporales y espaciales para las especies que presentan áreas de distribución restringidas o localizadas dentro de la zona de estudio.

Con base en los resultados obtenidos, se plantea como una necesidad la reestructuración de la clasificación propuesta por Thomas (1991), para las mariposas de Costa Rica, considerando los siguientes puntos: La generalización que hace Thomas en cuanto a clasificar especies únicamente con base en la vegetación (modificada o sin modificación) se ve contrastada en bosques como La Tirimbina (que han tenido un manejo en la vegetación para la extracción y la producción de madera intensivo). Una parte representativa de la fauna que Thomas propone como restringida únicamente para vegetación no modificada, se encontró bien representada en Tirimbina (ejemplo *Dulcedo polita*, *Parides childrenae*, varias especies de Ithomiinas, Cuadro 5). Con los resultados obtenidos en el presente estudio y lo que se ha encontrado en otros estudios dentro de bosques con diferentes grados de perturbación y aislamiento (Brown y Hutchings, 1997), consideramos retomar propuestas de clasificación más globales como las que mencionan Austin *et al.* (1996) y Brown y Hutchings, (1997) y que toman en cuenta la heterogeneidad de ambientes, la estructura y composición de la vegetación (no únicamente su grado de conservación), los cuales proporcionan los factores de bienestar, necesarios a la fauna de lepidópteros (véase Acápite 7.1.3). Por estas características algunas mariposas de sotobosque por ejemplo *A. miliades*, son más vulnerables a las actividades de extracción y manejo, pudiendo llevarlas a la extinción local (Spitzer, *et al.* 1997).

Considerando que en Tirimbina, al igual que lo reportado por varios autores (Austin, *et al.* 1998; Brown y Hutchings, 1997; Sparrow *et al.* 1994), el mayor número de especies y de individuos se obtuvieron con el método de transectos. Es necesario retomar estos estudios para proponer cambios en la utilización de un solo método de muestreo para estimar la riqueza y diversidad de un área (Stork, *et al.* 1997). Como se ha comprobado en estos estudios, la utilización de varios métodos de muestreo (transectos y trampas) proporciona un conocimiento más exacto de que especies y cuantos individuos por especie se pueden encontrar. Así mismo, Sparrow *et al.* (1994) encontraron que muy pocas especies se registraron por ambos métodos. En Tirimbina, se presentó la misma tendencia, esto indica que la interacción de los métodos es la mejor manera de determinar el estado de conservación de este grupo de invertebrados.

Con base en los resultados obtenidos para Tirimbina, y retomando lo propuesto por Stork, *et al.* (1997), la evaluación de cambios en la riqueza y abundancia de las especies, de manera espacial, requiere caracterizar en un principio la fauna en series de tiempo para medir sus fluctuaciones (Young, 1979). Así mismo, en bosques maduros y de crecimiento secundario es recomendable la utilización de grupos específicos como las mismas especies "grandes" propuestas por Stork, *et al.* (1997). Sin embargo, y considerando lo obtenido en Tirimbina y en otros estudios en los trópicos (Austin *et al.* 1996; Beccaloni y Gaston, 1994; Brown & Hutchings, 1997), es recomendable utilizar grupos que sean fáciles de monitorear como las ithominas, satiridas y muy probablemente heliconinas, tomando en cuenta las condiciones locales de cada sitio.

De acuerdo con Stork, *et al.* (1997), grupos de mariposas "grandes" (*Caerois gerduktus*, *Dulcedo polita*, *Cithaerias menander*, *Antirrhea miltiades*, *Opsiphanes* sp. y algunas mariposas de la familia Ithomiinae como *Ithomia patilla*, *Ithomia bolivari*, *Scada zibia xanthina*, entre otras especies), permiten garantizar la continuidad de recursos raros que el bosque presenta. Así mismo, la presencia de otro grupo de lepidópteros como *Anartia fatima*, *Anartia jatrophae* y *Phoebis argante*, permiten inferir que el bosque ha recibido algún grado de alteración (véase acápite 7.1.3). Con base en los resultados obtenidos, la utilización de métodos de muestreo como los propuestos por Stork, *et al.* (1997), y que utilicen entre 5-10 días de trabajo de campo

monitoreando especies consideradas indicadoras, retoma fuerza. Tomando como base el tipo de mosaico estructural del bosque (heterogeneidad de ambientes), se podrían ubicar grupos de especies estrechamente asociadas a sus hábitat y así poder determinar aspectos de conservación encaminadas al manejo y desarrollo de los bosques tropicales.

7.2. ROEDORES

7.2.1. CONSIDERACIONES DE MUESTREO Y COMPOSICIÓN DE LA FAUNA

Son muchos los factores que inciden en el número de especies y de individuos de cada una de las especies capturadas, entre los que se pueden mencionar están: El tipo de muestreo y su duración, tipos de trampas, y la distribución de trampas en el terreno, los cebos que se utilizan, entre otros. En cuanto a los individuos, se puede deber entre otros factores, a la afiliación ("trampofilia"), o rechazo (trampofobia) a la trampa, al sexo, edad, rangos sociales entre otros (Pollock, *et al.* 1990) y la alta competencia que puede presentar este roedor para evitar la entrada de individuos de otras especies.

Es por esto que aunque se realizó un esfuerzo de captura comparable al de otros estudios en el neotrópico, (Rivas, 1994), el presente estudio probablemente requirió de un esfuerzo de captura mayor para obtener una composición taxonómica de roedores más representativa a los resultados obtenidos. Sin embargo, y con base en los resultados, el éxito de captura fue alto (6.3), comparado con otros estudios. Rivas (1994), obtuvo un éxito de captura de 2.9 individuos/trampa noche en un bosque sin intervención. Por su parte, Jolon (1996), obtuvo un éxito de captura mayor a los anteriores, con alrededor de un 18%. Sin embargo, cabe hacer la mención de que su esfuerzo de captura fue mayor a los otros estudios.

En cuanto a la composición taxonómica, únicamente se lograron registrar tres especies de roedores. Para otros bosques neotropicales la presencia de un mayor número de especies es evidente: Rivas (1994) reporta además de *H. desmarestianus* y *Proechimys semispinosus* a *Oryzomys bombicinus*, *Orizomys caliginosus*, *Nectomys alfari* y *Mus musculus* y una especie de marsupial (*Marmosa mexicana*), para La Selva en Costa Rica. Por su parte, Jolon (1996), registra a *Oryzomys melanotis*, *Ototlomys phyllotys*, *Tylomys nudicaudus* y dos especies de marsupialis del género *Didelphis* para el Parque Nacional Tikal en Guatemala. Para Tirimbina, es muy probable que se requiera de un mayor período de colecta, y una intensidad de muestreo mayor, para lograr el registro de otras especies que en este estudio no pudieron ser registradas. Sin embargo, y como lo demuestra Rosales (1998), a diferencia de lo que ocurre en La Selva, él encontró que la mayor depredación y

remoción de semillas forestales en Tirimbina por roedores de tamaño pequeño se deba principalmente a la defaunación de la zona.

7.2.2. MUESTREO POBLACIONAL DE *H. DESMARESTIANUS* EN LA TIRIMBINA

El reclutamiento en la población de *H. desmarestianus*, fluctuó entre cero a nueve individuos para los doce periodos de estudio. La población juvenil presentó tres picos: el primero ocurrió en la primera y segunda semana de abril y en la primera semana de julio. Sánchez-Cordero (1993), registra para la selva de Los Tuxtlas en México, una ausencia de capturas de juveniles para el mes de agosto. Contrariamente a lo reportado por este autor, en Tirimbina se presentaron capturas de este cohorte para la primera semana de agosto (que aunque pertenece a la época de lluvias, es un período intermedio con baja precipitación).

En Tirimbina, el número de individuos disminuyó con el término de la época de secas y, fue incrementando para la segunda mitad del mes de agosto (temporada de lluvias). Jolon (1996), reporta este mismo comportamiento para El Parque Nacional Tikal en Guatemala, donde las poblaciones de esta especie fluctuaron en el transcurso del año y alcanzaron sus puntos más altos al final de la temporada seca y principios de la lluviosa. Sánchez-Cordero (1993), registró un número de juveniles significativamente diferentes con respecto a los adultos. Para Tirimbina, se encontró una disminución en la captura de los juveniles durante la temporada de secas y el verano intermedio de agosto.

Con respecto a la proporción entre machos y hembras, la registrada durante los seis meses de estudio concuerdan con lo reportado en estudios realizados en un mayor tiempo de muestreo. Sin embargo, para Tirimbina, la proporción de sexos en promedio resultó en comparación muy alta. Esto puede deberse en parte a que las hembras son consideradas más territoriales que los machos los cuales presentan una tendencia a entrar y salir constantemente de la población (Fleming, 1974). También puede deberse a que en principio, las mayores capturas fueron de hembras (Cuadro 12). Sánchez-Cordero (1993), observó una proporción de sexos favorable para las hembras y que se presentó de 1,6:1 en las capturas totales y de 1,4:1 para el total de animales capturados. Por su parte, Jolon (1996), analizó la proporción de machos:hembras para el Parque Nacional Tikal en Guatemala y encontró que existen

diferencias entre años, pero no entre estaciones. Rivas (1994), reportó que *H. desmarestianus* presentó una proporción de sexos de 1:1 para todo el estudio.

El aumento tanto de machos como de hembras al término del estudio puede, en gran medida, deberse a la mayor cantidad de precipitación promedio para la zona. Sánchez-Cordero (1993), encontró que la precipitación total anual explicó en un porcentaje muy alto la variación en la densidad de esta especie para seis localidades de selva húmedas y selvas bajas caducifolias.

7.2.3. ESTIMACIÓN POBLACIONAL

Muchos factores inherentes de la zona (gran cantidad de microhábitats, disponibilidad de alimento, defaunación de potenciales predadores a la que se ve sometida por cacería) pueden influir en el aumento de las poblaciones de *H. desmarestianus*.

Para el presente estudio, las estimaciones poblacionales utilizando los diversos métodos de estimación arrojaron resultados contrastantes, por lo que se deben considerar con precaución. El método de MNA mostró a nivel de tratamientos las estimaciones más bajas, mientras que los demás estimadores consideraron un número alto de individuos.

Tomando en cuenta que Pollock *et al.* (1990), consideran que es preferible estimar las poblaciones por el método de Jolly que por el de enumeración, consideramos que la mejor estimación debe corresponder a este modelo, debido a que toma en cuenta la sobrevivencia de los animales, sin embargo y como lo establece Jolon (1996), es sensible a la migración de los individuos. Con base en nuestros resultados, las estimaciones llevadas a cabo con el método de Jolly proporcionan en promedio un número estimado de individuos por hectárea similar para lo encontrado por Sánchez-Cordero (1993), en un bosque tropical de selva alta en México y por Jolon (1996), en un bosque subhúmedo tropical de Guatemala.

Esto se ve influenciado por la producción de frutos y semillas El que su densidad poblacional sea alta en el bosque manejado de Tirimbina , Sánchez, Cordero, 1993, Martínez Gallardo y Sánchez Cordero, 1993; Sánchez-Cordero y Martínez Gallardo, 1998).

En el presente estudio, y junto con *H. desmarestianus*, la única especie que se capturó en trampas fue *Proechimys semispinosus* en la parcela dos del tratamiento testigo. Emmons (1982), encontró que para individuos de *Proechimys*, los individuos capturados se asociaron significativamente con crecimiento de sotobosque denso, aunque esto no fue suficiente para predecir su presencia. Sin embargo, al igual que en el presente trabajo, Emmons localizó individuos de esta especie en zonas de cursos de agua permanente o cerca de áreas inundables. La población monitoreada en Tirimbina, muy probablemente siga esta misma tendencia en cuanto a requerimientos de cuerpos de agua.

En lo que se refiere a *H. desmarestianus*, es muy probable que sus poblaciones dependan de la cantidad de recursos y factores de bienestar (alimento y refugio), dentro del bosque. Es posible que, debido a las condiciones del diseño que se encuentran en Tirimbina, y la cercanía que hay entre las diferentes parcelas de muestreo, los resultados en este monitoreo se vió influenciado para determinar en que grado afectan los tratamientos silviculturales a largo plazo.

Sin embargo, la ausencia de otras especies de roedores en La Tirimbina no necesariamente indica que el aprovechamiento y los tratamientos silviculturales influyan en ello. Posiblemente, y con base en lo que se ha encontrado en otros estudios, (Jolon, 1996, Fleming, 1974), esta especie de roedor tiene fluctuaciones poblacionales que la hacen ser la especie más abundante en determinados periodos de tiempo. Sánchez, Cordero (1993), Martínez Gallardo y Sánchez Cordero (1993); Sánchez-Cordero y Martínez Gallardo (1998), encontraron que la disponibilidad y los requerimientos de alimento (frutos y semillas), además de la precipitación (Sánchez, Cordero, 1993), influye y explica en gran medida estas fluctuaciones. Si bien esto puede explicar en gran parte la abundancia de esta especie, otro de los factores que puede influir directamente en el incremento de sus poblaciones en La Tirimbina, la constituye la alteración de la red trófica resultado de un proceso de defaunación por cacería o remoción de predadores potenciales (por ejemplo felinos de tamaño mediano, buhos y rapaces en general, y serpientes) (Rosales, 1998). Rivas (1994), registró para La Selva un total de cinco especies. *Oryzomys caliginosus*, fué la especie más abundante por encima de *Heteromys desmarestianus*, el cual fue registrado por

Fleming (1974) como la especie más abundante en este mismo bosque. Los resultados de Fleming (1974), son totalmente comparables con el presente estudio (95% de las capturas realizadas por Fleming por 96% de las del presente estudio). Con base en lo anterior, cabe considerar que en Tirimbina, esta especie posiblemente registró un pico de su densidad poblacional. Lo anterior, puede deberse en gran parte a las características de Tirimbina, la cual se encuentra dominada por especies de plantas que cubren perfectamente los requerimientos alimenticios de esta especie durante la mayor parte del año. Entre estas especies se puede mencionar a *Pentaclethra macroloba*, registrada por Fleming (1974), como especie de consumo pero que consideramos es ingerida únicamente como un recurso de emergencia (en períodos de tiempo donde los recursos óptimos para su alimentación son escasos), y varios tipos de palmas entre ellas, *Welfia georgii* y *Socratea exorrhiza*, las cuales son especies que junto con el gavián son muy abundantes en Tirimbina. Jolon (1996), Martínez Gallardo y Sánchez-Cordero (1993), Sánchez-Cordero y Martínez Gallardo (1998), proporcionan un fino compendio de frutos y semillas que corresponden en gran parte a los hábitos alimenticios de esta especie; entre las especies que mencionan y que se encuentran en Tirimbina se pueden mencionar a especies pertenecientes al subdosel y dosel intermedio: *Pseudolmedia oxhyphyllaria*, (Zamora *et al.* 1997) y varios géneros entre los que destacan varias especies de *Ficus*, *Brosimum*, *Nectandra*, *Cymbopetalum* y las palmas de sotobosque *Bactris*, *Chamaedorea* y *Astrocaryum*. Por otro lado, Sánchez-Cordero (1993), encontró que la presencia de machos reproductivos y hembras lactantes coincidió con la mayor caída de frutos y semillas. Con base en lo anterior, en Tirimbina, las poblaciones de *H. desmarestianus* pueden alcanzar densidades poblacionales elevadas para algunas de las parcelas del bosque con este tipo de cobertura, estructura vegetal, y disponibilidad de alimento. Sánchez-Cordero y Martínez Gallardo (1998), encontraron que este roedor concentró sus actividades de forrajeo en bosques con sucesión y sotobosque de bosque maduro más que en claros. Tomando en cuenta lo anterior, pudiera ser posible que debido a la gran cantidad de claros que el tratamiento de liberación ocasiona que de alguna forma el mayor número de individuos de este ratón fuera menor, sin embargo, esto no sucedió.

Sánchez-Cordero (1989), ha demostrado que este roedor puede presentar fluctuaciones poblacionales que están estrechamente correlacionadas con la temporada de lluvias. Aunado a lo anterior, es posible que debido a la gran cantidad de microhábitats formados por la eliminación de áreas basales durante los tratamientos, se establezcan plantas pioneras que sirvan en algún momento en la dieta de esta especie.

8. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

8.1. MARIPOSAS

- Las cinco familias de mariposas encontradas en La Tirimbina pertenecen a una fauna característica de la Vertiente Atlántica de Costa Rica. Así mismo, y con base en los resultados obtenidos, se consideró al muestreo en transectos, como el más eficiente para medir la diversidad del bosque en esta escala.
- Tanto la riqueza como la abundancia de especies de mariposas no presentaron diferencias entre los dos tratamientos a pesar del aprovechamiento y los tratamientos silvícolas que fueron aplicados, presentándose especies abundantes en ambos, como *Cithaerias menander*, *Pierella helvetia incanescens*, *Dulcedo polita*, *Heliconius cydno galanthus*. Este resultado indica que el aprovechamiento y los tratamientos silvícolas aplicados han tenido poco efecto sobre la riqueza y abundancia de las especies de mariposas.
- No se presentaron diferencias entre las especies y la abundancia de individuos entre los dos tipos de hábitat muestreados con el método de trampeo. Se requiere de una planificación adecuada para establecer metodologías estándares para comparaciones en los bosques trópicos de tierras bajas.
- En este bosque intervenido están representadas especies poco comunes, como es el caso de *Perrhybris lypera* -mariposa de bosques primarios- y *Caerois gerdrudtus* de comportamiento crepuscular y rara en las colecciones de Costa Rica. Esto hace pensar que estas especies no requieren de condiciones de bosque prístino.
- Como era de esperarse, el mayor número de especies y de individuos de mariposas capturadas en trampas se registraron en claros.
- Se recomienda retomar estudios que permitan evaluar la estacionalidad y efectos de la fenología de las plantas con referencia a las mariposas de la zona.
- Se recomienda retomar la información generada en la literatura y en el presente trabajo para considerar grupos de especies de lepidópteros que permitan establecer de manera rápida y eficiente las condiciones en las que se encuentra el bosque con el objetivo de manejo y conservación.
- Se requieren de trabajos con especies indicadoras a diferentes escalas taxonómicas, para evaluar el estado de conservación del bosque.

8.2 ROEDORES

- Es necesario implementar estudios de monitoreo a largo plazo para determinar con mayor exactitud la composición taxonómica de la fauna de mamíferos pequeños en la Tirimbina.
- Aunque no se encontraron diferencias entre los tratamientos evaluados, con los resultados obtenidos se puede inferir que el aprovechamiento del bosque y sus tratamientos silviculturales, pueden haber tenido efectos en las poblaciones de pequeños roedores (provocando un incremento o una disminución directa de sus poblaciones).
- Se recomienda tomar en cuenta otros factores como la defaunación por cacería y remoción de posibles predadores, estacionalidad, y requerimientos generales de factores de bienestar como los aspectos que conjuntamente con los tratamientos influyeron en los resultados.
- Los métodos de estimación poblacional, (aunque deben ser considerados con precaución), y las revisiones de literatura sobre la abundancia de *H. desmarestianus* en permiten inferir que las poblaciones de este roedor se encuentran en condiciones óptimas en cuanto a factores de bienestar y requerimientos de hábitat.

9. LITERATURA CITADA

- AUSTIN, G.T., HADDAD, N.M., MÉNDEZ, C., SISK, T.D., MURPHY, D.D., LAUNER, A.E., EHRLICH, P.R. 1996. Annotates checklist of the butterflies of the Tikal National Park area of Guatemala. *Tropical Lepidoptera*, 7(1): 21-37.
- ✓ BECCALONI, G.W., GASTON, K.J. 1994. Predicting the species richness of neotropical forest butterflies: Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) as indicators. *Biological Conservation*, 71(1): 77-86.
- ✓ BOYLE, T.J.B SAYER, J.A. 1995. Measuring, monitoring and conserving biodiversity in managed tropical forest. *Commonwealth Forestry Review*. 74(1): 20-25.
- BROWN, K.H. S. JR., HUTCHINGS, R.W. 1997. Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian forest butterflies. *In Tropical forest remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities*. Laurence, W.F., Bierregard, R.O. Jr. U.S.A. The University of Chicago Press. p 91-110.
- * ✓ BURGESS, J.C. 1993. Timber production, timber trade and tropical deforestation. *AMBIO*, 22(2-3): 136-143.
- BURLEY, J., GAULD, I. 1995. Measuring and monitoring forest biodiversity. *In Measuring and monitoring biodiversity in tropical and temperate forest*. Boyle, T.J. and B. Boontawee. (eds). Proceedings of a IUFRO symposium held at Chiang Mai, Thailand. August 27th-September 2nd, 1994. Malasya. CIFOR. 394 p.
- CAMACHO, M., FINEGAN, B. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica: El crecimiento diamétrico con énfasis en el rodal comercial. Turrialba, Costa Rica. Unidad de Manejo de Bosques Naturales. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE. 38 p.
- CARROLL, C., MEFFE, K. 1994. Management to meet conservation goals: Applications. *In: Principles of Conservation Biology*. Meffe, G., C.R. Carroll (eds). Sunderland, U.S.A. Sinauer Associates p 347-348
- DAILY, G.C. EHRLICH, P.R. 1995. Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluation using butterfly trapping. *Biodiversity and Conservation*, (4):35-55.
- * ✓ DELGADO, D., FINEGAN, B., MEIR, P., ZAMORA, N. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica: Cambios en la riqueza y composición de la vegetación. Turrialba, Costa Rica. Unidad de Manejo de Bosques Naturales. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE. 55 p.
- DELGADO, D., FINEGAN, B., ZAMORA, N. en preparación. Impactos del manejo de un bosque húmedo tropical para la producción de madera sobre la comunidad de palmas. Turrialba, Costa Rica. Unidad de Manejo de Bosques Naturales. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE.
- DEVRIES, P. 1987. The butterflies of Costa Rica and their Natural History. Vol. I: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. United Kingdom, Princeton University Press. 327 p.

- DEVRIES, P. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 26(1-4): 98-108.
- DEVRIES, P. 1991. Lista de mariposas. *In* Janzen, D. (Ed). *Historia Natural de Costa Rica*. San José, Costa Rica. 822 p.
- DEVRIES, P. 1994. Patterns of butterfly diversity and promising topics in Natural History and Ecology. *In* McDade, L., Bawa, K.S., Hespeneide, H.A., Hartshorn, G.S. (eds.). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. Chicago, U.S.A. The University of Chicago Press. p. 187-195.
- DEVRIES, P. 1997. The butterflies of Costa Rica and their Natural History. Vol. II: Riodinidae. United Kingdom, Princeton University Press. 327 p.
- ELLENBERG, H., ARNDT, U., BRETTHAVER, R. RUTHSATZ, B., STEUBING, L. 1991. *Biological Monitoring: Signals from the environment*. Vieweg & Sohn. 318 p.
- EMMONS, L.H. 1982. Ecology of *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae) in southeastern Peru. *Tropical Ecology*, 23(2): 280-290.
- ERLICH, P.R. 1984. The structure and dynamics of butterfly populations. *In* *The Biology of Butterflies*. Vane-W. Ackery, P.R. Academic Press Londres, England, p 25-40.
- FLEMING, T.H. 1974. The population ecology of two species of Costa Rican Heteromyid rodents. *Ecology* 55:493-510.
- GASTON, K.J. 1996. *Biodiversity*. Oxford, United Kingdom, Blackwell Science. 396 p.
- GONZÁLEZ, E., CHAVES, E. 1994. Estructura y composición de un bosque húmedo tropical explotado en la región norte de Costa Rica. *Yvyrareta*, 5(5): 57-67.
- HALFFTER, G. 1992. La diversidad biológica de Iberoamérica. *Acta Zoológica Mexicana Nueva Serie*. 389 p.
- HALFFTER, G. EZCURRA, E. 1992. ¿Qué es biodiversidad?. *In* La diversidad biológica de Iberoamérica. Halffter, G. (ed.) *Acta Zoológica Mexicana. Volumen Especial*. p 3-24.
- HALL, R. 1981. *The mammals of North America*. Vols. I, II. New York, U.S.A. John Wiley & Sons. 1181 p.
- HILL, C.J., GILLISON, A.N., JONES, R.E. 1992. The spatial distribution of rain forest butterflies at three sites in North Queensland, Australia. *Journal of Tropical Ecology*, 8: 37-46.
- HILL, J.K., HAMER, K.C., LACE, L.A. 1995. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. *Journal of Applied Ecology*, 32:754-760.
- HOLDRIDGE, L.R. 1982. *Ecología basada en zonas de vida*. San José, Costa Rica. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA). 216 p.
- JOLON MORALES, M.R. 1996. Ecología poblacional del ratón espinoso de bolsitas *Heteromys desmarestianus*, (Rodentia:Heteromyidae) en El Parque Nacional Tikal, Petén, Guatemala. Tesis

de Licenciatura. Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Escuela de Biología. Guatemala. 82 p.

KNUDSEN, H. OLESEN, J.M. 1996. Butterfly communities of a Costa Rican Moist Forest. *Brenesia*, 45-46: 189-194.

KREBS, C.J. 1989. Ecological methodology. Harper & Row Publishers, New York.

KREMEN, C. 1994. Biological inventory using target taxa: A case study of the butterflies of Madagascar. *Ecological Applications*, 4(3): 407-422.

KREMEN, C., MERENLENDER, A.M., MURPHY, D.D. 1994. Ecological Monitoring: A vital need for integrated conservation and Development Programs in the tropics. *Conservation Biology*. 8(2): 388-397.

* LAMPRECHT, H. 1990. Silvicultura en los trópicos: Los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas; posibilidades para un aprovechamiento sostenido. Carrillo. A. (Trad.) Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) República de Alemania 335 p.

LOVEJOY, T.E., BIERREGARD, R.O. Jr., RYLANDS, A.B., MALCOM, J.R., QUINTELA, C.E., HARPER, L.H., BROWN, K.S. Jr., POWELL, A.H., POWELL, V.N., SCHUBART, H.O.R., HAYS, M.B. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments *In Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. Soulé, M. E.(Ed.). Massachusetts, U.S.A. Sinauer Associates Sunderland, Mass. p 257-285.

MAGURRAN, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. New Jersey, USA. Princeton University Press. 179 p

MATA, R. 1997. Estudio detallado de suelos: Área de demostración e investigación La Tirimbina, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Universidad de Costa Rica, Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA). 52 p.

MANTA, M.I. 1988. Análisis silvicultural de dos tipos de bosque húmedo de bajura en la Vertiente Atlántica de Costa Rica. Tesis Mag Sc., Turrialba, Costa Rica. CATIE. 27.

MARCH, I., MUÑOZ, A., NAVARRETE, D., MACÍAS, C., ALBA, P., FULLER, M., UTRERA, M., DOMÍNGUEZ, R., VIDAL, R., BUBB, P., REYES, I., FUENTES, I., 1995. Evaluación y análisis geográfico de la diversidad faunística de Chiapas (primera etapa). San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. México. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR)- ECOSFERA- Pronatura-Chiapas. Informe Final para la Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad. 337 p.

MARTÍNEZ GALLARDO, R., SANCHEZ CORDERO, V. 1993. Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice *Heteromys desmarestianus* (Heteromyidae). *Journal of Mammalogy*, 74(2):436-442.

MUÑOZ ALONSO, A., MARTÍNEZ CASTELLANOS, R., HERNÁNDEZ MARTÍNEZ, P. 1996. Anfibios y reptiles de la Selva El Ocote, Chiapas. *In Conservación y desarrollo sustentable en la Selva El Ocote, Chiapas*. Vásquez Sánchez, M.A., March Mifsut I. (eds) San Cristóbal de Las Casas, Chiapas., México. El Colegio de La Frontera Sur (ECOSUR), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales. A.C. (ECOSFERA). p 87-147.

- NOSS, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Conservation Biology* 4(4): 355-364.
- NUMMELIN, M. 1998. Log-normal distribution of species abundances is not a universal indicator of rain forest disturbance. *Journal of Applied Ecology*. 35: 454-457.
- ODUM, E.P. 1986. *Ecologia*. 3a ed. Interamericana. p 221.
- ORIAN, G.H. 1994. Global biodiversity I: Patterns and processes. *In* Principles of conservation biology. (Meffe, G.K., Carroll, C.R. ed.). Sunderland, U.S.A. Sinauer Associates, Inc. p 78-110.
- OTTIS, D., BURNHAM, K. P. WHITE, G. C., ANDERSON, D. R. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62: 1-135.
- PAYME, J. 1995. Links between vertebrates and the conservation of southeast asian rainforest. *In* Ecology, conservation, and management of southeast asian rainforest. Primack, R.B. and T.E. Lovenjoy (eds.). U.S.A. Yale University Press. p. 54-65.
- PEARSON, D.L. 1995. Selecting indicator taxa for the quantitative assessment of biodiversity. *In* Biodiversity: Measuring and estimation. Hawksworth, D.L. (ed). United Kingdom, Chapman and Hall. p 75-79.
- PIELOU, E.C. 1994. Biodiversity versus old-style diversity measuring biodiversity for conservation. *In* Measuring and monitoring biodiversity in tropical and temperate forest. Boyle, T.J. and B. Boontawee. (eds.). Proceedings of a IUFRO symposium held at Chiang Mai, Thailand. August 27th-September 2nd, 1994. Malasya, CIFOR. 394 p.
- POLLOCK K.H., OTTO, M.C. 1983. Robust estimation of population size in closed animal populations from capture-recapture experiments. *Biometrics* 39, 1035-1049.
- POLLOCK K.H., NICHOLS, J.D., BROWNIE, C., HINES, E.H. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs*. No. 107. 97 p.
- POLLARD, E., YATES, T.J. 1993. Monitoring butterflies for ecology and conservation: the British Butterfly Monitoring Scheme. *Conservation Biology* Series No. 1. London, United Kingdom. Chapman and Hall Ltd. 274 p.
- POMEROY, D. 1993. Centers of high biodiversity in Africa. *Conservation Biology*, 7(4): 901-907.
- PYLE, R.M. 1982. Butterfly eco-geography and biological conservation in Washington. *Atala*, (8)1: 1-26.
- QUINTERO, G., SÁNCHEZ CORDERO, V. 1989. Estudio del área de actividad de la rata espinosa *Heteromys desmarestianus* en una selva húmeda de Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología (Serie Zoología)*. Universidad Nacional Autónoma de México, 60: 223-240.
- QUIRÓS, D., FINEGAN, B., 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica: Definición de un plan operacional y resultados de su aplicación. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Turrialba, Costa Rica. Serie Técnica, Informe Técnico No. 225. Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales No. 9. 25 p.

- REXSTAD, E, BURNHAM, K. 1991. User's guide for interactive program CAPTURE. Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Fort Collins. 29 p.
- RINCÓN, M. 1997. Riqueza y composición de especies de abejas (Hymenoptera:Apoidea) de sotobosque y de los recursos florales que utilizan, de un bosque neotropical manejado para producción de madera. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 81 p.
- ✓ RIVAS, M.P. 1994. Comparación de la composición del ensamblaje de pequeños mamíferos en un bosque húmedo tropical con diferentes grados de alteración y aspectos poblacionales de cuatro especies en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. Tesis de Maestría. Heredia, Costa Rica. Universidad Nacional. 83 p.
- ✶ ROSALES, J. 1998. Conservación de la biodiversidad animal en bosques manejados: Posible papel de la defaunación en el reclutamiento de especies forestales en Sarapiquí, Costa Rica. Tesis Mg. Sc. Turrialba Costa Rica, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE).
- SANFORD, R.L.Jr., PAABY, P., LUVALL, J.C., PHILLIPS, E. 1994. Climate, geomorphology, and aquatic systems. In *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. McDade, L., Bawa, K.S., Hespeneide, H.A., Hartshorn, G.S. (Eds.). Chicago. U.S.A. The University of Chicago Press. p 19-33.
- ✶ SÁNCHEZ-CORDERO, V. 1993. Estudio poblacional de la rata espinosa *Heteromys desmarestianus* en la selva húmeda en Veracruz, México. In *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Medellín, R., Ceballos, G. (Eds.). México, D.F., Publicaciones Especiales, Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Volúmen I. p 301-306.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V., MARTÍNEZ GALLARDO, R. 1998. Postdispersal and fruit seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 14:139-151.
- SCOTT, J.M., DAVIS, F., CSUTI, B., NOSS, R., BUTTERFIELD, B., GOVES, C., ANDERSON, H. CAICCO, S., D'ERCHIA, F., EDWARDS, T.C.Jr., ULLMAN, J., WRIGHT, R.G. 1993. GAP analysis: A geographical approach to protection of biological diversity. *Wildlife Monographs* 123: 1-41.
- SHUEY, J.A. 1997. An optimized portable bait trap for quantitative sampling of butterflies. *Tropical Lepidoptera* 8(1): 1-4
- SPARROW, H. R., SISK, T. D., EHRLICH, P. R., MURPHY, D. D. 1994. Techniques and guidelines for monitoring neotropical butterflies. *Conservation Biology*, 8(3): 800-809.
- SPITZER, K., JAROS, J., HAVELKA, J., LEPS, J. 1997. Effect of small-scale disturbance on butterfly communities of an Indochinese montane rainforest. *Biological Conservation*, (80): 9-15.
- ✶ STILES, F.G., LEVEY, D. 1994. Birds of La Selva and vicinity. In McDade, L., Bawa, K.S., Hespeneide, H.A., Hartshorn, G.S. (eds.). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. Chicago, U.S.A. The University of Chicago Press. p 384-393.
- STORK, N.E., BOYLE, T.J.B., DALE, V., EEELEY, H., FINEGAN, B., LAWES, M., MANOKARAN, N., PRABHU, R., SOBERÓN, J. 1997. Criteria and indicators for assessing the sustainability of forest management: conservation of biodiversity. Bogor, Indonesia. CIFOR: Working Paper no. 17. 29 pp.

- * TIMM, R.M. 1994. The mammal fauna. In McDade, L., Bawa, K.S., Hespeneide, H.A., Hartshorn, G.S. (eds.). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. Chicago, U.S.A. The University of Chicago Press. p 229-237.
- THOMAS, C.D., 1991. Habitat use and geographic ranges of butterflies from the wet lowlands of Costa Rica. *Biological Conservation*, 55:269-281.
- TURNER, I. M., CORLETT, R. I. 1996. The conservation value of small of lowland tropical rain forest. *Trends and Ecology and Evolution* 10(2): 58-62
- WHITMORE, T.C. 1995. Comparing southeast asian and othe tropical rainforest. In *Ecology, conservation, and management of southeast asian rainforest*. Primack, R.B. and T.E. Lovensjoy (eds.). U.S.A. Yale University Press. p. 5-15.
- WILLIAMS, P.H., GASTON, K.J. 1994. Measuring more of biodiversity: Can higher taxon richness predict wholesale species richness?. *Biological Conservation*. 67: 211-217.
- WILSON, E.O. 1988. *Biodiversity*. Washington, D.C. U.S.A., National Academy Press. 521 p.
- WOLDA, H. 1983. Spatial and temporal variation in abundance in tropical animals. In *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Sutton, S.L. Whitmore, T.C. Chadwick, A.C. (Eds). The British Ecological Society. Special Publication No. 2. 93-105 p.
- WOLDA, H. 1988. Insect seasonality: Why?. *Annals of Review Ecological Systematic*. 19:1-18.
- YOUNG, A.M. 1975. "Leakage" of *Morpho theseus* (Lepidoptera: Nymphalidae) into Northeastern low land Costa Rica?. *Brenesia*, 6:59-67.
- YOUNG, A.M. 1979. Weather and the regulation of *Hypothrys euclea* (Nymphalidae): Populations in northeastern Costa Rica. *Journal of Lepidopterist Society*. 33(1): 68-69.
- ZAMORA, N., ARTAVIA, M., DELGADO, D., CAMACHO, M. 1997. Especies vegetales de un bosque tropical húmedo primario manejado Finca Tirimbina, noreste de Costa Rica. Costa Rica, CATIE. Unidad de Manejo de Bosques Naturales UMBN. No. 1: 12 p.
- ZAR, J. 1996. *Biostatistical Analysis*. 3ª ed. New Jersey. Prentice Hall. 662 p.

10. APÉNDICES

Apéndice 1. Tipos de indicadores y de verificadores primarios y secundarios (Fuente: Stork *et al.* 1997).

Indicadores	Primarios	Secundarios
Se mantienen patrones del paisaje	V1.1.1. Extensión aérea de cada uno de los tipos de vegetación V1.1.2. Número de parches por unidad de área V1.2.2. Tamaño de parches más grande en cada uno de los tipos de vegetación V1.2.3. Tamaño del parche por área promedio V1.2.4. Contagio V1.2.5. Dominancia V1.2.6. Dimensión fractal V1.3.1. Distancia promedio entre dos parches del mismo tipo de cobertura	
Cambios en la diversidad del hábitat dentro de límites críticos	V1.3.2. Índice de percolación V2.1.1. Estructura vertical V2.1.2. Distribuciones por tamaño de clase V2.1.3. Abundancia relativa del tamaño de las hojas V2.1.4. Frecuencia de claros/fase de regeneración del bosque. V2.1.5. Apertura del dosel. V2.2.1. Maderas muertas en pie y derribadas V2.2.2. Otros elementos estructurales	
Estructura de asociación comunitaria no muestran cambios significativos	V3.1.1. La abundancia relativa de especies de árboles en diferentes gremios V3.1.2. La abundancia de gremios de aves V3.2.1. La abundancia de nidos de abejas sociales	V3.2.2. Sucesos de polinización en especies de plantas clave V3.2.3. Intensidad de fruteo por murciélagos polinizadores V3.2.4. La abundancia/actividad de mamíferos frugívoros terrestres V4.1.6. Listados compilados por expertos reconocidos.
Indicador: La riqueza/diversidad no muestra cambios significativos.	V4.1.1. Riqueza de especies reportados por pobladores locales. V4.1.2. Número de diferentes llamados de aves. 4.1.3. Números de especies grandes de mariposas. V4.1.4. Número de especies en los mercados locales. V4.1.5. Número de tipos de hojas en la hojarasca.	V4.2.1. Cambios temporales en la riqueza de especies V4.2.2. Series de tiempo de bosques maduros/ secundario en radio de especies V4.2.3. Series de tiempo de diversidades α y β .
Tamaños poblacionales/estructuras que no muestren cambios significativos	V5.1.1. Mediciones del tamaño de la población de especies seleccionadas V5.2.1. Estructura de edades o de tamaños.	V5.1.2. Series temporales de relativas estimación del tamaño poblacional. V5.2.2. Tablas de vida y sus estadísticas. 5.3.1. Estructura espacial de poblaciones
Descomposición y el ciclaje de nutrientes no muestra cambios significativos.	V6.1.1. Diámetro y altura/longitud de toda la madera en pie y la madera muerta. V6.1.2. Estado de la madera muerta en descomposición V6.1.3. Abundancia de residuos V6.1.4. Profundidad de la hojarasca y gradiente de descomposición V6.1.5. Abundancia de los organismos de la descomposición. V6.1.6. Bolsas de hojas V6.2.1. Frecuencia de N-fijado en plantas V6.2.2. Conductividad del suelo y el pH V6.2.3. Niveles de nutrientes en el suelo	
No hay ningún cambio significativo en la cantidad y calidad del agua capturada	V7.1.1. Abundancia/diversidad de organismos acuáticos V7.1.3. Bolsas de hojas V7.2.1. Flujo de Arroyos.	V7.1.2. Composición química de arroyos

Apéndice 2. Fauna de mariposas registrada para La Selva y áreas adyacentes (Fuente: DeVries, 1991).

Papilionidae	<i>M. orthesia</i>
<i>Battus belus varus</i>	<i>M. pithyusa</i>
<i>B. crassus</i>	<i>M. xenocles</i>
<i>B. polydamas</i>	<i>Colobura dirce</i>
<i>Parides arcas</i>	<i>Historis acheronta</i>
<i>P. childrenae</i>	<i>H. odius</i>
<i>P. erithalion sadyattes</i>	<i>Baeotus baeotus</i>
<i>P. iphidamas</i>	<i>Smyrna blomfieldia datis</i>
<i>P. lycimenes</i>	<i>Tigridia acesta</i>
<i>P. sessostris</i>	<i>Hamadryas amphinome mexicana</i>
<i>Eurytides euryleon</i>	<i>H. laodamia saurites</i>
<i>E. marchandi</i>	<i>H. arinome</i>
<i>E. pausianas prasinus</i>	<i>H. feronia ferinulenta</i>
<i>Papilio anchisiades idaeus</i>	<i>Ectima rectificascia</i>
<i>P. birchalli</i>	<i>Eunica alcmena</i>
<i>P. cresphontes</i>	<i>E. augusta</i>
<i>P. thoas nealcles</i>	<i>E. mira</i>
Pieridae	<i>E. monima modesta</i>
<i>Dismorphia amphiona praxinoe</i>	<i>Myscelia cyaniris</i>
<i>D. theucarilla fortunata</i>	<i>M. leucocyana</i>
<i>Enantia licina marion</i>	<i>Marpesia berania</i>
<i>Patia orise</i>	<i>M. chiron</i>
Pierinae	<i>M. merops</i>
<i>Anteos clorinde</i>	<i>M. petreus</i>
<i>A. statira</i>	<i>Dynaminae hoppi</i>
<i>A. monuste</i>	<i>D. mylitta</i>
<i>Colias cesonia</i>	<i>D. salpensa</i>
<i>Eurema albula</i>	<i>Temenis laothoe</i>
<i>E. दौरa</i>	<i>Pseudonica flavilla canthara</i>
<i>E. nise</i>	<i>Catonephele numilia esite</i>
<i>E. salome</i>	<i>C. nyctimus</i>
<i>Perrhybis lypera</i>	<i>C. orites</i>
<i>P. pyrtha</i>	<i>Nessaea aglaura</i>
<i>Phoebis agarithe</i>	<i>Diaethria marchalli</i>
<i>Phoebis. trite</i>	<i>Callicore lyca aerias</i>
<i>P. argante</i>	<i>C. patelina</i>
<i>P. philea</i>	<i>Pyrrhogyra crameri</i>
<i>P. sennae</i>	<i>P. otolais</i>
Nimphalidae	<i>Adelpha celerio</i>
Apaturinae	<i>A. cocala lorzae</i>
<i>Doxocopa clothida</i>	<i>A. cytherea marcia</i>
<i>D. pavon</i>	<i>A. iphicla iphicleola</i>
Charaxinae	<i>A. ixia leucas</i>
<i>Agrias amydon</i>	<i>A. justina lacina</i>
<i>Archaeoprepona meander amphimachus</i>	<i>A. melanthe</i>
<i>A. antimache gulina</i>	<i>Siproeta stelenes biplagiata</i>
<i>A. camillia</i>	<i>Anartia fatima</i>
<i>Prepona laertes octavia</i>	<i>A. jatrophae</i>
<i>Zaretis itys</i>	<i>Chlosyne lacinia</i>
<i>Hypna clytemnestra clytemnestra</i>	<i>C. gaudialis</i>
<i>Consul fabius cecrops</i>	<i>C. narva bonplandi</i>
<i>Memphis aureola</i>	<i>Thessalia ezra</i>
<i>M. arginussa eubaena</i>	<i>Tritanassa myia griseobasalis</i>
<i>M. artacaena</i>	<i>Eresia anieta</i>
<i>M. laura kingi</i>	<i>E. coela</i>
<i>M. morvus boisduvali</i>	<i>E. eutropia</i>
<i>M. oenomais</i>	<i>E. clara</i>

E. hera leucodesma
Philaethria dido
Agraulis vanillae
Dryadula phaetusa
Dryas iulia moderata
Euides isabella
E. aliphea
E. lybia olympia
Heliconius doris
H. ismenius telchinia
H. hecale zuleika
H. cydno galanthus
H. erato petiverana
H. sara sara
H. sapho leuce
H. charitonius
 Acraeinae
Actinote guatemalena
 Ithomiidae
Tithorea tarricina pinthias
Melinaea ethra lilis
Thyridia psidii melantho
Mechanitis polymnia isthmia
M. lysimnia doryssus
Scada zibia xanthina
Napeogenes peredia hemisticta
N. tolosa amara
Hypothyris euclea valora
Ithomia bolivari
I. diasia hippocrenis
I. heraldica
I. patilla
Aeria eurimedia agna
Hyposada virginiana evanides
Oleria zelica pagasa
Callithornia hezia
Ceratinia tutia dorilla
Dircenna dero euchytna
Godyris zavaleta caesiopicta
Pseudoscada utilla pusio
Pteronymia parva
Heterosais guilia cadra
 Danaidae
Lycorea cleobaea atergatis
 Danaus plexippus
 D. gilippus
 D. eresimus montezuma
 Libytheidae
Libytheana carinenta mexicana
 Satyrinae
 Brassolinae
Brassolis isthmia
Caligo atreus
C. eurilochus sulanus
C. illioneus
C. orgetorix championi
Dynastor darius stygianus
Eryphanis polyxena lycomedon
Opsiphanes cassina fabricii
O. invirae cuspidatus
 Morphinae
Antirrhea miliades

Caerois gertrutus
Morpho amanthote
M. cypris
M. granadensis polybaptus
M. peleides
M. theseus
 Satyrinae
Citherias menander
Dulcedo polita
Pierella helvetia incanescens
P. luna
Manataria maculata
Taygetis andromeda
T. salvini
T. virgilia rufomarginata
Pseudodebis zimri
Cloreuptychia arnaea
Cissia agnata
Cissia confusa
Cissia hesione
Cissia cissia labe
Cissia libye
Cissia metaluca
Cissia tiessa
Cissia usitata
Euptychia insolata
E. jesia
E. westwoodi
Megautychia antonoë

Apéndice 3. Mastofauna registrada para La Selva y áreas adyacentes (Fuente: Stiles y Levey, 1994).

Taxa	Nombre común
Xenarthra	
Didelphidae	
<i>Caluromys derbianus</i>	Zorro de balsa
<i>Chironectes minimus</i>	Zorro de agua
<i>Didelphis marsupialis</i>	Zorro pelón
<i>Marmosa mexicana</i>	Zorra
<i>Philander opossum</i>	Zorro de cuatro ojos
Chiroptera	
Emballonuridae	
<i>Centronycteris maximiliani</i>	Murciélago
<i>Cormura brevirostris</i>	Murciélago
<i>Cyttarops alecto</i>	Murciélago
<i>Diclidurus albus</i>	Murciélago
<i>Peropteryx kappleri</i>	Murciélago
<i>Rhynchonycteris naso</i>	Murciélago
<i>Saccopteryx bilineata</i>	Murciélago
<i>Saccopteryx leptura</i>	Murciélago
Noctilionidae	
<i>Noctilio albiventris</i>	Murciélago pescador
<i>Noctilio leporinus</i>	Murciélago pescador
Mormoopidae	
<i>Pteronotus davyi</i>	Murciélago
<i>Pteronotus parnelli</i>	Murciélago
Phyllostomidae	
Phyllostominae	
<i>Chrotopterus auritus</i>	Murciélago
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	Murciélago
<i>Micronycteris brachyotis</i>	Murciélago
<i>Micronycteris daviesi</i>	Murciélago
<i>Micronycteris hirsuta</i>	Murciélago
<i>Micronycteris megalotis</i>	Murciélago
<i>Micronycteris nicefori</i>	Murciélago
<i>Micronycteris schmidtorum</i>	Murciélago
<i>Mimon cozumelae</i>	Murciélago
<i>Mimon crenulatum</i>	Murciélago
<i>Phylloderma stenops</i>	Murciélago
<i>Phylloderma discolor</i>	Murciélago
<i>Phyllostomus hastatus</i>	Murciélago
<i>Tonatia bidens</i>	Murciélago
<i>Tonatia brasiliense</i>	Murciélago
<i>Tonatia silvicola</i>	Murciélago
<i>Trachops cirrhosus</i>	Murciélago
<i>Vampyrum spectrum</i>	Murciélago
Glossophaginae	
<i>Choeroniscus godmani</i>	Murciélago
<i>Glossophaga comissarisi</i>	Murciélago
<i>Glossophaga soricina</i>	Murciélago
<i>Hilonycteris underwoodii</i>	Murciélago
<i>Linchonycteris obscura</i>	Murciélago
<i>Lonchophylla robusta</i>	Murciélago
Carollinae	
<i>Carolia brevicauda</i>	Murciélago
<i>Carolia perspicillata</i>	Murciélago

<i>Carolia castanea</i>	Murciélago
Stenodermatidae	
<i>Artibeus lituratus</i>	Murciélago
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Murciélago
<i>Dermanura phaeotis</i>	Murciélago
<i>Dermanura watsoni</i>	Murciélago
<i>Chiroderma villosum</i>	Murciélago
<i>Ectophylla alba</i>	Murciélago
<i>Sturnira lilium</i>	Murciélago
<i>Sturnira ludovici</i>	Murciélago
<i>Uroderma bilobatum</i>	Murciélago
<i>Vampyressa nymphaea</i>	Murciélago
<i>Vampyressa pussilla</i>	Murciélago
<i>Vampyrodes caraccioli</i>	Murciélago
<i>Vampyrops helleri</i>	Murciélago
Desmodontinae	
<i>Desmodus rotundus</i>	Murciélago vampiro
Furipteridae	
<i>Furioterus horrens</i>	Murciélago
Thyropteridae	
<i>Thyroptera tricolor</i>	Murciélago
Vespertilionidae	
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Murciélago
<i>Esptesicus furinalis</i>	Murciélago
<i>Myotis albescens</i>	Murciélago
<i>Myotis riparius</i>	Murciélago
<i>Rhogeessa tumida</i>	Murciélago
<i>Molossus bondae</i>	Murciélago
<i>Molossus sinaloae</i>	Murciélago
Primates	
<i>Alouatta palliata</i>	Mono aullador
<i>Aotus lemurinus</i>	Mono nocturno
<i>Ateles geoffroyi</i>	Mono araña
<i>Cebus capucinus</i>	Mono cariblanco
Xenarthra	
Bradyrodidae	
<i>Bradypus variegatus</i>	Perezoso de tres dedos
Choloepidae	
<i>Choloepus hoffmanni</i>	Perezoso de dos dedos
Dasypodidae	
<i>Dasypus novemcinctus</i>	Cusuco
<i>Cabassous centralis</i>	Armadillo zopilote
Myrmecophagidae	
<i>Cyclopes didactylus</i>	Tapacara
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	Hormiguero gigante
<i>Tamandua mexicana</i>	Hormiguero
Lagomorpha	
Leporidae	
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	Conejo tropical
Rodentia	
Sciuridae	
<i>Microsciurus alfari</i>	Ardilla
<i>Sciurus granatensis</i>	Ardilla
<i>Sciurus variegatoides</i>	Ardilla
Geomyidae	
<i>Orthogeomys cherriei</i>	Taltusa
Heteromyidae	

<i>Heteromys desmarestianus</i>	Ratón espinoso
Muridae	
<i>Nyctomys sumichrasti</i>	Ratón
<i>Oryzomys alfari</i>	Ratón
<i>Oryzomys bombycinus</i>	Ratón
<i>Oryzomys caliginosus</i>	Ratón
<i>Oryzomys fulvescens</i>	Ratón
<i>Tylomys watsoni</i>	Rata azul
Erethizontidae	
<i>Sphiggurus mexicanus</i>	Puercoespín
Agoutidae	
<i>Agouti paca</i>	Paca, tepescuintle
Dasyproctidae	
<i>Dasyprocta punctata</i>	Guatusa
Echimyidae	
<i>Hoplomys gymnurus</i>	Ratón
<i>Proechimys semispinosus</i>	Ratón
Carnivora	
Mustelidae	
<i>Conepatus semistriatus</i>	Zorrillo rayado
<i>Eira barbara</i>	Viejo de monte, tayra
<i>Galictis vittata</i>	Grisón
<i>Lontra longicaudis</i>	Nutria de río
<i>Mustela frenata</i>	Comadreja
Procyonidae	
<i>Bassaricyon gabbi</i>	Martilla
<i>Nasua narica</i>	Pizote
<i>Potos flavus</i>	Mico de noche
Felidae	
<i>Puma concolor</i>	Puma
<i>Panthera onca</i>	Jaguar
<i>Leopardus pardalis</i>	Manigordo, ocelote
<i>Leopardus wiedii</i>	Caucél
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	Gatillo de monte
Artiodactyla	
Tayassuidae	
<i>Tayassu pecari</i>	Chanco de monte
<i>Pecari tajacu</i>	Saíno
Cervidae	
<i>Odocoileus virginianus</i>	Venado cola blanca
<i>Mazama americana</i>	Cabro de monte
Perissodactyla	
Tapiridae	
<i>Tapirus bairdii</i>	Tapir, Danta

Apéndice 4. Especies de mariposas diurnas colectadas durante el período de marzo-agosto, en transectos para los tres tratamientos.

ESPECIE	Liberación			Testigo			Dosel			Total
	Parcelas	Parcelas	Parcelas	Parcelas	Parcelas	Parcelas	Parcelas	Parcelas		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
<i>Adelpha celerio</i>		1								1
<i>Adelpha cocala lorzae</i>		2	1	1					1	5
<i>Aeria eurimedia agna</i>		1		1	1			2		5
<i>Anartia fatima</i>							2			2
<i>Anartia jatrophae</i>							1			1
<i>Antirrhoea miltiades</i>	1	11	7	4		3	1	1	5	33
<i>Archaeoprepona demophon centralis</i>			1		1					2
<i>Battus belus varus</i>								1		1
<i>Caerois gertrududtus</i>					1					1
<i>Caligo atreus dionysos</i>		7	4	2			1			14
<i>Caligo eurilochus sularus</i>		1		1			1			3
<i>Callicore lyca aeries</i>				1						1
<i>Catonephele orites</i>				1					1	2
<i>Cissia confusa</i>	2				1	2	1	1		7
<i>Cissia hermes</i>						1				1
<i>Cissia libye</i>							2			2
<i>Cissia metaleuca</i>				2			1			3
<i>Cissia usitata</i>							1			1
<i>Cithaerias menander</i>	3	1	2	25	12	9	6	31	5	94
<i>Chloreuptychia arnaea</i>	6	4	2	2	1	1	2		2	20
<i>Dulcedo polita</i>	4	1	5	6	3	7	6		3	35
<i>Emesis lucinda aurimna</i>		1								1
<i>Eresia mechanitis</i>	1							1		2
<i>Eueides lybia olympia</i>	7	1	1	3	3	2	1	3		21
<i>Eumaeus mynias</i>	1	6	2	10	8	3	3	2	5	40
<i>Eurybia caerulea fulgens</i>	1				2	1				4
<i>Eurybia elvina elvina</i>							1			1
<i>Eurybia lycisca</i>					2		1			3
<i>Eurybia unxia</i>		3								3
<i>Heliconius cydno galanthus</i>	3	6	9	4	14	15	1	7	5	64
<i>Heliconius sapho leuce</i>					2		1	1		4
<i>Heliconius sara fulgidus</i>									1	1
<i>Hypoleria cassotis</i>				2	1	1			2	6
<i>Hyposcada virginiana evanides</i>	1			1	1		1			4
<i>Ithomia bolivari</i>				1						1
<i>Ithomia diasia hippocrenis</i>			1	2			1			4
<i>Ithomia patilla</i>			1							1
<i>Marpesia merops</i>			4		2					6
<i>Mechanitis lyssimnia doryssus</i>		1	1						1	3
<i>Mechanitis polymnia isthmia</i>	1			2	2					5
<i>Melinaea ethra lilis</i>	1	2		3		3		2		11
<i>Mesosemia asa asa</i>	1			1					1	3
<i>Mesosemia carissima</i>		1	1	1					2	5
<i>Mesosemia zonalis</i>								2		2

ESPECIE	Liberación			Testigo			Dosel			Total
	Parcelas	Parcelas	Parcelas	Parcelas	Parcelas	Parcelas	Parcelas	Parcelas		
<i>Morpho granadensis polybaptus</i>	1		1	2				1		5
<i>Morpho peleides limpida</i>	2	6	5	1	1	1	1	1	1	19
<i>Nessaea aglaura aglaura</i>				1	1			1		3
<i>Nica flavilla canthara</i>						1				1
<i>Oleria paula</i>			1	1			1			3
<i>Parides arcas mylotes</i>			2	1	3		1	1		8
<i>Parides childrenae childrenae</i>	2			1	1	3		1		8
<i>Parides iphidamas iphidamas</i>								1		1
<i>Perrhybris lypera</i>								1		1
<i>Philaethria dido</i>		3	1	1	11			1	1	18
<i>Phoebis argante</i>		1		1	2	2	2		2	10
<i>Pierella helvetia incanescens</i>	6	11	7	22	12	4	1	12	6	81
<i>Pierella luna luna</i>					2			9		11
<i>Scada zibia xanthina</i>					1					1
<i>Taygetis andromeda</i>			1							1
<i>Theorema sp.</i>						1				1
<i>Zaretis itys</i>					2		1			3
Total	44	71	60	107	93	60	42	83	44	604

Apéndice 5. Especies y número de individuos de mariposas diurnas capturadas con trampas para el período de marzo - agosto, para dos de los tres tratamientos y por parcela

ESPECIE	Liberación			Testigo			Total
	3	5	9	2	4	8	
<i>Antirrhea miltiades</i>	1		1			1	3
<i>Archaeoprepona demophon centralis</i>		9	1			3	13
<i>Archaeoprepona demophoon gulina</i>			1			1	2
<i>Archaeoprepona meander amphimachus</i>	1	1					2
<i>Caerois gertruductus</i>					1		1
<i>Caligo atreus dionysos</i>					1		1
<i>Catoblepia orgetorix championi</i>	1			1			2
<i>Catonephele numilia esite</i>	1						1
<i>Catonephele orites</i>	1	2	1	1	2	1	8
<i>Cissia metaleuca</i>					1		1
<i>Cithaerias menander</i>		1					1
<i>Colobura dirce</i>					1		1
<i>Chloreuptychia arnaea</i>				1			1
<i>Dulcedo polita</i>	1		1	1			3
<i>Eumaeus mynias</i>					1		1
<i>Hamadryas amphinome mexicana</i>		1					1
<i>Hamadryas arinome ariensis</i>			2				2
<i>Hamadryas laodamia saurites</i>		1				1	2
<i>Hypna clytemnestra clytemnestra</i>		1					1
<i>Hypoleria cassotis</i>		1			1		2
<i>Memphis pithyusa</i>		1					1
<i>Morpho granadensis polybaptus</i>	1		2	3	2		8
<i>Morpho peleides limpida</i>				4			4
<i>Myscelia cyaniris cyaniris</i>	1	1					2
<i>Nessaea aglaura aglaura</i>	2	3	4	1	6	2	18
<i>Opsiphanes cassina fabricii</i>	1	2					3
<i>Opsiphanes invirae cuspidatus</i>	1						1
<i>Opsiphanes quiteria quirinus</i>	1	1					2
<i>Pyrrhogyra neaerea hypsenor</i>	1						1
<i>Taygetis andromeda</i>	2	1		4		1	8
<i>Tigridia acesa</i>	2	1		1	1		5
<i>Zaretis itys</i>		1					1
Total	18	28	13	17	17	10	103

Apéndice 6. Especies registradas con un solo individuo según el tipo de muestreo y por parcelas.

ESPECIE	Tratamientos									Muestreo
	Liberación			Testigo			Dosel			
	3	5	9	2	4	8	1	6	7	
<i>Adelpha celerio</i>				X						*
<i>Anartia jatrophae</i>									X	*
<i>Battus belus varus</i>						X				*
<i>Callicore lyca aérias</i>					X					*
<i>Catonephele numilia esite</i>	X									**
<i>Cissia hermes</i>								X		*
<i>Cissia usitata</i>									X	*
<i>Colobura dirce</i>				X	X					**
<i>Emesis lucinda aurimna</i>				X						*
<i>Eurybia elvina elvina</i>									X	*
<i>Hamadryas amphinome mexicana</i>		X								**
<i>Heliconius sara fulgidus</i>			X							*
<i>Hypna clytemnestra clytemnestra</i>		X								**
<i>Ithomia bolivari</i>					X					*
<i>Ithomia patilla</i>	X									*
<i>Memphis pithyusa</i>		X								**
<i>Nica flavilla canthara</i>								X		*
<i>Opsiphanes invirae cuspidatus</i>	X									**
<i>Parides iphidamas iphidamas</i>						X				*
<i>Ferrhybris lypera</i>						X				*
<i>Pyrrhogyra neaerea hypsenor</i>	X									**
<i>Scada zibia xanthina</i>		X								*
<i>Theorema sp.</i>						X				*

* = Capturada con redes
 ** = Capturada en trampas

Apéndice 7. Subfamilias (Sbf) con las diez especies (S) más abundantes (I) para cada tratamiento y cada una de sus repeticiones

Tratamientos	Sbf	S	I	Sbf	S	I	Sbf	S	I	
PROTECTOR DOSIF	Parcela 1			Parcela 6			Parcela 7			
	HELICONIINAE	<i>Eueides lybia olympia</i>	7	HELICONIINAE	<i>Heliconius cydno galanthus</i>	15	SATYRINAE	<i>Cithaerias menander</i>	6	
	SATYRINAE	<i>Chloreuptychia arnaea</i>	6	SATYRINAE	<i>Cithaerias menander</i>	9	SATYRINAE	<i>Dulcedo polita</i>	6	
	SATYRINAE	<i>Pierella helvetia incanescens</i>	6	SATYRINAE	<i>Dulcedo polita</i>	7	LYCAENINAE	<i>Eumaeus mynias</i>	3	
	SATYRINAE	<i>Dulcedo polita</i>	4	SATYRINAE	<i>Pierella helvetia incanescens</i>	4	COLIADINAE	<i>Phoebis argante</i>	2	
	HELICONIINAE	<i>Heliconius cydno galanthus</i>	3	ITHOMIINAE	<i>Melinaea ethra liliis</i>	3	NYMPHALINAE	<i>Anartia fatima</i>	2	
	SATYRINAE	<i>Cithaerias menander</i>	3	LYCAENINAE	<i>Eumaeus mynias</i>	3	SATYRINAE	<i>Chloreuptychia arnaea</i>	2	
	MORPHINAE	<i>Morpho peleides limpida</i>	2	MORPHINAE	<i>Antirrhoea multiades</i>	3	SATYRINAE	<i>Cissia libye</i>	2	
	PAPILIONINAE	<i>Parides childrenae childrenae</i>	2	PAPILIONINAE	<i>Parides childrenae childrenae</i>	3	BRASSOLINAE	<i>Caligo atreus dionysos</i>	1	
	SATYRINAE	<i>Cissia confusa</i>	2	COLIADINAE	<i>Phoebis argante</i>	2	BRASSOLINAE	<i>Caligo eurilochus sulanus</i>	1	
				HELICONIINAE	<i>Eueides lybia olympia</i>	2	CHARAXINAE	<i>Zaretis itys</i>	1	
	TESTIGO	PARCELA 2			Parcela 4			PARCELA 8		
		MORPHINAE	<i>Antirrhoea multiades</i>	11	SATYRINAE	<i>Cithaerias menander</i>	25	SATYRINAE	<i>Cithaerias menander</i>	31
		SATYRINAE	<i>Pierella helvetia incanescens</i>	11	SATYRINAE	<i>Pierella helvetia incanescens</i>	22	SATYRINAE	<i>Pierella helvetia incanescens</i>	12
		MORPHINAE	<i>Morpho peleides limpida</i>	10	LYCAENINAE	<i>Eumaeus mynias</i>	11	SATYRINAE	<i>Pierella luna luna</i>	9
BRASSOLINAE		<i>Caligo atreus dionysos</i>	7	NYMPHALINAE	<i>Nessaea aglaura aglaura</i>	7	HELICONIINAE	<i>Heliconius cydno galanthus</i>	7	
HELICONIINAE		<i>Heliconius cydno galanthus</i>	6	SATYRINAE	<i>Dulcedo polita</i>	6	CHARAXINAE	<i>Archaeoprepona demophon centralis</i>	3	
LYCAENINAE		<i>Eumaeus mynias</i>	6	HELICONIINAE	<i>Heliconius cydno galanthus</i>	4	HELICONIINAE	<i>Eueides lybia olympia</i>	3	
SATYRINAE		<i>Chloreuptychia arnaea</i>	5	MORPHINAE	<i>Antirrhoea multiades</i>	4	NYMPHALINAE	<i>Nessaea aglaura aglaura</i>	3	
SATYRINAE		<i>Taygetis andromeda</i>	4	MORPHINAE	<i>Morpho granadensis polybaptus</i>	4	ITHOMIINAE	<i>Aeria eurimedia agna</i>	2	
HELICONIINAE		<i>Philaethria dido</i>	3	BRASSOLINAE	<i>Caligo atreus dionysos</i>	3	ITHOMIINAE	<i>Melinaea ethra liliis</i>	2	
MORPHINAE		<i>Morpho granadensis polybaptus</i>	3	HELICONIINAE	<i>Eueides lybia olympia</i>	3	LYCAENINAE	<i>Eumaeus mynias</i>	2	
LIBERACIÓN		PARCELA 3			Parcela 5			PARCELA 9		
		HELICONIINAE	<i>Heliconius cydno galanthus</i>	9	HELICONIINAE	<i>Heliconius cydno galanthus</i>	14	MORPHINAE	<i>Antirrhoea multiades</i>	6
		MORPHINAE	<i>Antirrhoea multiades</i>	8	SATYRINAE	<i>Cithaerias menander</i>	13	SATYRINAE	<i>Pierella helvetia incanescens</i>	6
		SATYRINAE	<i>Pierella helvetia incanescens</i>	7	SATYRINAE	<i>Pierella helvetia incanescens</i>	12	HELICONIINAE	<i>Heliconius cydno galanthus</i>	5
	SATYRINAE	<i>Dulcedo polita</i>	6	HELICONIINAE	<i>Philaethria dido</i>	11	LYCAENINAE	<i>Eumaeus mynias</i>	5	
	MORPHINAE	<i>Morpho peleides limpida</i>	5	CHARAXINAE	<i>Archaeoprepona demophon centralis</i>	10	SATYRINAE	<i>Cithaerias menander</i>	5	
	BRASSOLINAE	<i>Caligo atreus dionysos</i>	4	LYCAENINAE	<i>Eumaeus mynias</i>	8	NYMPHALINAE	<i>Nessaea aglaura aglaura</i>	4	
	NYMPHALINAE	<i>Marpesia merops</i>	4	NYMPHALINAE	<i>Nessaea aglaura aglaura</i>	4	SATYRINAE	<i>Dulcedo polita</i>	4	
	SATYRINAE	<i>Taygetis andromeda</i>	3	CHARAXINAE	<i>Zaretis itys</i>	3	COLIADINAE	<i>Phoebis argante</i>	2	
	LYCAENINAE	<i>Eumaeus mynias</i>	2	HELICONIINAE	<i>Eueides lybia olympia</i>	3	ITHOMIINAE	<i>Hypolaria cassotis</i>	2	
	MORPHINAE	<i>Morpho granadensis polybaptus</i>	2	PAPILIONINAE	<i>Parides arcas mylotos</i>	3	MORPHINAE	<i>Morpho granadensis polybaptus</i>	2	

Apéndice 8. Especies de mariposas capturadas en trampas según el tipo de hábitat en la Finca La Tirimbina para el período de marzo-agosto.

Subfamilia	Especie	Claro	Sotobosque	Total
Brassolinae	<i>Caligo atreus dionysos</i>		1	1
	<i>Catoblepia orgetorix championi</i>	2		2
	<i>Opsiphanes cassina fabricii</i>	1	2	3
	<i>Opsiphanes invirae cuspidatus</i>	1		1
	<i>Opsiphanes quiteria quirinus</i>		2	2
Charaxinae	<i>Archaeoprepona demophon centralis</i>	7	6	13
	<i>Archaeoprepona demophoon gulina</i>	1	1	2
	<i>Archaeoprepona meander amphimachus</i>		2	2
	<i>Hypna clytemnestra clytemnestra</i>		1	1
	<i>Memphis pithyusa</i>	1		1
	<i>Zaretis itys</i>	1		1
Ithomiinae	<i>Hypoleria cassotis</i>	1	1	2
Lycaeninae	<i>Eumaeus myrias</i>	1		1
Morphinae	<i>Antirrhoea multiades</i>	2	1	3
	<i>Caerois gerdrudtus</i>		1	1
	<i>Morpho granadensis polybaptus</i>	4	4	8
	<i>Morpho peleides limpida</i>	1	3	4
Nymphalinae	<i>Catonephele numilia esite</i>	1		1
	<i>Catonephele orites</i>	4	4	8
	<i>Colobura dirce</i>	1		1
	<i>Hamadryas amphinome mexicana</i>	1		1
	<i>Hamadryas arinome ariensis</i>	2		2
	<i>Hamadryas laodamia saurites</i>	2		2
	<i>Myscelia cyaniris cyaniris</i>	2		2
	<i>Nessaea aglaura aglaura</i>	13	5	18
	<i>Pyrrhogyra neaerea hypsenor</i>	1		1
	<i>Tigridia acesta</i>	4	1	5
	Satyrinae	<i>Cissia metaleuca</i>	1	
<i>Cithaerias menander</i>			1	1
<i>Chloreuptychia arnaea</i>			1	1
<i>Dulcedo polita</i>		1	2	3
<i>Taygetis andromeda</i>		3	5	8
Total		59	44	103