

Volumen 16 (3)

Noviembre de 2012



MESOAMERICANA

Revista Oficial de la Sociedad Mesoamericana para la Biología y la Conservación



ISSN 1659-2794



MESOAMERICANA

Revista Oficial de la Sociedad Mesoamericana para la Biología y la Conservación

Volumen 16(3) Noviembre de 2012

© 2012 Sociedad Mesoamericana para la Biología y la Conservación
Una publicación semestral
Derechos reservados
Edición impresa de este número, Cuernavaca, México
ISSN: 1659-2794

Diseño de la portada: Tigran Contreras MacBeath
Fotografía de la portada: Fauna, El Salvador, Carlos Roberto López Funes.

MESOAMERICANA

REVISTA OFICIAL DE LA SOCIEDAD MESOAMERICANA PARA LA BIOLOGÍA Y LA CONSERVACIÓN
Volumen 16(3) Noviembre de 2012

EDITORES

Jaime Raúl Bonilla-Barbosa
Jorge Luna-Figueroa
Olivier Chassot

CONSEJO EDITORIAL

Alfonso Mata	Jaime García-Moreno
Bernal Herrera	Jim Barborak
Bruce Ferguson	Jorge Correa
Christopher Vaughan	Juan Carlos Martínez-Sánchez
Daisy Rodríguez Batista	Lenin Corrales
Eduardo Carrillo	Oliver Komar
Fernando González García	René Calderón-Mandujano
Guisselle Monge Arias	

COMITÉ EDITORIAL

Andrea Bolongaro-Crevenna Recaséns	María Cristina Saldaña Fernández
Celia Selem Salas	Marisela Taboada Salgado
Elma Kay	Olivier Chassot
Ortensia Colín Bahena	Rosa del Carmen Zapata
Jaime Raúl Bonilla-Barbosa	Salvador Santillán Alarcón
Jorge Luna Figueroa	Verónica Rodríguez López
Juan Tun Garrido	Vicente Torres Rodríguez
Lorena Martínez González	

DISEÑO GRÁFICO

Tigram Contreras MacBeath

DISEÑO DE ILUSTRACIONES

Alejandro de Jesús Medrano Silva

PRODUCCIÓN EDITORIAL

Jaime Raúl Bonilla-Barbosa
Alicia Enriquez-Miranda
Jaime Israel Bonilla-Escobar
Betzy Santamaría Araúz

DIRECTORIO

SOCIEDAD MESOAMERICANA PARA LA BIOLOGÍA Y LA CONSERVACIÓN

JUNTA DIRECTIVA

PRESIDENTE

Olivier Chassot

VICEPRESIDENTE

Jaime Raúl Bonilla-Barbosa

SECRETARIA

Feng Mei Wu Chen

TESORERO

Wilfredo Antonio López Martínez

FISCAL

Zaida Piedra Cerdas

FISCAL SUPLENTE

Elma Kay

VOCAL 1

Maikel Cañizares Morera

VOCAL 2

Andrea Bolongaro-Crevenna Recaséns

VOCAL 3

Loraine Gisseth Pérez Justavino

PRESIDENTES DE CAPÍTULO

CAPÍTULO BELICE

Santos Daniel Chicas

CAPÍTULO COSTA RICA

Alexander Gómez Lépez

CAPÍTULO CUBA

Maikel Cañizares Morera

CAPÍTULO EL SALVADOR

Melissa Esther Rodríguez Menjivar

CAPÍTULO GUATEMALA

Jorge Benjamín Jiménez Barrios

CAPÍTULO HONDURAS

Carlos Armando Mondragón P.

CAPÍTULO MÉXICO

Andrea Bolongaro-Crevenna Recaséns

CAPÍTULO NICARAGUA

Sandra Mercedes Hernández Potosme

CAPÍTULO PANAMÁ

Loraine Gisseth Pérez Justavino

CONTENIDO

UN EJEMPLO TEÓRICO DE MODELACIÓN DEL HÁBITAT Y LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL POR ANÁLISIS FACTORIAL DEL NICHO ECOLÓGICO. Antonio García-Quintas y Dennis Denis Ávila	9
PRELIMINARY PRIMATE SURVEY AT THE CHUCANTI NATURE RESERVE, DARIEN PROVINCE, REPUBLIC OF PANAMA. Pedro G. Méndez-Carvajal	19
ÁMBITO DE HOGAR Y ACTIVIDAD CIRCADIANA DEL OCELOTE (<i>Leopardus pardalis</i>) EN LA ISLA DE BARRO COLORADO, PANAMÁ. Ricardo Moreno, Roland Kays, Jacalyn Giacalone-Willis, Enzo Aliaga-Rossel, Rafael Mares y Aida Bustamante	27
DESARROLLO LOCAL Y CONSERVACIÓN DE TORTUGAS MARINAS EN COSTA RICA Y PANAMÁ. Rodrigo Villate	37
ANIMAL VISITATION AND POLLINATION OF FLOWERING Balsa TREES (<i>Ochroma pyramidale</i>) IN PANAMA. Roland Kays, M. Elizabeth Rodríguez, Lina María Valencia, Robert Horan, Adam R. Smith and Christian Ziegler	53
ENFOQUE MULTIESPECÍFICO EN EL MANEJO DE TIBURONES DEL GOLFO DE MÉXICO: IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES CON FRAGILIDAD BIOLÓGICA ALTA. Carlos Alberto Salomón-Aguilar	69

UN EJEMPLO TEÓRICO DE MODELACIÓN DEL HÁBITAT Y LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL POR ANÁLISIS FACTORIAL DEL NICHU ECOLÓGICO

A THEORETICAL EXAMPLE OF HABITAT AND POTENTIAL DISTRIBUTION MODELING THROUGH ECOLOGICAL NICHE ANALYSIS FACTOR

Antonio García-Quintas^{1*} y Dennis Denis Ávila²

¹Centro de Investigaciones de Ecosistemas Costeros (CIEC), Cayo Coco, Ciego de Ávila. 69400 Cuba. ²Facultad de Biología, Universidad de La Habana. Calle 25 entre I y J, Vedado, La Habana. 10900 Cuba

*Autor de correspondencia: antonio@ciec.fica.inf.cu

Fecha de recepción: 2 de mayo de 2012 - Fecha de aceptación: 22 de julio de 2012

RESUMEN. La modelación de las características del hábitat y la distribución potencial de las especies, constituyen una herramienta muy útil para la implementación de planes de manejo y conservación. Estas técnicas se pueden desarrollar mediante la aplicación de Sistemas de Información Geográfica y datos obtenidos por teledetección. Se utilizaron datos de campo sobre la distribución del “gavilán batista” *Buteogallus gundlachi*, un ave rapaz endémica de Cuba con distribución restringida, así como información satelital obtenida de una imagen Landsat del año 2009. Esta especie fue utilizada como ejemplo teórico-demostrativo del método de modelación. Se explican las características de la toma de datos de presencia de la especie y la selección de las variables eco-geográficas para la modelación usando Análisis Factorial del Nicho Ecológico. Se calcularon e interpretaron los coeficientes de marginalidad y especialización. Por último, se discuten las ventajas y limitaciones de los métodos que utilizan solo datos de presencia y los que requieren de datos de presencia/ausencia.

Palabras clave: modelación del hábitat, distribución potencial, Landsat, teledetección.

ABSTRACT. The modeling of habitat characteristics and potential distribution of species is a very useful tool for the implementation of management and conservation plans. These techniques can be developed through the application of Geographic Information Systems and remote sensing data. Were used distribution data field of “Cuban black hawk”, *Buteogallus gundlachi*, an endemic raptor of Cuba with a restricted distribution, as well as satellite information from a Landsat image of 2009. This species was used as a modeling theoretical-demonstrative example. Were explained the data collection features of species presence and eco-geographical variables selection for modeling by Ecological Niche Factor Analysis. Were calculated and interpreted the marginality and specialization coefficients. Finally, were discussed the advantages and limitations of methods that use only presence data and that need presence/absence data.

Key words: habitat modeling, potential distribution, Landsat, teledetection.

INTRODUCCIÓN

Gran parte de los estudios sobre requerimientos de hábitat se basan en colectas intensivas de datos en los sitios de avistamiento de las especies. Esta situación limita el alcance de las investigaciones ecológicas debido a que, solamente, permite caracterizar áreas pequeñas, las cuales representan escalas locales dentro del hábitat potencial de las especies.

El análisis de los hábitats a esta escala, no es suficiente para comprender las respuestas de las poblaciones al uso y transformación del suelo a escalas regionales. Muchas de estas limitaciones se pueden evitar mediante el uso de nuevas herramientas como los Sistemas de Información

Geográfica (SIG) y la información obtenida por teledetección (Shuman y Ambrose, 2003). El uso de los SIG en estudios relacionados con el hábitat de las especies, facilita la identificación, caracterización y cuantificación de muchos modelos de distribución y abundancia en amplias regiones.

La aplicación de técnicas de teledetección en las ciencias biológicas surgió en la década de 1970 para el monitoreo regular de los recursos terrestres (Valdez-Lazalde *et al.*, 2006). A partir de esa fecha, se han desarrollado diversos métodos para la aplicación de la información satelital en estudios ecológicos, lo que ha permitido grandes avances

en el conocimiento de la ecología de muchas especies (Hirzel *et al.*, 2004; Braunisch y Suchant, 2007; Galparsoro *et al.*, 2009). Los datos adquiridos por teledetección son de gran utilidad para las investigaciones biológicas por la información cuantitativa y exacta, imperceptible para la visión humana y apropiada para un tratamiento matemático riguroso (Sacristán, 2006).

El uso combinado de los SIG y la información satelital ha incrementado el número y la complejidad de métodos de modelación del hábitat y la distribución potencial de las especies. En la Biología es de gran importancia, debido a su aplicación en los estudios de Autoecología (Guisan y Zimmermann, 2000) y para el desarrollo de planes de manejo y conservación, ya que se han aplicado estos estudios de modelación en plantas, artrópodos, mamíferos y aves, entre otros grupos (Hirzel *et al.*, 2002; 2004; Murray *et al.*, 2008).

Los métodos de modelación de la distribución de especies se agrupan en métodos que utilizan solo datos de presencia y los que requieren de datos de presencia/ausencia. En estos últimos es necesario considerar la probabilidad de obtener datos de falsas ausencias, lo cual disminuiría la calidad de la modelación (Hirzel *et al.*, 2002; 2004; Elith *et al.*, 2006; Galparsoro *et al.*, 2009; VanDerWal *et al.*, 2009).

Entre las numerosas técnicas para modelar el hábitat potencial de una especie, el Análisis Factorial del Nicho Ecológico (AFNE) resulta particularmente ventajoso (Hirzel *et al.*, 2002; 2004; Galparsoro *et al.*, 2009) por ser un método descriptivo que no expone relaciones de causalidad. Se basa en un análisis exploratorio similar al Análisis de Componentes Principales, y solo requiere de datos de presencia de la especie. Además, es una técnica de fácil comprensión y aplicación, que ha sido utilizada en muchos estudios como el de Braunisch y Suchant (2007) y Galparsoro *et al.* (2009), que modelan el hábitat y la distribución de especies.

El objetivo del presente es exponer, la estructura y modo de aplicación del AFNE, apoyado con datos satelitales y SIG, para modelar la adecuación del hábitat y la distribución potencial de las especies. La información obtenida aporta elementos clave en estudios de fragmentación y destrucción del hábitat, que pueden ser aplicados en el diseño de planes de manejo y conservación de especies en áreas protegidas. Estos métodos también se pueden utilizar en el control de especies invasoras y en la evaluación de impactos ambientales. Las técnicas de modelación de la

distribución de especies no se han aplicado en la mayoría de las investigaciones ecológicas cubanas. Sin embargo, existen antecedentes de estudios que involucran métodos de modelación (Cerdeira-Estrada *et al.*, 2008; Rodríguez, 2009).

MATERIAL Y MÉTODOS

MODELACIÓN MEDIANTE EL ANÁLISIS FACTORIAL DEL NICHU ECOLÓGICO

Todos los métodos de modelación de la distribución requieren de tres elementos básicos, la información sobre el avistamiento de las especies (presencias o ausencias), las variables ecológicas con potencial para predecir el ámbito de distribución de las especies y un programa computarizado para realizar la modelación (Hirzel *et al.*, 2002; 2004; Galparsoro *et al.*, 2009).

OBTENCIÓN DE DATOS DE PRESENCIA

La información sobre la presencia-ausencia de las especies se puede obtener de varias formas. La más común y fácil de adquirir son datos de campo que reflejen los sitios de avistamiento de las especies. Esta vía constituye una fuente de información confiable porque asume que el sitio donde se detecta un individuo forma parte de su hábitat. Sin embargo, no se debe ser absoluto porque pueden presentarse casos de falsas ausencias (Hirzel *et al.*, 2002; 2004; Galparsoro *et al.*, 2009; VanDerWal *et al.*, 2009). Las publicaciones científicas también constituyen fuentes de datos de presencia de especies. Mediante un buen trabajo de búsqueda y compilación de estudios previos, pueden obtenerse datos confiables de avistamientos de las especies. Otra forma de adquirir información de este tipo, son las colecciones biológicas, porque en los datos de cada ejemplar está la ubicación del lugar de colecta.

El requisito indispensable para la modelación es que los datos de presencia estén georreferenciados, por tal motivo, se deben filtrar para desechar los que sean imprecisos y los que se superponen espacialmente (fuentes de pseudorréplicas). El AFNE (Hirzel *et al.*, 2002) solo requiere de datos de presencia de las especies y utiliza el programa Biomapper 4.0 (Hirzel *et al.*, 2007) para modelar la adecuación del hábitat de las mismas.

CONSTRUCCIÓN DE LAS VARIABLES ECO-GEOGRÁFICAS

En la modelación con AFNE, las variables utilizadas para predecir la adecuación del hábitat de las especies se conocen como variables eco-geográficas (VEG) (Hirzel *et al.*, 2002).

Estas últimas, representan características topográficas, datos ecológicos y estructuras humanas (Galparsoro *et al.*, 2009). Las VEG derivadas de las imágenes satelitales pueden ser índices espectrales. Dichos índices son el resultado de combinaciones matemático-lógicas de las bandas originales de dichas imágenes y no están limitados a un número de clases preestablecidas por el investigador (en este caso las clases se definen según la información pixelar de la imagen). Los índices pueden reflejar características de la vegetación (contenido de clorofila, estado de hidratación, etapa de floración, mortalidad), del suelo, del agua, del aire, entre otros elementos del paisaje (Rouse *et al.*, 1973; Crist y Cicone, 1984; Gao, 1996).

MODELACIÓN DE LA ADECUACIÓN DEL HÁBITAT Y LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL

Las VEG construidas deben ser re-escaladas para estandarizar sus rangos de variación y luego convertirlas en formato *raster* (.rst). Esta conversión también se le debe realizar a un mapa que contenga, solamente, los datos de presencia de determinada especie (información georreferenciada). Posteriormente, el mapa de presencia debe ser convertido en booleano para que solo contenga valores de 1 (presencias) y 0 (resto del mapa). En el caso de las VEG, lo primero es buscar si existen discrepancias entre ellas y eliminarlas para evitar problemas durante la modelación. Finalmente, se sugiere que se le realice una transformación de Box-Cox a cada VEG para la normalización de sus datos.

Luego se procede a la calibración del modelo. Este paso, esencial durante la modelación de acuerdo con Guisan y Zimmermann (2000), permite ajustar con la mayor exactitud posible, los parámetros del modelo con los valores de la magnitud o propiedad que el mismo ha de medir. De esta forma el investigador puede determinar la mejor combinación de VEG para desarrollar su AFNE.

Antes de iniciar la modelación en Biomapper 4.0, se genera una matriz de varianza-covarianza a partir de la cual se calculan los ejes principales a utilizar en el análisis posterior. Posterior a ello, se desarrolla el AFNE y se comprueban los autovalores de la combinación de variables involucradas. En caso de obtener autovalores menores que cero (VEG muy correlacionadas), se examinan las correlaciones y se elimina una variable del par más redundante. Los factores o ejes que constituyen la base del AFNE tienen significados ecológicos. El primero de ellos se denomina factor de marginalidad (M) y representa la distancia ecológica entre el hábitat óptimo para la especie y la media del hábitat de

la región de estudio. Los restantes ejes del análisis son los factores de especialización o tolerancia (S) y describen lo especializada que está la especie con respecto a los rangos de variación ambiental en el área de estudio. Estos factores señalan el grado de especialización de la especie en su hábitat, es decir, funcionan como indicadores de la amplitud del nicho ecológico (subnicho espacial) de la misma.

Después de realizado el AFNE se procede a la confección de un mapa de adecuación del hábitat (AH) de la especie. Dicho mapa constituye la representación gráfica del modelo construido y también la base para la determinación del área de distribución potencial de la especie. La confección del mapa de AH, requiere de la selección de uno de los cuatro algoritmos propuestos para ello: el de las Medianas, el de Distancia Media Geométrica, el de Distancia Media Armónica y el de Mínima Distancia. Esta selección se sustenta en las características de los datos en los que se basa el modelo (puntos de presencia y VEG).

Para el AFNE, Hirzel *et al.* (2006) sugieren utilizar uno de los índices de Boyce como indicador de calidad del modelo. El Índice de Boyce (B_y) (Boyce *et al.*, 2002) es un evaluador que mitiga el efecto de los valores umbrales. Boyce *et al.* (2002) y Hirzel *et al.* (2006) refieren que las principales deficiencias de este índice radican en su sensibilidad al número de clases y a los límites de estas. Para ello, Hirzel *et al.* (2006) crearon el Índice Continuo de Boyce ($B_{cont(x)}$), un evaluador similar al anterior pero que posee una “ventana móvil” de ancho W en lugar de un número fijo de clases. Esta ventana se traslada de forma tal que abarca todos los rangos de adecuación modelados y produce una curva de frecuencias (predicha/esperada) más suavizada.

El último paso en los procesos de modelación es la validación del modelo obtenido. Ello permite calcular la robustez del modelo y del indicador utilizado para su evaluación. En el AFNE, este paso se realiza mediante un proceso de validación cruzada (validación iterativa de tipo Jackknife) en el que se comparan los valores de adecuación obtenidos con una menor proporción de datos, para determinar el margen de error del mapa de AH. El número de particiones (k) que se realicen depende del número de datos de presencia de la especie.

EJEMPLO TEÓRICO-DEMOSTRATIVO

Para mostrar la aplicación del AFNE se utilizaron datos del “gavilán batista” *Buteogallus gundlachii* (Cabanis, 1855),

una rapaz endémica de Cuba, con distribución restringida y potencialmente amenazada en gran parte de sus hábitats preferenciales (Rodríguez, 2009). La información sobre el gavián es incompleta y solo se ha utilizado con fines demostrativos, por lo que los resultados podrían no ser válidos desde el punto de vista ecológico.

Se registraron 27 puntos de avistamiento de *Buteogallus gundlachi* durante varios recorridos por los principales viales de los cayos Coco y Guillermo, provincia Ciego de Ávila, entre junio de 2008 y junio de 2009; cada sitio de presencia de la especie (individuo y/o nido) fue georreferenciado con un GPS, precisión 10 m.

Se generaron cinco Variables eco-geográficas (VEG) para la realización del AFNE. Estas variables representan características ecológicas importantes para la predicción del área de distribución potencial del “gavián batista”. Tres de dichas VEG fueron índices espectrales obtenidos a partir de una imagen del año 2009 (corregida por el método de triangulación del programa ENVI 4.7) del satélite Landsat 7 (Tabla 1).

lagunazos donde se produce la sal, lo que puede influir en la disponibilidad de cangrejos, principal fuente de alimento del gavián. La última VEG representó una medida aproximada del disturbio provocado por los viales en el área de estudio. Esta variable fue construida a partir de la generación de zonas de 200 m desde las carreteras (*buffers*) y se utilizó para cuantificar, gradualmente, el posible impacto que provocan los viales sobre el hábitat del gavián.

Después de realizar las conversiones de formato necesarias y las operaciones previas a la modelación en Biomapper (booleanización del mapa de presencia, aplicación de máscaras, verificación de discrepancias y transformación de Box-Cox), se procedió a realizar el AFNE. Se generó la matriz de varianza-covarianza para calcular los ejes principales durante el análisis, y después se comprobaron los autovalores de los factores involucrados para detectar si existían VEG muy correlacionadas. También se obtuvieron los coeficientes (globales y particulares) de marginalidad y especialización.

Para elaborar el mapa de adecuación del hábitat de la

Tabla 1. Índices espectrales utilizados en el estudio teórico-demostrativo sobre modelación de la distribución de especies mediante el Análisis Factorial del Nicho Ecológico (AFNE). Bn = Banda n de la imagen satelital Landsat.

NOMBRE DEL ÍNDICE	SIGLA	COMBINACIÓN MATEMÁTICA	REFERENCIA	SIGNIFICADO ECOLÓGICO
Índice de Humedad	IH	$[0,1446*B1+0,1761*B2+0,3322*B3+0,3396*B4-0,6210*B5-0,4186*B7]$	Crist y Cicone (1984)	Indica la presencia de zonas húmedas o anegadas. Está asociado directamente al contenido de humedad del suelo y la vegetación.
Índice Normalizado de Diferencia de Vegetación	INDV	$(B4-B3)/(B4+B3)$	Rouse <i>et al.</i> (1973)	Refleja el estado fotosintético de la vegetación ya que distingue aquella que es sana y vigorosa, de la enferma. Es un índice de productividad relacionado con la cobertura terrestre, la degradación del suelo y la riqueza de especies.
Índice Normalizado de Diferencia de Agua	INDA	$(B4-B5)/(B4+B5)$	Gao (1996)	Se relaciona con el contenido de agua de la vegetación. Es considerado un indicador del estado de hidratación de la vegetación ya que refleja diferencias entre la concentración de agua en las hojas de las plantas.

Con otra variable se representaron las zonas de saladares en ambos cayos y fue obtenida a partir de una clasificación supervisada mediante el método del paralelepípedo. Esto permitió incluir en el análisis la información sobre los

especie, se escogieron (a partir del AFNE) los factores que explicaban la mayor parte de la variación total de los datos. Se aplicó el algoritmo de la Media Armónica, debido al bajo número de avistamientos de la especie ($n = 27$). Una vez

obtenido el modelo de predicción del hábitat del Gavilán Batista, se procedió a su evaluación para determinar su fiabilidad y los límites de adecuación del hábitat de la especie. Para ello, se utilizó la validación cruzada con frecuencias ajustadas al área, desarrollada también mediante el algoritmo de la Media Armónica y empleando tres particiones. A partir de la curva de adecuación del hábitat contra la razón de frecuencias predichas/esperadas (P/E), se determinaron los valores límites de adecuación del hábitat que establecieron el ámbito de distribución de la especie. La calidad del modelo de AH se obtuvo a partir del valor del Índice Continuo de Boyce con una ventana de ancho de 0.25.

dichos hábitats.

Los valores de marginalidad de las VEG (Tabla 3), reflejan que la presencia de la especie se relaciona con hábitats que poseen acumulaciones de sal y vegetación vigorosa con gran actividad fotosintética. Sin embargo, la proporción de zonas de saladares en el hábitat potencial de la especie, no difiere significativamente de la media de esta variable en toda el área de estudio. Por otra parte, estos coeficientes también señalan que los gavilanes evitan las zonas muy húmedas y cercanas a carreteras (debido al signo negativo de los valores de marginalidad); aunque en el caso de los Índices de Humedad y Normalizado de

Tabla 2. Matriz de correlación global de las variables eco-geográficas utilizadas en el estudio teórico-demostrativo sobre modelación de la distribución de especies mediante el Análisis Factorial del Nicho Ecológico (AFNE).

	DISTURBIO POR CARRETERAS	ÍNDICE NORMALIZADO DE DIFERENCIA DE VEGETACIÓN	ÍNDICE NORMALIZADO DE DIFERENCIA DE AGUA	SALADARES	ÍNDICE DE HUMEDAD
Disturbio por carreteras	1	-0.145	0.005	-0.056	0.074
Índice Normalizado de Diferencia de Vegetación	-0.145	1	-0.268	0.291	-0.211
Índice Normalizado de Diferencia de Agua	0.005	-0.268	1	0.168	-0.579
Saladares	-0.056	0.291	0.168	1	0.022
Índice de Humedad	0.074	-0.211	-0.579	0.022	1

RESULTADOS

En el desarrollo del AFNE no hubo autovalores menores que cero, lo que indicó la ausencia de correlaciones altas entre las VEG utilizadas (Tabla 2). Se escogieron los tres primeros factores para la determinación de la adecuación del hábitat del Gavilán Batista. El primer factor explica el 100% de la marginalidad y el 63% de la especialización del hábitat de la especie (Tabla 3). Los coeficientes globales de marginalidad y especialización calculados fueron de 1.54 y 2.77, respectivamente. Esto indica (valores totales de marginalidad y especialización >1) que la especie utiliza hábitats que difieren significativamente de las condiciones medias en toda el área de estudio y, además, está muy especializada en el rango de condiciones que caracterizan

Diferencia de Agua, los valores no están muy alejados de la media global. Las VEG con mayor influencia en la especialización del gavilán en su hábitat fueron el Índice Normalizado de Diferencia de Vegetación (en el segundo factor) y el Índice Normalizado de Diferencia de Agua (en el tercer factor). Los coeficientes de especialización de estas variables (Tabla 3) constituyen indicadores de sensibilidad de la especie ante posibles variaciones de dichos valores.

Las categorías de adecuación del hábitat, establecidas a partir de los valores del Índice de Adecuación del Hábitat (IAH) y de la curva de evaluación del modelo (Figuras 1 y 2), fueron:

Tabla 3. Varianza explicada por los tres primeros factores en el estudio teórico-demostrativo sobre modelación de la distribución de especies mediante el Análisis Factorial del Nicho Ecológico (AFNE). Las variables eco-geográficas están establecidas en orden creciente de acuerdo con el valor absoluto de los coeficientes del factor de marginalidad.

VARIABLE ECO-GEOGRÁFICA	MARGINALIDAD (63%)	ESPECIALIZACIÓN 1 (21%)	ESPECIALIZACIÓN 2 (6%)
Disturbio por carreteras	-0.89	0.13	-0.02
Índice Normalizado de Diferencia de Vegetación	0.20	0.64	0.03
Saladares	0.06	-0.11	0.05
Índice Normalizado de Diferencia de Agua	-0.06	0.31	0.50
Índice de Humedad	-0.01	-0.20	0.08

-Área óptima (IAH = 80 - 100): representa la región que contiene los hábitats más idóneos para el “gavilán batista”. Constituye el área más probable de distribución de la especie, porque los hábitats ofrecen las mejores características para la presencia de gavilanes.

-Área adecuada (IAH = 55 - 79): representa la región que incluye los hábitats apropiados para la distribución del “gavilán batista”. Estos hábitats presentan características de buenas a intermedias para la presencia de la especie, por lo que en esta área es muy probable avistar gavilanes.

-Área marginal (IAH = 35 - 54): representa la región cuyos hábitats se consideran extremos ya que no tienen características apropiadas para la presencia de la especie. Se asume como poco probable la posibilidad de avistar gavilanes en esta área, lo cual solo debe ocurrir en situaciones excepcionales.

-Área no adecuada (IAH = 0 - 34): representa la región con menores probabilidades de encontrar gavilanes. Los hábitats que incluye se consideran inadecuados para la presencia de la especie.

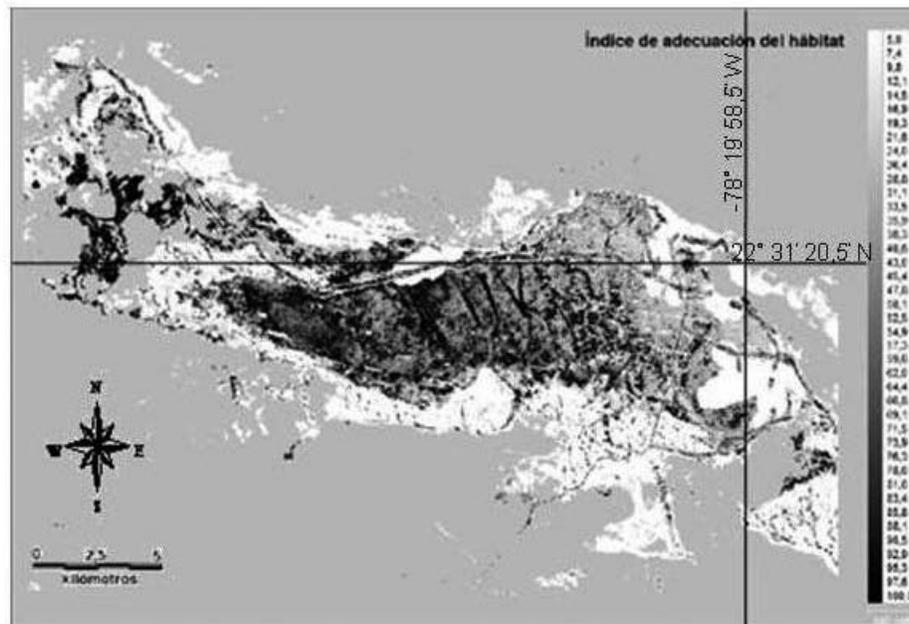


Figura 1. Adecuación del hábitat potencial de una especie, obtenido a partir del Análisis Factorial del Nicho Ecológico (AFNE) en el estudio teórico-demostrativo sobre modelación de la distribución de especies.

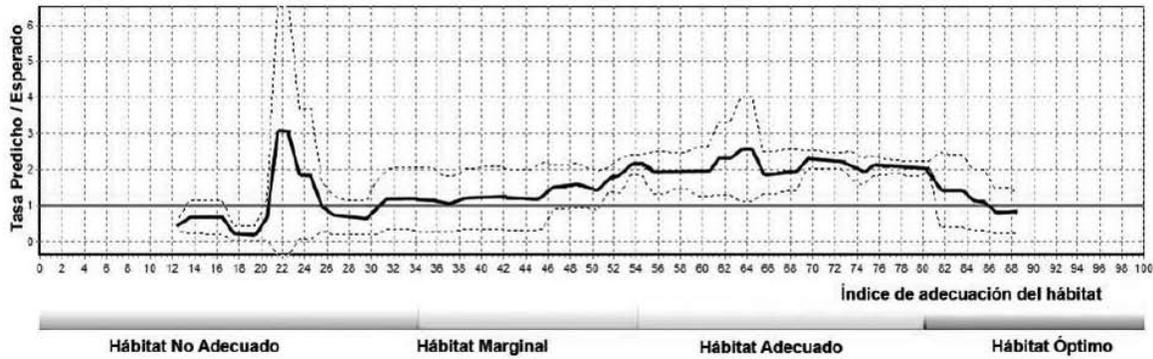


Figura 2. Curva de evaluación del modelo de adecuación del hábitat potencial de una especie, obtenido a partir del Análisis Factorial del Nicho Ecológico (AFNE) en el estudio teórico-demostrativo sobre modelación de la distribución de especies. La línea roja indica la frecuencia aleatoria, la línea negra continua representa la media del hábitat de la especie y las líneas discontinuas su desviación estándar ($B_{cont(0,25)} = 0.418 \pm 0.195$).

El análisis de la calidad del modelo obtenido refleja que éste no difiere significativamente del modelo aleatorio ($B_{cont(0,25)} = 0.418 \pm 0.195$) (Figura 2), lo cual significa que la mayoría de los hábitats disponibles en el área de estudio son potencialmente adecuados para la especie. Sin embargo, esta información no corresponde con la obtenida a partir de los valores de marginalidad y especialización por lo que

debe considerarse que la calidad del modelo no es buena.

Se consideró como área de distribución potencial de la especie a la región que incluye las áreas óptima y adecuada (Figura 3). El área marginal no fue incluida debido a que está constituida por hábitats con baja probabilidad de ser usados por la especie.

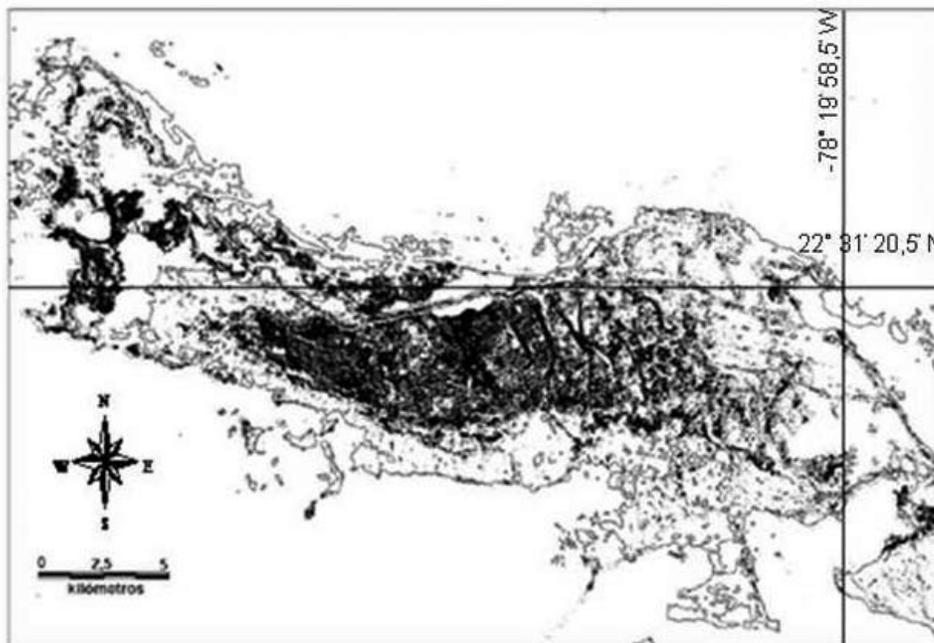


Figura 3. Área de distribución potencial de una especie, derivada del Análisis Factorial del Nicho Ecológico (AFNE) en el estudio teórico-demostrativo sobre modelación de la distribución de especies.

DISCUSIÓN

La modelación espacial de la distribución de las especies constituye una herramienta útil para la investigación ecológica y el desarrollo de planes de manejo y conservación (Meggs *et al.*, 2004). Muchos de los métodos de modelación son de fácil aplicación, pero requieren de conocimientos teóricos considerables. El dominio de los detalles, ventajas y limitaciones de cada método, es necesario para desarrollar buenos modelos y disminuir la probabilidad de cometer errores durante la modelación.

En coincidencia con Hirzel *et al.* (2002) y Galparsoro *et al.* (2009), el uso de datos de solo presencia de las especies constituye una fortaleza del AFNE, debido a que la obtención de datos reales de ausencia en la naturaleza suele ser muy difícil. Esto último, puede deberse a que los datos de ausencia pueden no estar disponibles (datos de museos, herbarios, atlas) o ser poco confiables (especies crípticas, invasoras, meta poblaciones con una dinámica de extinción-recolonización) (Hirzel *et al.*, 2004). En el AFNE se comparan las características de los sitios de presencia con las de toda el área de estudio y se predicen las zonas cuyas características coinciden con los puntos de avistamiento. Todo esto requiere de buenos datos de presencia, lo que depende de un diseño de muestreo adecuado.

En el ejemplo descrito en este estudio, la distribución espacial de los avistamientos del “gavilán batista” está influenciada por el sesgo del muestreo. Este último, por su limitación a las áreas adyacentes a carreteras y caminos, provocó falta de aleatoriedad que redujo la probabilidad de avistar la especie, en todos los tipos de hábitats disponibles en la región de estudio.

En adición, el total de avistamientos registrados es insuficiente, lo que influye negativamente en la calidad y fiabilidad de la predicción. La toma de datos de campo es fundamental para obtener resultados confiables, sin embargo, recibe poca atención en los trabajos de modelación. Guisan y Zimmermann (2000) sugieren el diseño de muestreos sistemáticos y la realización de técnicas de re-muestreo de los datos tomados en una misma región, para reducir el sesgo durante la toma de datos de avistamientos. Además, el número de datos de campo debe ser representativo y su distribución debe ser lo más aleatoria posible. Por ejemplo, Skov *et al.* (2008) sugieren que el cálculo de los factores de marginalidad y especialización será más confiable si el número de observaciones es representativo con relación a la distribución de la especie en cuestión. También, Phillips *et al.* (2009) refieren que los sesgos asociados al muestreo de

los datos, constituye un problema serio para la modelación de la distribución de especies, lo cual tiene mayor impacto en los modelos basados solamente en datos de presencia, como los obtenidos por el AFNE.

La selección del número y tipos de VEG constituye gran parte del éxito de la modelación mediante el AFNE. Esta selección debe basarse en los requerimientos ecológicos de las especies, es decir, se deben utilizar las variables ambientales que el investigador considere imprescindibles para predecir la distribución de la especie. Así por ejemplo, uno de los problemas del modelo obtenido por Long *et al.* (2008) para estimar el tamaño poblacional del “frailecillo de Madagascar” (*Charadrius thoracicus*), fue que la selección de las VEG estuvo limitada por dificultades en la obtención de datos ambientales.

El uso de índices espectrales como VEG, para determinar las características del hábitat potencial de las especies, facilita la comprensión de muchos procesos ecológicos que operan a gran escala. La mayoría de estos índices se relaciona con características de la vegetación, porque tiene gran influencia sobre el hábitat de las especies. Sin embargo, se debe analizar con detenimiento el significado y las limitaciones de cada índice espectral de vegetación, ya que su eficacia puede variar entre regiones y temporadas. En este sentido, Jackson *et al.* (2004) y Ranganathan *et al.* (2007) plantean que el INDV y el Índice de Verdor de la Vegetación (IVV) pueden tener limitaciones en las zonas tropicales, ya que tienden a saturarse. Esta saturación está relacionada con los valores de los índices de área foliar de la vegetación tropical (Jackson *et al.*, 2004), debido a la variedad de pigmentos y tamaños foliares. La construcción de VEG auxiliares que facilitan la diferenciación de formaciones vegetales, constituye un complemento importante para los índices de vegetación con problemas de saturación.

La selección del algoritmo para la construcción del mapa de AH debe basarse en un análisis detallado de costo-beneficio. Esto se relaciona directamente con los datos de presencia de la especie, de ahí la importancia de un diseño adecuado para el muestreo en el campo. Ninguno de los cuatro algoritmos es perfecto, pero el éxito de cada uno radica en la selección de acuerdo al número de avistamientos de la especie, tamaño del área de estudio y criterios del investigador sobre velocidad, asunciones y poder de generalización de la modelación. Cada paso del AFNE debe ser analizado con detenimiento para facilitar la comprensión matemática y biológica, por lo que los valores de marginalidad y especialización deben

corresponderse con las características ecológicas de la especie que se estudia, sino entonces por el contrario se pueden generar incongruencias o contradicciones.

En esta investigación, se utilizó el Índice Continuo de Boyce para validar el modelo, debido a que constituye un evaluador confiable cuando la modelación se basa solo en datos de presencia (Galparsoro *et al.*, 2009). Hirzel *et al.* (2006) destacan que otros evaluadores más clásicos como el Índice Kappa (K), el Índice de Validación Absoluto (IVA) y el Índice de Validación por Contraste (IVC), dependen del establecimiento de un valor umbral, previamente definido por el investigador lo cual puede ser muy subjetivo. En el caso del Área Bajo la Curva (ABC), el análisis no incluye toda el área de estudio, sino los valores contenidos en un intervalo que va de 0 a 1. Otros evaluadores están correlacionados con los anteriores, como el estadístico TSS, vinculado al ABC (Rodríguez, 2009), o están influenciados por la prevalencia en los muestreos (estadístico Kappa de Cohen).

Estudios como el de Hirzel *et al.* (2004) y Braunisch y Suchant (2007) han utilizado el AFNE para modelar el hábitat de las especies, ya que no presenta el riesgo de las falsas ausencias, no trabaja como un descriptor estadístico de selección y permite transformar un grupo de variables correlacionadas en igual número de factores no correlacionados (Hirzel *et al.*, 2002; 2004; Galparsoro *et al.*, 2009). El AFNE opera de forma análoga a un Análisis de Componentes Principales (ACP), ya que se diferencian en el número de grupos de datos que procesan. El ACP trabaja con un grupo que contiene los datos de las variables de interés. Sin embargo, el AFNE crea dos grupos a partir de los datos de las variables analizadas: el que contiene la información del área general y otro que solo incluye los datos de los sitios de presencia de la especie.

Elith *et al.* (2006) realizaron un análisis comparativo de 16 métodos de modelación de la distribución de 226 especies en seis regiones del mundo. El estudio mostró la superioridad predictiva de los métodos de modelación como los Modelos Aditivos Generalizados (MAG), *Splines* de Regresión Adaptativa Multivariada (SRAM) y Máxima Entropía (MAXENT) que utilizan datos de presencia/ausencia sobre los que requieren de datos de solo presencias, como los Modelos de las Envolturas Ambientales (MEA), Distancia Multivariada (DMV) y Análisis Factorial del Nicho Ecológico (AFNE). Sin embargo, estos autores también se refieren a los buenos resultados que producen los métodos basados en presencias de las especies y

sugieren su aplicación cuando no existen datos confiables de ausencias.

Por último, es importante considerar que el uso del AFNE aumenta sustancialmente con base en el alcance predictivo de los estudios sobre el hábitat y la distribución de las especies. También aporta información esencial para implementar y perfeccionar acciones de conservación y manejo de especies, real o potencialmente amenazadas. La modelación por AFNE exige de buenos diseños de trabajo durante la toma de datos de campo, selección de VEG, análisis del algoritmo de modelación y de los indicadores de evaluación y validación, para evitar incongruencias a la postre incorregibles.

AGRADECIMIENTOS

A Yarelys Ferrer Sánchez por sus contribuciones al desarrollo del presente estudio, a Alain Parada Isada por su colaboración en el trabajo de campo, a Omar Jesús Fernández Pérez y Yunier Miguel Olivera Espinosa por la revisión y corrección del manuscrito. A todos los técnicos y personal de apoyo de la Empresa Nacional para la Protección de la Flora y la Fauna en Cayo Coco, Cuba.

LITERATURA CITADA

- Boyce, M. S., P. R. Vernier, S. E. Nielsen y F. K. A. Schmiegelow. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157: 281-300.
- Braunisch, V. y R. Suchant. 2007. A model for evaluating the 'habitat potential' of a landscape for capercaillie *Tetrao urogallus*: a tool for conservation planning. *Wildlife Biology* 13(1): 21-33.
- Cerdeira-Estrada, S., S. Lorenzo-Sánchez, A. Areces-Mallea y C. Martínez-Bayón. 2008. Mapping of the spatial distribution of benthic habitats in the Gulf of Batabanó using Landsat-7 images. *Ciencias Marinas* 34(2): 213-222.
- Crist, E. P. y R. C. Cicone. 1984. A physically-based transformation of Thematic Mapper data –the TM tasseled cap. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 22: 256-263.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J.

- Soberón, S. Williams, M. S. Wisz y N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species distribution from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- Galparsoro, I., A. Borja, J. Bald, P. Liria y G. Chust. 2009. Predicting suitable habitat for the European lobster (*Homarus gammarus*), on the Basque continental shelf (Bay of Biscay), using Ecological-Niche Factor Analysis. *Ecological Modelling* 220: 556-567.
- Gao, B. 1996. NDWI-a normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space. *Remote Sensing of Environment* 58: 257-266.
- Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- Hirzel, A. H., B. Posse, P.-A. Oggier, Y. Crettenand, C. Glenz y R. Arlettaz. 2004. Ecological requirements of reintroduced species and the implications for release policy: the case of the bearded vulture. *Journal of Applied Ecology* 41: 1103-1116.
- Hirzel, A. H., G. L. Lay, V. Helfer, C. Randin y A. Guisan. 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling* 199: 142-152.
- Hirzel, A. H., J. Hausser, D. Chessel y N. Perrin. 2002. Ecological-Niche Factor Analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* 83(7): 2027-2036.
- Hirzel, A. H., J. Hausser y N. Perrin. 2007. Biomapper 4.0. Lab. of Conservation Biology, Department of Ecology and Evolution, University of Lausanne, Switzerland. URL: <http://www2.unil.ch/biomapper>.
- Jackson, T. J., D. Chen, M. Cosh, F. Li, M. Anderson, C. Walthall, P. Doriaswamy y E. R. Hunt. 2004. Vegetation water content mapping using Landsat data derived normalized difference water index for corn and soybeans. *Remote Sensing of Environment* 92: 475-482.
- Long, P. R., S. Zefania, R. H. French-Constant y T. Székely. 2008. Estimating the population size of an endangered shorebird, the Madagascar plover, using a habitat suitability model. *Animal Conservation* 11: 118-127.
- Meggs, J. M., S. A. Munks, R. Corkrey y K. Richards. 2004. Development and evaluation of predictive habitat models to assist the conservation planning of a threatened lucanid beetle, *Hoplogonus simsoni*, in north-east Tasmania. *Biological Conservation* 118: 501-511.
- Murray, L. D., C. A. Ribic, W. E. Thogmartin y M. G. Knutson. 2008. Accuracy assessment of predictive models of grassland bird abundances in the Prairie Hardwood Transition Bird Conservation Region. *The Condor* 110(4): 747-755.
- Phillips, S. J., M. Dudík, J. Elith, C. H. Graham, A. Lehmann, J. Leathwick y S. Ferrier. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications* 19(1): 181-197.
- Ranganathan, J., K. M. A. Chan y G. C. Daily. 2007. Satellite detection of bird communities in tropical countryside. *Ecological Applications* 17(5): 1499-1510.
- Rodríguez, F. 2009. Distribución, migración y conservación de las aves rapaces del orden Falconiformes en Cuba. Tesis, Doctorado en Ciencias, Universidad de Alicante, España y Universidad de Pinar del Río, Cuba. 330 p.
- Rouse, J. W. Jr., R. H. Haas, J. A. Schell y D. W. Deering. 1973. Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS. *En: Freden, S. C., E. P. Mercanti y M. Becker (comps.). Third Earth Resources Technology Satellite-1 Symposium. Technical presentations, Section A, Vol. I. National Aeronautics and Space Administration (NASA SP-351). Washington, DC. pp. 309-317.*
- Sacristán, F. 2006. La tecnología al servicio del medio ambiente. *Revista Cubana de Meteorología* 13(1): 51-55.
- Shuman, C. S. y R. F. Ambrose. 2003. A comparison of Remote Sensing and Ground-Based Methods for Monitoring Wetland Restoration Success. *Restoration Ecology* 11(3): 325-333.
- Skov, H., E. Humphreys, S. Garthe, K. Geitner, D. Grémillet, K. C. Hamer, J. Hennicke, H. Parner y S. Wanless. 2008. Application of habitat suitability modeling to tracking data of marine animals as a means of analyzing their feeding habitats. *Ecological Modelling* 212: 504-512.
- Valdez-Lazalde, J. R., M. de J. González-Guillén y H. M. de los Santos-Posadas. 2006. Estimación de cobertura arbórea mediante imágenes satelitales multiespectrales de alta resolución. *Agrociencia* 40(3): 383-394.
- VanDerWal, J., L. P. Schoo, C. Graham y S. E. Williams. 2009. Selecting pseudo-absence data for presence-only distribution modelling: how far should you stray from what you know? *Ecological Modelling* 220: 589-594.

**PRELIMINARY PRIMATE SURVEY AT THE CHUCANTI NATURE RESERVE, DARIEN PROVINCE,
REPUBLIC OF PANAMA**

**CENSO PRELIMINAR DE PRIMATES EN LA RESERVA NATURAL CHUCANTÍ, PROVINCIA DE
DARIÉN, REPÚBLICA DE PANAMÁ**

Pedro G. Méndez-Carvajal

Fundación Pro-Conservación de los Primates Panameños (FCPP), Apdo. 0816-07905, Panamá, República de Panamá

Autor de correspondencia: fcprimatespanama@gmail.com

Fecha de recepción: 29 de diciembre de 2011 - Fecha de aceptación: 30 de agosto de 2012

ABSTRACT. We carried out a preliminary study of the primate populations surviving in a protected forest of the Chucanti Natural Reserve, Darien Province. The study site is located in the Maje Mountain chain, on the frontier between the Panama and Darien Provinces (08°47'16.5" N, 078°27'01.4"W). With three km² of mature forest surrounded by fragmented forest and farming lands, the study site averages temperatures between 24-27 °C and annual rainfall of 1,940.5 mm at an elevation of >1,250 m. We utilized line transect and triangulation methods. Three species of non-human primate were identified living in this forest: black-headed spider monkey (*Ateles fusciceps rufiventris*), conforming by subgroups of four individuals (range: 1-13), with complete groups of at least 20 individuals and a total population of 60 individuals, with a population density of 9.3 ind/km²; the Ecuadorian mantled howler monkey (*Alouatta palliata aequatorialis*), with six troops in total, 14 individuals as average per group, 85 total individuals and density of 28.4 ind/km²; and the white-faced capuchin monkey (*Cebus capucinus capucinus*), with only one group of six individuals and density of two ind/km². The results are similar with other primate densities calculated for other species of the same genus living in connected forest. Although the Convention on International Trade in Endangered Species (CITES) classified only the Darien black spider monkey as Critically Endangered, the three monkeys are locally threatened by bush meat hunting and commercial deforestation. This research is the first study for these species in Darien, which is part of a conservation initiative that pretend to minimize the high risk of extinction of those animals in Panama.

Key words: Primates, Panama, Darien, Chucanti, *Ateles*, *Alouatta*, *Cebus*, population.

RESUMEN. Se realizó un estudio preliminar de primates en un área protegida de bosque maduro en la Reserva Natural Chucantí, Provincia de Darién, Panamá. El área se localiza en el borde fronterizo entre la provincia de Panamá y la provincia del Darién con 08°47'16.5" N, 078°27'01.4"W. Su altura es de 1,259 m.s.n.m., y posee extensión de tres km² de bosque maduro y fragmentos con ganadería en su alrededor. Es el punto más alto de la Serranía Majé, con temperatura de 24-27 °C, y precipitación anual de 1,940.5 mm. Se utilizaron Transectos de Línea y Triangulación. Se identificaron tres especies de primates: El mono araña negro del Darién (*Ateles fusciceps rufiventris*), con subgrupos de cuatro individuos (1-13), grupos de 20 individuos y una población total de 60 individuos, con densidad poblacional de 9.3 ind/km²; el mono aullador negro (*Alouatta palliata aequatorialis*), con tropas de seis, 14 individuos promedio por grupo, 85 individuos totales, y densidad de 28.4 ind/km²; y el mono cariblanco (*Cebus capucinus capucinus*), de los cuales solo se reportó un grupo con seis individuos y una densidad de dos ind/km². Los grupos presentan similitudes con otras densidades calculadas para primates de estos géneros. Aunque el listado de la Convención en el Comercio Internacional de Especies en Peligro de Extinción (CITES) clasifica solo al mono araña negro como en Peligro Crítico, estos tres primates están siendo amenazados localmente por cacería cultural (araña y cariblanco) y tala indiscriminada a nivel industrial. Esta investigación es el primer estudio para estas especies en Darién, el cual forma parte de una iniciativa de conservación y pretende estudiar otros aspectos de estos primates en peligro de extinción.

Palabras clave: Primates, Panamá, Darién, Chucantí, *Ateles*, *Alouatta*, *Cebus*, población.

INTRODUCTION

The Darien forest is one of the oldest and most pristine habitats in Central America. Located in eastern Panama, this region of the Darien Province possesses high endemism despite having been poorly studied due to political strife and the remote and rugged geography. Since the first taxonomic surveys in the 1915s, minimal information about the primate populations in Darien have been formally described (Samudio, 2002). Other than a small study on *Ateles geoffroyi* and *Ateles fusciceps* in 1970 (Porter and Young, 1970), the most recent information on the mammalian community of Darien came from a survey targeting jaguar prey species in Boca de Cupe (Moreno-Ruíz, 2006). Possessing the most extensive forest zone of the Panamanian Isthmus (Velasquez-Runk and Dalling, 2001), the Darien Province is considered one of the most important nexus with the Colombian Choco, an area that is considered one of the most endemically biodiverse zones in the world (Ramírez-Orejuela and Sánchez-Dueñas, 2005). For this reason, Darien maintains an abundant flora and fauna diversity, including large threatened mammals like the white-lipped peccary (*Pecari tajacu*) and jaguar (*Panthera onca*) (Moreno-Ruíz, 2006), as well as one of the few native populations of Harpy eagle (*Harpia harpyja*) found in Panama (Vargas, 2005). Among the primates reported in this area are the Panamanian owl monkey (*Aotus zonalis*), Geoffroy's tamarin "titi" monkey (*Saguinus geoffroyi*), white-faced capuchin (*Cebus capucinus capucinus*), Ecuadorian mantled howler monkey (*Alouatta palliata aequatorialis*), black-headed spider monkey (*Ateles fusciceps rufiventris*), and red spider monkey (*Ateles geoffroyi panamensis*) (Rodríguez-Luna *et al.*, 1996; Groves, 2005).

Due to the lack of information about primate populations and increasing deforestation in the Darien Province, the Chucanti Nature Reserve was created. Located in western Darien Province along the Panama Province frontier, a section of the Chucanti area originally allocated for logging was acquired to protect the remaining fauna and flora (Laurance, 2008). The goals for the creation of the Chucanti Nature Reserve include the protection of the mountains, the old growth forest, and the water sources of four rivers that play an integral role for both the human population and biodiversity of the region. An expedition to this remote location was necessary to carry out preliminary analyses of the primate populations in Chucanti, Darien. This was a vital preliminary objective for this unknown and remote zone in order to establish a long-term project for the future. Primate population studies in

large tracts of rainforests (i.e., Chucanti, Darien) are of utmost importance towards our understanding of primate behavior and habitat use within undisturbed continuous forests (Estrada *et al.*, 2004).

MATERIALS AND METHODS

STUDY AREA

The study area was the Chucanti Nature Reserve, Darien Province, Republic of Panama. It is located on the border between the Panama and Darien Provinces (08°47'16.5" N, 078°27'01.4" W) (Laurance, 2008). The highest point rises 1259 meters, with three km², and is the highest point of the "Serranía Maje", which is a mountain chain in the area. Annual temperatures are around 24-27.2 °C, with a precipitation of 1940.5 mm/year (Navas *et al.*, 2001). The habitat is submontane forest with characteristics of cloud forest with many epiphytes and bryophytes (Aizprúa, in prep). The flora could be calculated as involving some 1200 species of trees, with similar diversity with the South American flora and could be considered as a transition zone with the Central American Flora (Aizprúa, in prep). The preliminary study of the flora recognizes 128 species with 99 species of vascular plants, where the most abundant families are Rosaceae, Magnoliaceae, Gentianaceae, and Fabaceae.

Some common species of trees for this area are: *Anacardium excelsum*, *Bactris gasipaes*, *Calophyllum longifolium*, *Cedrela odorata*, *Genipa americana*, *Gustavia superba*, *Pachira quinata*, *Peltogyne purpurea*, *Podocarpus guatemalensis*, *Poulsenia armata*, *Socratea exorrhiza*, and *Tetragastris panamensis*. Some others species have been found not common for the rest of Panama: *Prunus* spp. (Rosaceae), *Talauma* cf. *sambuensis* (Magnoliaceae), and *Symbolanthus pulcherrimus* (Gentianaceae). Within the herbarium report, at least two species have the possibility to be new report to Panama and one is endemic (Aizprúa, in prep.).

The human population surrounding Chucanti is encroaching from the southwest, specifically from the Azuero Peninsula, which suffers from heavy deforestation and contains the highest number of cattle pastures in Panama (González, 2002). Thus, the Chucanti landscape appears as a large patch of forest surrounded by cattle pastures but still connected with massive vegetation. In addition, the population of Chucanti consists of two indigenous groups: the Wounaan are found along the southwestern side of the mountains (i.e., Cerro Chucanti),

while the Embera have settlements along the southeastern side.

TRIANGULATION CENSUS, DIRECT OBSERVATIONS, AND PRESENCE/ABSENCE RECORDING

We conducted our survey at the beginning of the rainy season (May 27-31, 2008) using two existing trails as transects of five km bordering the mountain at the top, and one more transect one km long, at the base of the mountain, following Rudran *et al.* (1996), and Ross and Reeve (2003). In conjunction, we also recorded primate vocalizations from the biological station and pre-established transects at the top, middle, and base of the Chucanti Hill (Estrada *et al.*, 2004).

Surveys were conducted at an average pace of one km/hour, repeating this twice between 10:00 to 17:00 h for each transect. The triangulation method consists of noting all primate vocalization data, recording the compass position and estimated perpendicular distance of the vocalization to the biological field station and/or transect. Whenever possible, we attempted to acquire direct observations of each group and collect social data (Milton, 1992; Estrada *et al.*, 2004, Aldrich *et al.*, 2006). These methods were employed every morning at 04:30 to 07:00 h and *ad libitum* thereafter.

We also collected information from the local rangers and the land owner of the Nature Reserve, which was demarcated five years ago, establishing background information for the area (Stoner, 1994). For each observed primate, we recorded the species, group size, and group composition (when possible).

We estimated the population density for each species by: $D_{pop} = n/A$, when n = sum of all individuals and A = the total surface area of the landscape (Rodríguez-Toledo *et al.*, 2003). For howler monkeys, we estimated the relative total population by multiplying the averages of the total individuals observed by the total number of observed groups, excluding those counted multiple times. For each group we recorded vocalizations and collected film, photos and GPS information, all of which have been donated to the Florida Museum of Natural History and the Vertebrates Museum of the University of Panama.

RESULTS

We detected three species of primates living in the Chucanti Natural Reserve, Darien, Panama: the black-headed spider monkey *A. f. rufiventris*, the Ecuadorian mantled howler

monkey *A. p. aequatorialis*, and the white-faced capuchin monkey *C. c. capucinus*. There are some anecdotal reports of Panamanian owl monkeys *Aotus zonalis* and Geoffroy's tamarin (or titi monkeys) *Saguinus geoffroyi*, but we were unable to confirm their presence during our survey (Table 1).

We estimated six subgroups of black-headed spider monkeys with an average of four individuals per subgroup (range: 1-13) via direct observations, and one large group by the triangulation method with an estimated two groups present in the area. Considering the entire subgroups share the same area within one km, we can predict that each group could be at least between 20-30 individuals, with at least 60 individuals of black-headed spider monkeys present in the area. Due to the valley shape of the nature reserve, we are confident in our vocalization triangulations from the entire landscape. Subgroups consisted of 28% adult male and 28% adult female, while juveniles made up 32% and infants 11% of each subgroup. The relative density of the black-headed spider monkey population was 2.9 groups/km² and 9.3 ind/km² within the Chucanti Natural Reserve.

Ecuadorian mantled howler monkey populations were assessed via vocalization/triangulation, estimating a total of six troops. Group structure was calculated based on the only troop directly observed, consisting of five individuals, calculating an average with other studies for the same subspecies: 19 ind/group at Barro Colorado Island, Panama (Milton, 1992), 11.3 ind/group in the Chorrera Watershed, Panama (Méndez-Carvajal, 2002), and 21.5 ind/group in the Colombian Chocó, Colombia (Ramírez-Orejuela and Sánchez-Dueñas, 2005). When analyses are combined, the result is 14.2 individuals per group. We used this average to estimate the total population of Chucanti, with a total area of three km². We calculated 85 individuals of mantled howler monkey, 28.4 ind/km², with a density of two groups/km². The detection of the howler and spider monkey groups was consistent through the recount every morning in similar locations/angles from the biological field station. These repetitious vocalizations each morning at sunrise and before the heavy rain allowed for ease when confirming their locations.

White-faced capuchin monkeys were observed just once during transects, foraging in the same tree as a group of black-headed spider monkeys and exhibiting no signs of agonism among the polyspecific group. A total of six white-faced capuchins were observed, the group structure

Table 1. Subgroups of black spider monkey *Ateles fusciceps rufiventris*, groups of howler monkey *Alouatta palliata aequatorialis*, and whiteface monkeys *Cebus capucinus capucinus*, reported at Chucanti Natural Reserve, Darien, Panama. Sg = Subgroup, T = Troop, AM = adult male, AF = adult female, J = juvenile, I = infant.

GROUPS	MA	AF	J	I	TOTAL	HIGH (m)	GLOBAL POSITION
<i>A. f. rufiventris</i>							
Sg1	1	1	2	1	5	716	08°46'61" N 78°27'61" W
Sg2	1	1		1	3	986	08°47'528" N 78°27'393" W
Sg3	1	1	1		3	749	08°47'22" N 78°27'4.5" W
Sg4	1				1	1,083	08°47'55.0" N 78°27'13.2" W
Sg5	1	1			2	1,146	08°48'14.5" N 78°27'8.6" W
Sg6	2	4	6	1	13	716	08°46'61" N 78°27'61" W
Solitary	1				1	1,100	08°48'14.5" N 78°27'8.6" W
Total	8	8	9	3	28		
Mean	1.1	1.6	3.0	1.0	4.0		
±SD	0.3	1.3	2.6	-	4.2		
GROUPS	MA	AF	J	I	TOTAL	HIGH (m)	GLOBAL POSITION
<i>A. p. aequatorialis</i>							
T1	2	1	2	0	5	880	08°47'358" N 78°27'84" W
T2							290°NW 1 km dist.
T3							30°NE 3 km dist.
T4							315°NW 3 km dist.
T5							210° SW 3.5 km dist.
T6							0°N 4 km dist.
GROUPS	MA	AF	J	I	TOTAL	HIGH (m)	GLOBAL POSITION
<i>C. c. capucinus</i>							
T1	2	2	1	1	6	850	08°47'528" N 78°27'393" W

consisting of two males, two females, one juvenile and one infant. The calculated density for the capuchins in the Darien forest is two ind/km² (0.3 groups/km²).

DISCUSSION

Our survey showed that black-headed spider monkeys' average subgroup size, four ind/subgroup, is similar to that presented in other species studied: *Ateles hybridus* in north Venezuela with an average of 3.5 ind/subgroup (Cordero-Rodríguez and Bjord, 2001), and *Ateles geoffroyi* at the El Tormento Reserve, Mexico with 4.6 ind/subgroup (Barrueta-Rath *et al.*, 2003). The subgroup structure was a family type with male, female and offspring. There were more than two occasions when we observed at least two of the identified subgroups in the area outside the transect line, and we made sure to avoid any recounting of a group by careful observation of their group composition. There was another large group at least four kilometers from the biological station that was impossible to count directly, and was only detected by strong vocalizations.

Thus, we consider at least the subgroups detected as part of one group, and the mountain group like the second one present at Chucanti. As has been described, group organization of *Ateles* genus is recognized as fission-fusion (Kinzey, 1997; Sussman, 2000; Di-Fiore and Campbell, 2007), and subgroups can comprise at least five different structural organizations (Carpenter, 1935). *Ateles f. rufiventris* obtained ~20-30 ind/group, average of group size for this species in our study, similar to group size averages obtained for *Ateles belzebuth* in Colombia with 18 ind/group (Klein and Klein, 1975), *Ateles geoffroyi* from Tikal National Park, Guatemala with 28 ind/group (Cant, 1977), *Ateles paniscus* with 18 ind/group in Surinam (van Roosmalen, 1985), *Ateles geoffroyi* with 27.1 ind/group from Quintana Roo, Mexico (Gonzalez-Kirchner, 1998), and *Ateles geoffroyi panamensis* with 23 ind/group counted in Barro Colorado Island, Panama (Méndez-Carvajal, pers. obs.).

We observed a higher density (9.3 ind/km²) than the population of *A. f. rufiventris* at Boca de Cupe, Darien, Panama (3.6 ind/km²) (Moreno-Ruíz, 2006). There is a high risk of group size underestimation due to the difficulties in counting each individual (Rowe, 1996) and the rarity of seeing an entire group at one time (Estrada *et al.*, 2004).

Within the general observations of these subgroups of *Ateles*, we can report two remarkable behaviors. First, their vocalizations were almost as frequent as howler monkeys, not only stimulated by human approach, but naturally

as part of their communication. Group songs could be repeated for more than four hours, with intervals of resting time; this behavior has not been reported for other species studied or observed in Panama due to the lack of research in extensive forest or high forest disturbance, which may be related with the vocalization frequency (*Ateles geoffroyi panamensis* at Barro Colorado Island, Panamá, and *Ateles geoffroyi azuerensis*, Azuero Peninsula, Panama) (Méndez-Carvajal and Ruiz-Bernard, 2009). Secondly, the territorial display of an adult female was very remarkable: she shook branches and jumped four to five times towards the observer. Both these behaviors have been reported for *Ateles* in forests that have experienced little disturbance and the last could be linked with hunting pressures experiences (Carpenter, 1935; Rowe, 1996; Di-Fiore and Campbell, 2007).

We detected a larger number of groups of Ecuadorian howler monkeys compared to similar studies with populations of *Alouatta pigra* and *Ateles geoffroyi* in Rio Lacantun, Chiapas, Mexico (Estrada *et al.*, 2004), as well as a larger group density per area (28.4 ind/km²), though this appeared to be in the normal range similar to the population of howler monkeys in Barro Colorado Island, Panama (27 ind/km²) (Carpenter, 1934), and Los Tuxtlas, Mexico (23.3 ind/km²) (Estrada, 1982). This relative abundance was greater than other studied populations of howler monkeys in Boca de Cupe, Darien, Panama, with results of 4.8 ind/km² (Moreno-Ruíz, 2006). Howler monkey density could be affected by ecological parameters such as rainfall, high altitude, food availability and quality, but most importantly by their habitat use history (Chapman and Balcomb, 1998).

We found lower densities of *C. c. capucinus*, 0.3 groups/km². Individuals of *C. c. imitator* are reported between 2-30 individuals per group (Oppenheimer, 1992); however, *Cebus* spp. is not restricted by forest type and have been reported to be ecologically opportunistic, in some cases including preferences for regeneration zones (Di-Fiore and Campbell, 2007). The population of *C. c. capucinus* found in Boca de Cupe, Darien, Panama, was larger in terms of relative abundance with 13.5 ind/km² (Moreno-Ruíz, 2006). Vegetation showed broad diversity and plenty potential food resources to support these primates populations, although the rate of deforestation could be increasing in the buffer areas of the reserve.

This survey confirms the presence of three subspecies of the five previously reported for the Darien zone. For example, *A. f. rufiventris* has been catalogued as Critically

Endangered due to a lack of basic information on them prior to this study, deforestation of habitat and hunting pressure (Rowe, 1996; IUCN, 2003; Groves, 2005). This subspecies was previously catalogued by the American Museum of Natural History as *Ateles dariensis*, collected in the Tapalisa zone, Darien Province, Panama (Anthony, 1916). Its endemism distribution ranges between eastern Panama and western Colombia (Groves, 2005). The specimens observed at that time used to be common for the area, but at the moment the black-headed spider monkey has been under increasing pressure from hunting.

Direct interviews with an indigenous guide at Chucanti, coming from the Embera ethnicity, confirmed that these monkeys are one of their favorite dishes served as special food in festivities. It is difficult to estimate how many spider monkeys they kill per event at the indigenous villages. Local preferences concerning the monkey focus on the biceps, triceps, pectorals and the brain (David Menguisama, pers. comm.).

Additionally, there is a lot of logging activity in Darien. Another endemic subspecies shared between Panama, Colombia and Ecuador is *A. p. aequatorialis* which is recognized as of Least Concern by IUCN (2003), but locally Vulnerable in Colombia (DeFler, 2003). In Panama, this primate has been the most studied species; however, the majority of these studies are confined to the isolated forest of Barro Colorado Island. Realistically, the situation of this species may be much dire, involving partial extinction to the east of the Panama Canal Watershed. They are sometimes hunted by the indigenous people, and have been hunted by American and Panamanian military in the past, during jungle training activities between 1940 to 1990. Lastly, *C. c. capucinus* is considered at Lower Risk (Groves, 2005). It was considered a typical species found in the Darien by Anthony (1916), however, this is a subspecies that is not well reported and more studies are needed.

CONSERVATION

Among the environmental problems that Darien Province currently faces, we must mention a high and uncontrolled deforestation at industrial levels year-round. Land is then sold to establish cattle pastures or private farms. This is also accompanied by the indiscriminate hunting activities by poachers, and in some areas the situation is critical in terms of bush meat traffic, mostly near the Colombian border and coasts. The Chucanti Nature Reserve is becoming one of the few areas in the Darien Province that is now under protection by the landowner and should

be considered a safe place to conduct long-term scientific research.

ACKNOWLEDGEMENTS

Special thanks to Guido Berguido, who encourage us to visit Chucanti, and Rafael Aizprúa for his contribution of botanical information. To Ivelisse Ruiz-Bernard and David Menguisama for their support in the field. To Jennifer Castro for filming and including this trip on her nationally televised program “Naturalmente”, helping to promote the conservation of our forests in Panama. Thanks to the donors that have been supporting the Chucanti Nature Reserve, to conserve this natural paradise that still survives in the middle of the increasing deforestation in Darien Province. Thomas and Tanya Gross as well as an anonymous supporter for funding some of the land purchases. Thanks to the staff at the Chucanti Nature Reserve: Jesús Rodríguez, Luis Berrugate, Orlando Solis, Jesús Pérez, for their hard work in building the biological station and maintaining the trail system. Special thanks to Diana Marsilio, Katie Hall and Timothy Eppley for helping with the English proofing and relevant contribution to the manuscript.

LITERATURE CITED

- Aldrich, B. C., L. Molleson and A. Nekaris. 2006. Vocalizations as a conservation tool: an auditory survey of the Andean titi monkey *Callicebus oenanthe* Thomas, 1924 (Mammalia: Primates: Pitheciidae) at Tarangue, Northern Peru. *Contributions to Zoology* 77(1): 1-6.
- Anthony, H. E. 1916. Panama mammals collected in 1914-1915. *American Museum of Natural History*. 35(20): 357-376.
- Barrueta-Rath, T., A. Estrada, C. Pozo and S. Calmé. 2003. Reconocimiento Demográfico de *Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi*, en la Reserva El Tormento, Campeche, México. *Neotropical Primates* 11(3): 163-167.
- Carpenter, C. R. 1934. A field study of the behavior and social relations of howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Comp. Psychol. Monogr.* 10: 1-168.
- Carpenter, C. R. 1935. Behavior of red spider monkeys in Panama. *Journal of Mammalogy* 16(3): 171-180.
- Chapman, C. A. 1990. Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. *Behavioral Ecology Sociobiology* 26: 409-414.

- Chapman, C. A. and S. R. Balcom. 1998. Population characteristics of howlers ecological conditions or group history. *International Journal of Primatology* 19(3): 385-403.
- Cordero-Rodríguez, G. A. and H. J. Biond. 2001. Distribution and conservation of the Spider Monkey (*Ateles hybridus*) in the Coastal Range of North Venezuela. *Neotropical Primates* 9(1): 8-11.
- Defler, T. R. 2003. *Primates de Colombia. Conservación Internacional Colombia*, Bogotá, D.C. 547 p.
- Di Fiore, A. and C. J. Campbell. 2007. The Atelines: variation in ecology, behavior, and social organization. *In: Campbell, C. J., A. Fuentes, G. Mackinnon, M. Panger and S. Bearder (eds.). Primates in perspective.* Oxford University Press, New York. pp. 155-185.
- Estrada, A. 1982. A survey and census of howler monkey (*Alouatta palliata*) in the rain forest of "Los Tuxtlas" Veracruz, Mexico. *American Journal of Primatology* 7: 133-137.
- Estrada, A., S. Van Belle and Y. García del Valle. 2004. A survey of Black Howler (*Alouatta pigra*) and Spider Monkey (*Ateles geoffroyi*) Monkey Along the Río Lacantún, Chiapas, Mexico. *Neotropical Primates* 12(2): 70-75.
- González-Kirchner, J. P. 1998. Group size and population density of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Muchucux Forest, Quintana Roo, Mexico. *Folia Primatológica* 9: 260-265.
- González, D. E. 2002. Estado Actual de la Información Forestal de Panamá. Consultoría Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). Roma, Italia. 13p.
- Groves, C. 2005. Order Primates. *In: Wilson, D. E. and D. M. Reeder (eds.). Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference.* The Johns Hopkins University Press. Baltimore, USA. 2142 p.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). 2003. 2003 IUCN Red List of Threatened Species. IUCN Species Survival Commission. Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Kinzey, W. 1997. *Ateles.* *In: Kinzey, W. G. (ed.). New World Primates, ecology, evolution and behavior.* Aldine de Gruyter. New York, USA. pp. 192-199.
- Klein, L. L. and D. J. Klein. 1976. Neotropical Primates: aspects of habitat usage, population density and regional distribution in La Macarena, Colombia. *In: Thorington, R. W. Jr. and P. G. Heltne (eds.). Neotropical Primates: field studies and conservation.* National Academy of Sciences. Washington DC. USA. pp. 70-78.
- Laurance, W. F. 2008. Adopt a Forest. *Biotropica* 40(1): 3-6.
- Méndez-Carvajal, P. G. 2002. Diversidad de mamíferos en cuatro tipos de hábitat dentro de la Cuenca del Canal. Las Pavas-Chorrera, Panamá. Ecoforest (Panamá) S. A. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. 88 p.
- Méndez-Carvajal, P. G. and I. Ruiz-Bernard. 2009. Estudio poblacional del mono araña de Azuero (*Ateles geoffroyi azuerensis*), Península de Azuero, Panamá. *Tecnociencia* 11(1): 29-44.
- Milton, K. 1992. Calidad dietética y regulación demográfica de una población de monos aulladores *Alouatta palliata*. *In: Leigh E. G. Jr., A. S. Rand and D. M. Winsor (eds.). Ecología de un bosque tropical.* Smithsonian Tropical Research Institute. Panamá. pp. 357-373.
- Moreno-Ruiz, R. S. 2006. Parámetros poblacionales y aspectos ecológicos de los felinos y sus presas en Cana, Parque Nacional Darién, Panamá. Maestría en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 135 p.
- Oppenheimer, J. R. 1992. *Cebus capucinus*: ámbito doméstico, dinámica de población y relaciones interespecíficas. *In: Leigh E. G. Jr., A. S. Rand and D. M. Winsor (eds.). Ecología de un bosque tropical.* Smithsonian Tropical Research Institute. Panamá. pp. 337-356.
- Porter, J. A. and M. D. Young. 1970. *Plasmodium vivax*, infections in the spider monkeys, *Ateles fusciceps* and *Ateles geoffroyi*. *The Journal of Parasitology* 56(3): 426-430.
- Ramírez-Orejuela, C. and I. Sánchez-Dueñas. 2005. Primer Censo del Mono Aullador Negro (*Alouatta palliata aequatorialis*) en El Chocó Biogeográfico Colombiano. *Neotropical Primates* 13(2): 1-7.
- Rodríguez-Luna, E., L. Cortés-Ortiz, R. Mittermeier and A. Rylands. 1996. Plan de Acción para los Primates Mesoamericanos: Grupo Especialista de Primates-Sección Neotropical. Xalapa, Veracruz, México. 102 p.
- Ross, C. and N. Reeve. 2003. Survey and census methods: population distribution and density. *In: Setchell, J. M. and D. J. Curtis (eds.). Field and Laboratory Methods in*

- Primate. Cambridge University Press. UK. pp. 90-109.
- Rowe, N. 1996. The pictorial guide to the living primates. Pogonias Press. Charlestown, Rhode Island. 263 p.
- Rudran, R., T. Kunz, C. Southwell, P. Jarman and P. Smith. 1996. Observational techniques for nonvolant mammals. *In*: Wilson, D. E., F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran and M. Foster (eds.). Measuring and monitoring biological diversity, standard methods for mammals. Smithsonian Institution Press. Washington D. C. and London. pp. 81-114.
- Samudio, R. Jr. 2002. Mamíferos de Panamá: *In*: Ceballos, G. and J. Simonetti (eds.). 2002. Diversidad y conservación de los mamíferos neotropicales. México, D. F. pp. 415-451.
- Stoner, K. E. 1994. Population density of the Mantled Howler Monkey (*Alouatta palliata*) at La Selva Biological Reserve, Costa Rica: a new technique to analyze census data. *Biotropica* 26(3): 332-340.
- Sussman, R. W. 2000. Primate ecology and social structure: New World Monkeys. Needham Heights. Washington University, Pearson Custom Publishing. USA. 207 p.
- Vargas, J. 2005. Situación del águila arpía. *Oikos* 1: 14-19.
- Van Roosmalen, M. G. M. 1985. Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus paniscus* Linneus 1758) in Suriname. *Acta Amazónica* 15: 1-238.
- Velasquez-Runk, J. and J. Dalling. 2001. La artesanía de la tagua y el cocobolo en las comunidades Wounaan y Emberá de Darién. *In*: Heckadon-Moreno, S. (ed.). Panamá: Puente Biológico. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. Imprelibros S. A. Panamá. pp. 260.

ÁMBITO DE HOGAR Y ACTIVIDAD CIRCADIANA DEL OCELOTE (*Leopardus pardalis*) EN LA ISLA DE BARRO COLORADO, PANAMÁ

HOME RANGE AND CIRCADIAN ACTIVITY OF OCELOTS (*Leopardus pardalis*) IN BARRO COLORADO ISLAND, PANAMA

*Ricardo Moreno^{1,2}, Roland Kays^{1,3,4}, Jacalyn Giacalone-Willis^{1,5}, Enzo Aliaga-Rossel⁶, Rafael Mares^{1,7} y Aida Bustamante²

¹Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. Unit 9100 Box 0948, DPO AA34002-9998, USA. ²Yaguará. Investigación y Conservación de Vida Silvestre. Apdo 67-8203, Puerto Jiménez, Golfito, Puntarenas 60702, Costa Rica. ³NC State University, Department of Forestry and Environmental Resources, Raleigh, NC 27695, USA. ⁴NC Museum of Natural Sciences, 11 West Jones Street, Raleigh, NC 27601. ⁵College of Sciences and Mathematics, Montclair State University, Montclair, NJ 07043 USA. ⁶Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés. Calle 27 y Andrés Bello s/n Cota, La Paz, Bolivia. ⁷Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Campus Harmodio Arias Madrid, Universidad de Panamá. República de Panamá, Panamá

Autor de correspondencia: morenors@si.edu

Fecha de recepción: 2 de mayo de 2012 - Fecha de aceptación: 15 de noviembre de 2012

RESUMEN. Por ser una especie elusiva, se conoce muy poco de los ocelotes (*Leopardus pardalis*) en vida silvestre. Este estudio determina el ámbito de hogar y actividad circadiana de este felino en la Isla de Barro Colorado (IBC), Panamá. Esta isla presenta un bosque húmedo tropical lluvioso. Utilizando trampas cajas de madera y Tomahawk, entre julio de 2001 y mayo de 2004 se capturaron 15 ocelotes, y otros tres en el año 2009. Una vez capturados, fueron sedados y se les colocaron collares con frecuencia VHF, mientras que a los capturados en 2009 se les colocaron collares GPS. Por otro lado, para obtener datos confiables en la interpretación de los datos, y conseguir información adicional de individuos sin collares se utilizaron cámaras-trampas. El ámbito de hogar promedio de los ocelotes, obtenido por radio-telemetría fue de 3.48 km² (DE: 3.17) para machos y 1.48 km² (DE: 0.65) para hembras, aunque un macho adulto utilizó un área de 9 km². Los machos recorrieron diario en promedio 1.15 km y las hembras 0.7 km. Por medio de la telemetría y las cámaras trampa, se resalta la actividad principalmente nocturna (Nocturno = 63.2%; Diurno = 36.8%). Nuestros resultados son similares a otros estudios, sin embargo, se sugiere que los ocelotes de la IBC tienen ámbitos de hogar más pequeños por la alta disponibilidad de alimento y además por la alta densidad de hembras dentro de los ámbitos hogareños de los machos.

Palabras clave: ámbito de hogar, radio-telemetría, cámaras- trampa, ocelote, manigordo, Barro Colorado, Panamá.

ABSTRACT. Because ocelots (*Leopardus pardalis*) are elusive species in the wild, little is known of them. This study determines the home range and circadian activity of this feline in the Barro Colorado Island (BCI), Panama. This island has a wet tropical rainforest. Using wooden box traps and Tomahawk traps, between July 2001 and May 2004 15 ocelots were captured, and three other ocelots in 2009. Once captured, they were sedated and VHF collars were fitted, for the ones captured in 2009 we fitted GPS collars. Camera-traps were used to get additional information from individuals without collars and a more reliable data interpretation. The average home range of ocelots, obtained by radio-telemetry was 3.48 km² (DE: 3.17) for males and 1.48 km² (DE: 0.65) for females, although an adult male used an area of 9 km². Males traveled on average 1.15 km per day and females 0.7 km. Through telemetry and camera traps, we found that ocelots were primarily nocturnal (Night = 63.2%; Day = 36.8%). Our results are similar to other studies; however, they suggest that BCI ocelots have smaller home ranges due to the high availability of food and also by the high density of females within the home ranges of males.

Key words: home range, radio-telemetry, camera traps, ocelot, manigordo, Barro Colorado, Panama.

INTRODUCCIÓN

Los felinos son considerados como buenos indicadores de la calidad del hábitat, además de ser especies clave para la conservación de ecosistemas (Miller y Rabinowitz, 2002). Por ser especies elusivas, aún se conoce muy poco sobre los felinos Neotropicales, por este motivo, es necesario generar información para conocer más a fondo sus requerimientos ecológicos, su comportamiento y su rol como controladores de poblaciones (Aliaga-Rossel *et al.*, 2008), además de poder generar buenas estrategias de conservación (Schaller, 1996; Caro, 1998; Miller y Rabinowitz, 2002). Jaguares (*Panthera onca*), pumas (*Puma concolor*) y ocelotes (*Leopardus pardalis*) son depredadores eficientes, controlando eficientemente

El ocelote, llamado “manigordo” en Panamá, es un felino Neotropical mediano, con amplio rango de distribución que se extiende desde el sur de los Estados Unidos hasta Argentina y Paraguay (Sunquist y Sunquist, 2002; Moreno *et al.*, 2006), habitando gran variedad de ecosistemas, desde bosque húmedo y seco tropical hasta zonas de manglares, áreas inundables y desérticas (Schaller, 1996).

Si bien, la información sobre la ecología de los ocelotes se ha incrementado en las últimas décadas, aún es necesario el conocer sobre la dinámica e interacción con sus presas y otros depredadores en los ecosistemas donde habitan. Se considera que la tecnología es importante para facilitar los estudios de estas esquivas especies, utilizando técnicas

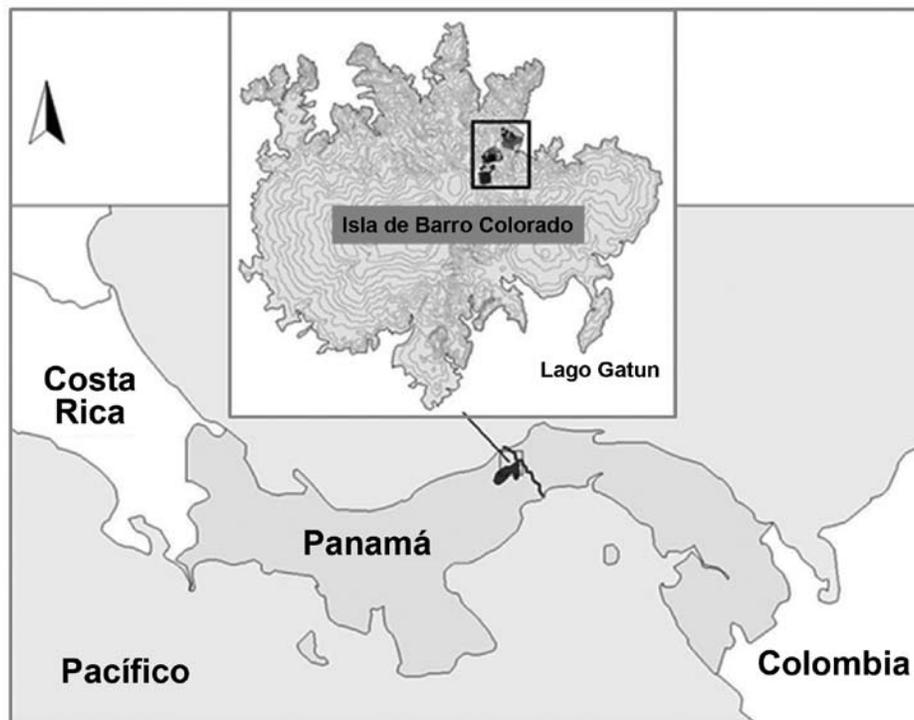


Figura 1. Área de estudio. Se aprecia la Isla de Barro Colorado, ubicada dentro de la zona del Canal de Panamá y dentro del recuadro está el área de los laboratorios (Elaborado por E. Aliaga-Rossel y R. Moreno, 2011).

poblaciones de roedores y ungulados, los que a su vez son dispersores y depredadores de semillas, siendo esta interacción la que contribuye directamente a la diversidad de los bosques tropicales (Terborgh *et al.*, 1999; Aliaga-Rossel *et al.*, 2008).

de telemetría convencional y satelital, además del uso de técnicas moleculares entre otras (Emmons, 1988). En esta investigación se utilizó radio-telemetría y cámaras-trampa para determinar el ámbito de hogar y actividad circadiana de los ocelotes en la Isla de Barro Colorado, para contribuir con los esfuerzos de conservación e incrementar el conocimiento de esta especie.

MATERIAL Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se realizó en la Isla de Barro Colorado (IBC), 9°9'N, 79°51'W), que forma parte del Monumento Natural de Barro Colorado (5,500 ha, Leigh, 1999). Es una isla formada en 1914, cuando se represó el Río Gatún como parte del trabajo para la creación del Canal de Panamá (Figura 1). La distancia mínima entre la IBC y tierra firme es de 200 m, sin embargo, en estación seca, al bajar el nivel del canal, pequeñas islas y árboles muertos sobresalen o quedan expuestos y reducen la distancia con la isla. El tipo de hábitat es de un bosque tropical húmedo, con una precipitación anual de 3,000 mm aproximadamente (Moreno y Giacalone, 2006). Mayor detalle y descripciones se pueden encontrar en Leigh *et al.* (1990).

CAPTURA Y OBSERVACIÓN DE LOS OCELOTES

Para la captura de los ocelotes, se utilizaron 10 trampas-caja de madera (105x40x35 cm) y 16 trampas Tomahawk (medidas para lince y mapaches), en donde como carnada o atrayente se emplearon pollos vivos (Ludlow y Sunquist, 1987; Emmons, 1988; Martínez-Meyer, 1997). Las 10 trampas-caja hechas de madera y las Tomahawk se ubicaron en senderos ya establecidos en IBC o cerca de ellos, porque se conoce que los ocelotes los utilizan frecuentemente (Emmons, 1988; De la Rosa y Nocke, 2000; Moreno, obs. pers.). Las trampas se revisaron periódicamente por espacios de 6, 10 y 15 días continuos cada vez que fueron abiertas para las capturas.

Una vez capturados, los ocelotes fueron sedados con una mezcla de clorhidrato de ketamina (10 mg/kg) y clorhidrato de xilocaína (0.2 mg/kg) (López del Buen y Aranda, 1986; Martínez-Meyer, 1997). Las capturas siempre fueron supervisadas por un Veterinario de vida silvestre. Inmediatamente se tomaron medidas del largo del cuerpo, cola, antebrazo de las patas delanteras, oreja y peso en kg. Se verificó el sexo, condición reproductiva y la edad. Las categorías de edad fueron divididas en adultos, subadultos y juveniles, basados en análisis de muestras de sangre de cada individuo, la talla y características dentales (Laack, 1991; Mares *et al.*, 2008). Posteriormente, se les colocó radio collares VHF de la marca ATS (Advanced Telemetry System: peso 78- 121 g) y Telemetry Solution (solo para machos: peso 168 g).

Los radio collares estaban equipados con sensores de actividad, en donde el pulso cambiaba con base en la velocidad en que el animal se movía (p.e., si corría, las

pulsaciones eran rápidas). Se utilizaron antenas Yagi de tres elementos con receptores de banda ancha y también antenas tipo H con un receptor de la marca Yaesu, el cual contaba con un amplificador de recepción de la señal, con lo que se obtiene un mejor resultado a la hora de localizar los animales en el campo.

Las localizaciones de los ocelotes se obtuvieron por triangulación, utilizando los senderos establecidos en IBC, con marcas cada 100 metros, también se realizaron triangulaciones desde un bote de 12 pies de longitud con un motor fuera de borda utilizando un GPS Garmin Plus II. Es importante mencionar que desde tierra firme se logró localizar a los ocelotes a distancias de aproximadamente 100 a 400 metros, mientras que desde el bote fue entre 800 a 1,250 metros. En algunas ocasiones se utilizó un avión ultraligero para detectar animales fuera de rango o “perdidos”.

Cuando fue posible, se siguió de cerca a cada individuo, a una distancia de 15 a 50 metros, marcando la posición con GPS. También se siguieron en periodos de 6-8-12 h por una o dos personas. El horario del muestreo nocturno fue realizado entre las 18:59 a 06:59 h. Mientras que para los registros de la actividad circadiana se registraron datos cada 15 minutos. Para estimar el ámbito hogareño se utilizaron los datos de las localizaciones de cada 6 h (basado en las observaciones personales de R. Moreno, quien ha registrado que los ocelotes pueden cruzar la isla en este periodo de tiempo).

Muchas observaciones fueron directas, debido a que después de algunos meses se observó que los ocelotes con radio-collares cuyo ámbito de hogar incluía parte de los laboratorios de IBC, estaban acostumbrados a la presencia de personas, y no mostraron señales de perturbación.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para los análisis, los datos se tabularon en una matriz en la hoja de cálculos Excel, para el análisis espacial y de ámbito hogareño los datos se exportaron al programa Arc view 3.3. Para determinar el área del polígono mínimo convexo (PMC) se utilizó el método modificado de Horn (1947). Los cálculos de los ámbitos hogareños y movimientos espaciales se sobrepusieron en un mapa de IBC. Para determinar las posibles diferencias en el ámbito hogareño de machos y hembras se utilizó una prueba de t. Por otro lado, entre los años 2001 a 2003, el ámbito hogareño mínimo de dos machos y dos hembras sin collares fue determinado por trampas cámaras (© Camtrackker, camtrack South Inc.)

Tabla 1. Tamaño del ámbito hogareño, peso y distancias recorridas por los ocelotes en la Isla de Barro Colorado (IBC), Panamá.

INDIVIDUOS (CÓDIGO DE NOMBRES)	SEXO	PESO	EDAD	LOCALIZACIONES	100% MCP (km ²)	95% MCP	MOVIMIENTOS PROMEDIO (km/ NOCHE)
		(kg)		n			(Min-Max)
Bob	M	15.8, 18.6	Adulto+	144	9.67	7.18	2.10 0.03- 6.40
Bar	M	12.3	Adulto	45	3.00	2.36	1.30 0.21- 2.40
Geo	M	11.5	Adulto	22	3.69		-
Isa	M	10.3,11.3	Subadulto	126	2.88	1.92	0.73 0.04- 3.0
Enc	M	8.9, 9.7	Subadulto	196	1.32		0.79 0.09- 1.90
Mot	M	13	Adulto	19	1.77		-
But**	M	11.2	Subadulto				
Yar	F	12.6, 12.3	Adulto+	55	1.79	1.20	0.78 0.50- 1.20
Fra	F	10	Adulto	150	2.27	2.07	0.95 0.13- 2.42
Man	F	9	Adulto-	91	0.79		0.56 0.02- 2.01
Ore	F	8.2	Adulto+	66	0.83	0.55	0.49 0.17- 1.47
Est	F	10.2	Adulto	61	1.70		-
Sen	F	11.5	Adulto-				-
Dar	F	9.6	Adulto				-
Lou	F	8.2	Subadulto				-
Ele*	F	7.3	Juvenil				-
Ana**	F	11.5	Adulto				-
Lis**	F	10.5	Adulto				-
Todos: media (DE)		11.3 (2.3)		89(39)	2.57 (2.51)		
Machos: media (DE)		12.9 (2.5)		92(73)	3.48 (3.17)		
Hembras: media (DE)		10.1 (1.4)		85(39)	1.48 (0.65)		
Diferencias por sexo (prueba t solo adultos)		p = 0.03			ns		

*Ocelote Juvenil sin collar

**ocelotes equipados con collares GPS en 2009. Estos no entran en el análisis de ámbito hogareño y peso)

Adulto+ significa que el individuo es mayor a los 10 años de edad

ns: no significativo

(Moreno y Giacalone, 2006) e identificación de huellas en trampas de lodo, que fueron revisadas todos los días y además comparadas con las fotos de los individuos fotografiados (Aranda, 2000). Finalmente, para determinar las diferencias en los patrones de actividad circadiana, se utilizó el test de Chi-cuadrado.

en las noches distancias de 1.15 km en promedio ($n = 79$), con un máximo de 3.76 km y un mínimo de 0.03, y un registro extremo de un macho (Figura 2) que se desplazó 6.4 km (Tabla 1). Las hembras adultas recorrieron por las noches un mínimo de 0.02 km y un máximo de 2.4 km (promedio 0.7 km, $n = 93$) (Tabla 1). Mientras que los dos

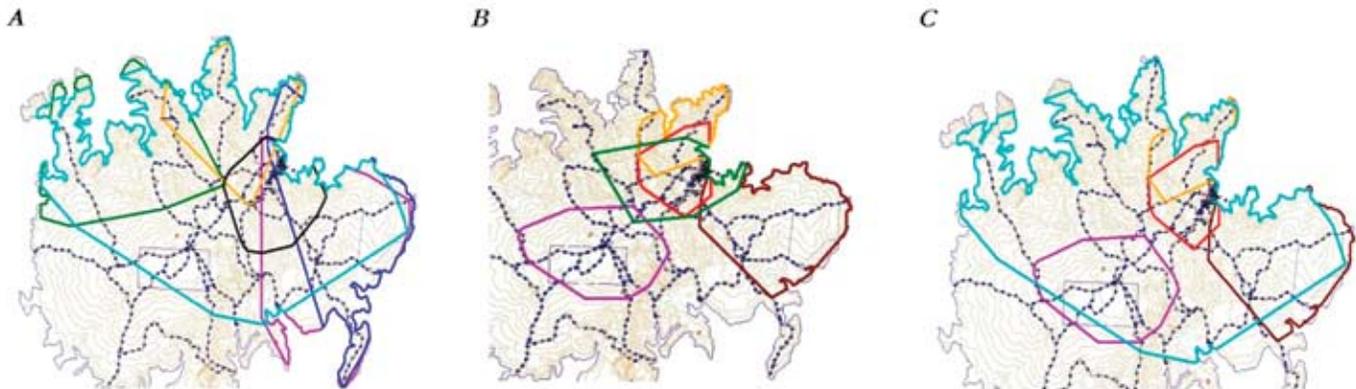


Figura 2. Ámbitos hogareños y distribución espacial de ocelotes con radio collares estudiados en la Isla de Barro Colorado (IBC). Basado en radiotelemetría Polígono Mínimo Convexo 100%. A) Machos: Color celeste = Bob; negro = Enc; verde = Bar; naranja = Mot; morado = Geo; azul = Isa. B) Hembras: morado = Yar; verde = Est; chocolate = Fra; rojo = Ore; naranja = Man. C) Cuatro hembras adultas (naranja = Man; rojo = Ore; chocolate = Fra; morado = Yar) dentro del área del macho Bob (línea de color celeste).

RESULTADOS

Entre julio de 2001 a mayo del 2004 se capturaron 15 ocelotes ($H = 9$; $M = 6$) y en el 2009 tres más ($H = 2$; $M = 1$) (Tabla 1). Los movimientos y actividad circadiana se monitorearon en 10 individuos en un periodo de tres a 19 meses. Los otros individuos presentaron datos insuficientes para los análisis.

ÁMBITOS HOGAREÑOS Y MOVIMIENTOS ESPACIALES

En total se obtuvieron 522 localizaciones independientes para machos y 423 para hembras. Se determinó que el ámbito hogareño utilizando el polígono mínimo convexo, de cinco machos adultos y este fue de 3.48 km² (DS: 3.17), sin embargo, uno de los machos utilizó un área de 9.67 km². Para cinco hembras adultas las áreas que utilizaron fue de 1.48 km² (DS: 0.65) (Tabla 1). Con las cámaras trampa se determinó que dos machos adultos sin radio collar se movieron en un área promedio de 5.98 km² y dos hembras adultas en una de 1.02 km². Los machos adultos viajaron

machos subadultos se desplazaron un mínimo de 0.9 km y un máximo de 1.9 km (promedio 0.7 km: $n = 38$).

ACTIVIDAD CIRCADIANA

En base a 1,808 observaciones (machos = 1,068; hembras = 740), se obtuvo mayor actividad principalmente durante la noche (63.2%) que durante el día (36.8%) (X^2 , $df = 3$, $p < 0.001$) (Figura 4). Los individuos subadultos fueron más activos en las horas del día (41% del tiempo), que hembras y machos adultos. Por otro lado, las cámaras trampa también presentan la misma tendencia de actividad principalmente nocturna ($n = 401$ fotos) (X^2 , $df = 2$, $p < 0.01$).

DISCUSIÓN

Existen estudios en varios países que han aportado al conocimiento de la ecología y el comportamiento de los ocelotes en vida silvestre utilizando la radio telemetría, con las dificultades que esta técnica implica, como por ejemplo la captura de los animales, el rastreo, o del alto costo del equipo (Ludlow y Sunquist, 1987; Emmons,



Figura 3. Fotografías de dos ocelotes machos captados con cámaras-trampa en la Isla de Barro Colorado (IBC). Fotos A y B es el mismo individuo (Bob), foto B muestra a Bob con radio-collares. En la foto C (Vag), se observa con patrones de machas diferentes a Bob (fotos cortesía de J. Giacalone-Willis y G. Willis).

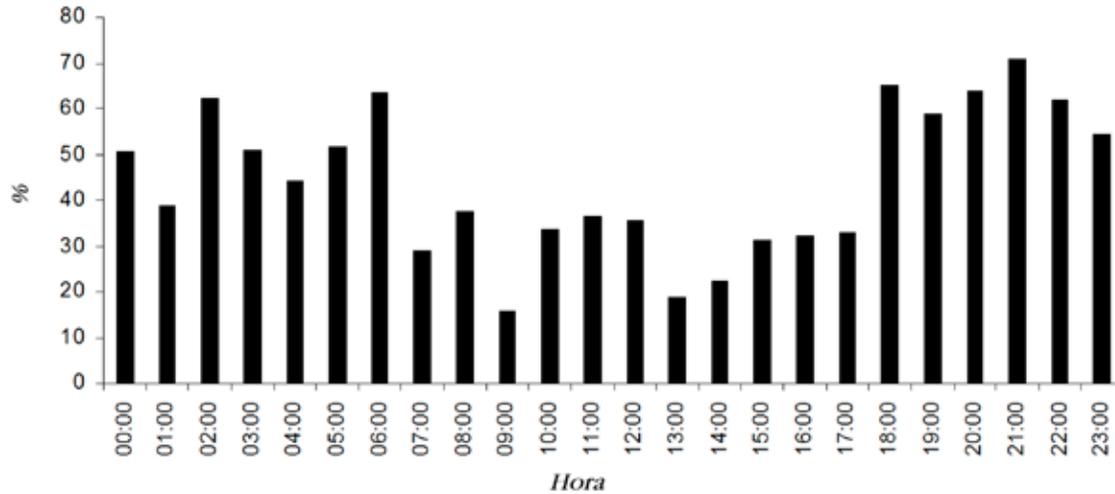


Figura 4. Actividad circadiana de los ocelotes en la Isla de Barro Colorado, Panamá (1,808 localizaciones, basada en radio telemetría).

1988; Konecny, 1989; Laack, 1991; Martínez-Meyer, 1997; Dillon y Kelly, 2008; Maffei y Noss, 2008). Este estudio constituye la primera experiencia que utiliza esta técnica en Panamá con felinos silvestres.

ÁMBITOS HOGAREÑOS Y MOVIMIENTOS

Los machos tienen necesidades ecológicas diferentes y deben cubrir el ámbito de hogar que es más amplio que el

de las hembras (Sunquist y Sunquist, 2002). Los ámbitos de hogar de los machos con buen número de presas por área y con un ámbito grande, va a tener mayor influencia en la cantidad de hembras que hay dentro de estas zonas. Mientras que el área para las hembras debe tener disponibilidad de alimento y buenos sitios para poder criar su descendencia (Martínez-Meyer, 1997). Un mayor tamaño en el área implica que los machos adultos viajan

Tabla 2. Promedio de tamaños de ámbitos hogareños de ocelotes en diferentes áreas de su distribución en América obtenidos con radio telemetría, utilizando el método del Polígono Mínimo Convexo al 100%.

MACHOS (km ²)	HEMBRAS (km ²)	PAÍS/ESTADO	AUTOR Y AÑO
17.67	11.04	Texas	Tewes, 1986
6.25	2.87	Texas	Laack, 1991
8.12	9.60	México	Caso, 1994
5.23	5.68	México	Martínez-Meyer, 1997
-	14.68	Belice	Konecny, 1989
19.73	18.37	Belice	Dillon y Kelly, 2008
3.48	1.48	Panamá	Este artículo
10.20	3.40	Venezuela	Ludlow y Sunquist, 1987
5.90	1.60	Perú	Emmons, 1988
-	0.85	Brasil	Schaller, 1976
3.94	2.85	Bolivia	Noss y Maffei, 2008
38.8	17.40	Brasil/Argentina	Crawshaw, 1995

distancias mayores que hembras y subadultos. Este patrón en el desplazamiento de la especie en donde el de los machos es mayor al de las hembras también fue observado en Belize y Costa Rica (Dillon y Kelly, 2008; Bustamante *et al.*, 2011).

Los ámbitos de hogar (PMC) de los ocelotes en IBC, son los más pequeños reportados en la literatura (Tabla 2). Este menor tamaño y alto traslape en las hembras puede ser causado por la gran densidad de ocelotes, y puede ser una respuesta a la alta disponibilidad y densidad de presas que hay en IBC (Wright *et al.*, 2000; Aliaga-Rossel *et al.*, 2008; Moreno y Bustamante, 2009). Esta menor área en el ámbito de hogar de los ocelotes en IBC también influye en sus recorridos y no necesitan recorrer largas distancia para encontrar sus presas o a las hembras en el caso de los machos. Dillon y Kelly (2008) también indican que los machos comparten el área con varias hembras, pero con mayor traslape con una, mientras que con otras hembras el traslape es menor.

ACTIVIDAD CIRCADIANA

Basados en los dos métodos empleados, los ocelotes en IBC presentaron actividad principalmente nocturna, lo cual es similar a lo registrado en otras investigaciones (*telemetría*: Ludlow y Sunquist, 1987; Emmons, 1988; Martínez-Meyer, 1997; Maffei y Noss, 2008. *Cámaras trampa*: Maffei *et al.*, 2005; Di Bitetti *et al.*, 2006; Bustamante, 2008; Goulart *et al.*, 2009; Moreno y Bustamante, 2009). Lo anterior apoya los estudios que indicaron que los patrones de actividad de los ocelotes no solo dependen del tamaño del área de actividad, sino también de la actividad de sus presas (Ludlow y Sunquist, 1987). Sin embargo, la actividad circadiana con base en telemetría fue más precisa por mostrar mayor evidencia de movimientos (actividad) diurnos en los ocelotes, que los datos de cámaras trampa no pudieron recabar. En IBC las principales presas son el “ñeque” (*Dasyprocta punctata*, principalmente diurno) y la “rata semiespinosa” (*Proechymis semiespinosus*, principalmente nocturno) (Moreno *et al.*, 2006). Con base en la radio-telemetría, se determinó que los ocelotes tienen la capacidad de depredar a los ñeques a cualquier hora del día y de la noche, aunque los ñeques fueron depredados al oscurecer o en la madrugada (horas crepusculares) (Aliaga-Rossel *et al.*, 2006). Emmons *et al.* (1989) consideran que el ocelote caza cuando no hay luz, ya que la luz reduce su capacidad de acercarse sigilosamente a su presa. Sin embargo, en el Pantanal, Brasil, Crawshaw y Quigley (1995) registran altos patrones de actividad diurna en el ocelote. La mayoría de

los gatos están muy bien adaptados a moverse de día como de noche y aprovechan la vegetación densa para camuflar sus movimientos (Sunquist y Sunquist, 2002).

CONCLUSIÓN

El ámbito de hogar de los ocelotes de IBC es mucho menor que los registrados en la literatura. Esto implica mayor densidad de ocelotes y por lo tanto gran traslape entre los ámbitos de hogar de los diferentes residentes de la isla. La actividad registrada de los ocelotes fue mayormente nocturna, aunque puede observarse actividad diurna. El ámbito hogareño, los movimientos y la actividad circadiana de los ocelotes en IBC parece estar muy correlacionado con la disponibilidad de alimento (alta densidad de presas), lo que a su vez influye en las interacciones ecológicas de la especie. Se resalta que todo tipo de información ecológica de los ocelotes y otras especies de felinos es relevante para su manejo y conservación.

El emplear diferentes métodos de forma simultánea, es una manera de optimizar los resultados y de generar información ecológica más precisa. Por lo tanto, es necesario obtener este tipo de datos científicos, para que puedan ser aplicados en los modelos y estrategias de conservación. El utilizar la información científica en beneficio de las comunidades y la especie es un factor clave en la conservación actual y a futuro.

LITERATURA CITADA

- Aliaga-Rossel, E., R. Moreno, R. W. Kays y J. Giacalone. 2006. Ocelot (*Leopardus pardalis*) predation on Agoutis (*Dasyprocta punctata*). *Biotropica* 38(5): 691-694.
- Aliaga-Rossel, E., R. W. Kays y J. M. Fragoso. 2008. Home range use by Central American agoutis (*Dasyprocta punctata*) on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 24: 367-374.
- Aranda, S. J. M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Instituto de Ecología, A. C. México, D. F. 212 p.
- Bustamante, A. 2008. Densidad y uso de hábitat por los felinos en la parte sureste del área de amortiguamiento del Parque Nacional Corcovado. Tesis de Maestría. Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre. Universidad Nacional, Heredia. Costa Rica. 142 p.
- Bustamante, A., R. Moreno, A. Artavia, J. Giacalone-Willis y R. Kays. 2011. Áreas mínimas de acción en

- ocelotes utilizando cámaras trampas y radio telemetría. *Mesoamericana* 15(2): 126.
- Caro, T. 1998. Behavioral ecology and conservation biology. Oxford University Press. New York. 582 p.
- Crawshaw, P. G y H. B. Quigley. 1995. Notes on ocelot movement and activity in the Pantanal region, Brazil. *Biotropica* 21: 377-379.
- De la Rosa, C. y C. Nocke. 2000. A guide to the carnivores of Central America: Natural history, ecology and conservation. University of Texas Press. USA. 244 p.
- Di Bitetti, M., A. Paviolo y C. De Angelo. 2006. Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *Journal of Zoology* 270: 153-163.
- Dillon, A. y M. Kelly. 2008. Ocelot home range, overlap and density: comparing radio telemetry with camera trapping. *Journal of Zoology* 275: 391-398.
- Emmons, L. H. 1988. A field study of ocelots in Peru. *Revue d'Ecologie de la Terre et de la Vie* 43: 133-157.0
- Emmons, L. H., P. Sherman, D. Bolster, A. Goldizen y J. Terborgh. 1989. Ocelot behavior in moonlight. *En: Redford, K. H. y J. F. Eisenberg (eds.). Advances in Neotropical Mammalogy*. Sandhill Crane Press, University of Texas. USA. pp. 233-242.
- Goulart, F., M. Graipel, M. Tortato, I. Ghizoni Jr., L. Oliveira-Santos y N. Cáceres. 2009. Ecology of the ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Southern Brazil. *Neotropical Biology of Conservation* 4(3): 137-143.
- Konecny, M. J. 1989. Movements patterns and food habits of four sympatric carnivore species in Belize, Central America. *En: Redford, K. H. y J. F. Eisenberg (eds.). Advances in Neotropical Mammalogy*. Sandhill Crane Press, University of Texas. USA. pp. 232-242.
- Laack, L. L. 1991. Ecology of the ocelot (*Felis pardalis*) in South Texas. Tesis de Maestría. Texas A&M University. Kingsville, Texas. 113 p.
- Leigh, E. G. Jr. 1999. Tropical forest ecology. A view from Barro Colorado Island. Oxford University Press. New York. 245 p.
- Leigh, E. G. Jr., S. A. Rand y M. D. Windsor. 1990. Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá. 546 p.
- López de Buen, L. y M. Aranda. 1986. Anestesia de mamíferos silvestres con la combinación ketamina-xilacina. *Biótica* 11: 67-71.
- Ludlow, M. E. y M. E. Sunquist. 1987. Ecology and behavior of ocelots in Venezuela. *National Geographic Research* 3: 447-461.
- Maffei, L. y A. J. Noss. 2008. How small is too small? Camera trap survey areas and density estimates for ocelots in the Bolivian Chaco. *Biotropica* 40: 71-75.
- Maffei, L., A. Noss, E. Cuellar y D. Rumiz. 2005. Ocelot (*Felis pardalis*) population densities, activity, and ranking behavior in the dry forest of eastern Bolivia: data from camera trapping. *Journal of Tropical Ecology* 21: 1-6.
- Mares, R., R. Moreno, R. W. Kays y M. Wikelski. 2008. Predispersal home range shift of an ocelot *Leopardus pardalis* (Carnivora: Felidae) on Barro Colorado Island, Panama. *Rev. Biología Tropical*. 56(2): 779-787.
- Martínez-Meyer, E. 1997. Ecología del ocelote (*Leopardus pardalis*) en la región de Chamela, Jalisco, México. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología Animal). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 76 p.
- Miller, B. y A. Rabinowitz. 2002. ¿Por qué conservar al jaguar? *En: Medellín, R. A., C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson, y A. Taber (eds.). El Jaguar en el Nuevo Milenio*. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. México, D. F. pp. 303-315.
- Moreno, R. y A. Bustamante. 2009. Datos ecológicos del ocelote (*Leopardus pardalis*) en Cana, Parque Nacional Darién, Panamá, utilizando el método de cámaras trampa. *Tecnociencia* 11(1): 91-102.
- Moreno, R. y J. Giacalone. 2006. Ecological data obtained from latrine use by ocelots (*Leopardus pardalis*) on Barro Colorado Island, Panama. *Tecnociencia* 8(1): 7- 21.
- Moreno, R., R. W. Kays y R. Samudio Jr. 2006. Competitive release in diet of ocelots (*Leopardus pardalis*) and puma (*Puma concolor*) after jaguar decline. *Journal of Mammalogy* 87(4): 808-816.
- Schaller, G. 1996. Carnivores and conservation biology. *En: Gittleman, J. (ed.). Carnivore behavior, ecology and evolution*. Volume 2. Cornell University Press. Ithaca. USA. pp. 1-10.

- Sundquist, M. E. y F. Sundquist. 2002. Wild cats of the world. The University of Chicago Press. Chicago. USA. 452 p.
- Terborgh, J., J. A. Estes, P. Paquet, K. Ralls, D. Boyde-Heger, B. J. Miller y R. F. Noss. 1999. The role of top carnivores in regulating terrestrial ecosystems. En Soulé, M. E. y J. Terborgh (eds.). Continental Conservation. Scientific Foundations of Regional Reserve Networks. Island Press. Washington DC., USA. pp. 39-64.
- Tewes, M. E. 1986. Ecological and behavioral correlates of ocelot spatial patterns. Ph. Dissertation. University of Idaho. USA. 143 p.
- Wright, S. J., H. Zeballos, I. Domínguez, M. M. Gallardo, M. C. Moreno y R. Ibáñez. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal and seed predation in a neotropical rainforest. *Conservation Biology* 87(4): 808-816.

DESARROLLO LOCAL Y CONSERVACIÓN DE TORTUGAS MARINAS EN COSTA RICA Y PANAMÁ

LOCAL DEVELOPMENT AND MARINE TURTLE CONSERVATION IN COSTA RICA AND PANAMA

Rodrigo Villate

Fundación Yanama. Kra 90 # 156-19 piso 5, Edificio El Cerro, Bogotá, Colombia

Autor de correspondencia: chinduele@hotmail.com

Fecha de recepción: 29 de diciembre de 2011 - Fecha de aceptación: 15 de agosto de 2012

RESUMEN. La pobreza severa y el deterioro de los ecosistemas son grandes retos para el desarrollo sostenible. La biología de la conservación ha propuesto varios enfoques para enlazar los medios de vida de comunidades locales con la conservación de sus recursos naturales. Sin embargo, aún existen vacíos sobre las interacciones entre conservación y desarrollo. En los poblados de Junquillal y Ostional, en Costa Rica, y Río Caña en Panamá se implementan iniciativas de conservación que promueven acciones para proteger las playas de anidación de tortugas marinas. Esta investigación se realizó con el objetivo de identificar los vínculos entre las intervenciones propuestas por estas tres iniciativas de conservación y su efecto sobre el bienestar comunitario. Durante la fase de campo se efectuaron entrevistas semi-estructuradas con jefes de hogar, encuestas con habitantes de cada localidad, grupos focales con miembros de las iniciativas y observación participativa en diferentes actividades comunales. Los resultados señalan que, de acuerdo con la percepción de la gente, las tres iniciativas son exitosas, cumplen objetivos de conservación y promueven un desarrollo local por sinergias entre los recursos de la comunidad. Se concluye que las iniciativas de conservación de vida silvestre deben invertir en herramientas de compensación con mayor efecto sobre el bienestar común, y que la equidad en aspectos como participación y acceso a los beneficios de la conservación es imprescindible para un desarrollo sostenible local.

Palabras clave: Capitales de la Comunidad, identidad colectiva, cohesión social, ecología política.

ABSTRACT. Ecosystem detriment and severe poverty still are among the greatest challenges for sustainable development. Conservation biology has proposed different approaches to link local livelihoods and the conservation of natural resources. Nevertheless, there are still gaps concerning the relations among conservation and development. In the towns of Junquillal, Ostional, Costa Rica, and Río Caña in Panamá different conservation initiatives are being implemented to promote the protection of the nesting beaches for sea turtles. The objective of this research is to identify ties between the interventions proposed by these conservation initiatives and local well-being. During field research semi-structured interviews were conducted with heads of households, surveys with residents of each locality, focus groups with members of each initiative and participant observation in various community activities. The results obtained address that, according to people's perception, all three initiatives are successful; they all have fulfilled conservation objectives and promoted synergies between the community resources. In conclusion, wild life conservation initiatives should invest in compensation tools with greater effect over common well-being, and fairness in aspects as participation and access to the conservation benefits are essential for a local sustainable development.

Key words. Community Capitals Framework, collective identity, social cohesion, political ecology.

INTRODUCCIÓN

El progreso de la humanidad ha entrado en conflicto por espacios y en competencia por alimentos con la diversidad biológica. Las estrategias de vida de dos billones de personas dependen directamente de funciones y servicios ecosistémicos (MEA, 2005; DFID, 2006) y el uso continuo de estos servicios ha resultado en la sobre explotación de los recursos naturales, un factor de producción crítico para la economía y el bienestar de la sociedad. Sin desconocer

que la degradación de los servicios ecosistémicos ha traído enormes beneficios para la humanidad (MEA, 2005), la pérdida de capital natural (Berkes y Folke, 1992; Constanza *et al.*, 1997; Flora *et al.*, 2004) ha generado grandes disparidades sociales que ponen en riesgo nuestro desarrollo.

Esta crítica situación se ha desatado con mayor rapidez en los últimos 50 años, en gran medida para resolver las crecientes demandas de alimentos, agua dulce, madera,

fibra y combustible (MEA, 2005). Sin duda alguna el sistema económico vigente y su modelo de acumulación han sido motor de esta crisis (Elizalde, 2009). Para afrontar la situación se ha conceptualizado un proceso de desarrollo que satisfaga nuestras necesidades sin comprometer las posibilidades de generaciones futuras para satisfacer las propias. Este concepto, utilizado por primera vez en el Informe Brundtland (CMMAD, 1987), ha suscitado diferentes debates, posiciones políticas y alternativas de desarrollo (Arribas, 2007). Independiente de los distintos enfoques con los que ha sido catalogado el desarrollo sostenible (Gallopín, 2003; Ramírez y Sánchez, 2009), los procesos de desarrollo no se presentan homogéneamente en el territorio; se trata de fenómenos localizados e incrustados en las características económicas, técnicas, sociales, culturales y ambientales de lugares particulares (Boisier, 2005).

El desarrollo es un fenómeno dependiente de la trayectoria, que se inicia como proceso endógeno, descentralizado y en función de un territorio o geografía del desarrollo (Boisier, 2005). Está fuertemente condicionado por la voluntad, capacidad y valorización de las potencialidades de los actores y recursos de un territorio (PNUD/OIT/UNOPS/EUR, 2002). Bajo estas condiciones de territorialidad, en las cuales se enmarca el desarrollo, se ha generado una estratificación global en países desarrollados (del primer mundo) y no desarrollados (del tercer mundo), llegando a su concepción más simple: ricos y pobres. Bajo esta concepción, las sociedades rurales del tercer mundo padecen de empobrecimiento, desintegración social, emigración a gran escala y devastación ambiental (Barkin, 1998).

En este sentido, la literatura clásica sobre la conservación de vida silvestre ha puesto el bienestar y desarrollo de las comunidades locales como limitantes para alcanzar los objetivos de la biología de la conservación (Brown, 2000; Fisher *et al.*, 2005). Sin embargo, desde esta misma área se han realizado significativos esfuerzos para reducir la pobreza y garantizar un uso sostenible del ambiente (Marcovaldi y Marcovaldi, 1999; Salafsky *et al.*, 1999; Mariki, 2002; Aswani, 2004; Shanker *et al.*, 2005; Tapper y Cochrane, 2005; Kozziel e Inoue, 2006; O'gorman, 2006). El propósito actual no debe ser plantear un nuevo modelo de desarrollo. Por el contrario, desde la biología de la conservación, se deben aprovechar las experiencias exitosas para identificar y definir los vínculos reales entre el bienestar comunitario y las Iniciativas de Conservación (IC) de la diversidad biológica.

De todas formas, ha habido pocos esfuerzos por definir o medir sistemáticamente estos vínculos (Salafsky y Wollenberg, 2000), encontrando vacíos de información en las interacciones entre conservación y desarrollo (Newmark y Hough, 2000, Fisher *et al.*, 2005). Por lo general, los enfoques convencionales sobre desarrollo comunitario se han basado en indicadores socio-económicos, olvidando que el bienestar y los medios de vida dependen de las percepciones y habilidades locales para la satisfacción de sus necesidades, además de los diferentes recursos disponibles. El presente estudio tiene como objetivo general identificar los vínculos entre las intervenciones propuestas por estas tres iniciativas de conservación y su efecto sobre el bienestar comunitario. Para ello, se utilizaron dos estudios de caso en conservación de tortugas marinas (TM) en la costa pacífica de Costa Rica y uno en la costa atlántica de Panamá.

REFERENTE HISTÓRICO

Durante los años 2001 a 2004 se realizó una investigación para establecer el efecto de la población humana sobre la anidación de tortugas marinas (TM) en las playas de Junquillal. Se concluyó que ésta es una de las más importantes en Costa Rica para la tortuga Baula (*Dermochelys coriacea*). También anidan la Lora (*Lepidochelys olivacea*) y la Negra del pacífico (*Chelonia mydas agassizii*). Para ese entonces se estableció al saqueo de huevos para consumo humano (uso directo extractivo) como la principal amenaza para la conservación de la TM y a la incidencia de luz artificial como factor decisivo en el menor número de hembras llegando a ovopositar (Francia, 2004).

La importancia de estas playas para la anidación y conservación de la tortuga Baula, considerada en peligro crítico (IUCN, 2010), llevó al Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF por sus siglas en inglés) a dar inicio al proyecto: Conservación Baulas del Pacífico (CBP) en el año 2005. Esta IC incluye las tres especies registradas para la playa y apunta a generar conciencia en la gente, a partir de una especie emblemática, con respecto a la importancia de la protección de los recursos naturales (Francia y Andraka, 2005; Francia, 2007; Montoya y Drews, 2007). Este conjunto de playas, pese a su importancia referida, no pertenece al sistema de áreas protegidas de Costa Rica.

En la playa Ostional, los primeros registros científicos sobre los eventos de anidación masiva de tortuga Lora fueron realizados en 1969 y confirmados al año siguiente por Richards y Hughes (1972). A esta playa también llegan las tortugas Baula y Negra del Pacífico a dejar sus huevos.

Previo a estos reportes, la comercialización ilegal y la sobre explotación de los huevos (uso directo extractivo) fueron una actividad tradicional practicada por la mayoría de los habitantes de la región. En la actualidad esta playa y parte de la comunidad del Ostional, se ubican dentro de los límites del Refugio Nacional de Vida Silvestre Ostional (RNVSO).

Por tratarse de un fenómeno de anidación masiva y contar con estudios técnicos y científicos (Cornelius y Robinson, 1984; Chaves, 1986; Cornelius *et al.*, 1991) que recomiendan el manejo racional del recurso, además del respaldo legal nacional (ley 6919 de 1983; decreto ejecutivo 20203 de 1984), esta IC promueve el uso directo extractivo de los huevos de tortuga Lora. Cornelius *et al.* (1991), Campbell (1998), Hope (2002) y Astroga *et al.* (2007) presentan un exhaustivo recuento histórico con respecto a la evolución de la IC en playa Ostional. El proceso de extracción y empaque de los huevos está a cargo de los socios de la Asociación de Desarrollo Integral de Ostional (ADIO). Campbell (1998) hace una descripción detallada de éste. Sin embargo, es importante registrar el ambiente de cooperación, los roles establecidos y la coordinación en las acciones comunales durante el proceso de recolección de huevos, debido a que hacen que el evento de la “arribada” de cientos de miles de tortugas marinas a ovopositar, en simultánea, en escasos 800 m de playa, se disipe en la visión de un actuar colectivo de niños, jóvenes, mujeres, hombres y abuelos que dedican su proceder individual a la prosperidad comunal.

Así mismo, se destaca la participación de la comunidad en la propuesta, administración y regulación del proyecto. Al igual que la existencia de estructuras institucionales locales y nacionales para la aplicación de esta regulación. Ambas, participación y estructuras, han sido claves para la permanencia de esta IC, que ha superado los 20 años de exitosa existencia (Campbell *et al.*, 2007). Por disposiciones legales, los ingresos del aprovechamiento de huevos se distribuyen de la siguiente manera: el 70% de manera equitativa entre los socios de la ADIO que participan de la extracción y el 30% restante se divide en: 40% a la caja única del Estado para asignar presupuesto a INCOPESEA y 60% para obras comunitarias, gastos administrativos, de vigilancia e investigación en Ostional.

Playa Chiriquí es la más importante para la anidación de tortuga Baula en el caribe centroamericano (Ordoñez *et al.*, 2007). Así mismo, fue históricamente reportada como una de las más importantes para la anidación de tortuga Carey

(*Eretmochelys imbricata*) en el Caribe (Carr, 1956; Meylan y Donnelly, 1999). El comercio ilegal y el consumo tradicional de productos de tortuga Carey (uso directo extractivo) menguaron su población hasta casi la extinción.

Este litoral se ubica dentro del territorio Gnöbe Bugle, reconocido como comarca indígena por el gobierno de Panamá, lo que les confiere derecho sobre sus tierras y recursos naturales a las comunidades indígenas. En consecuencia, la conservación de tortugas marinas en esta playa depende de la carta orgánica comarcal y del Congreso General, que es el máximo organismo de expresión, decisión étnica y cultural del pueblo Gnöbe Bugle. Por otro lado, esta playa pertenece al Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Panamá como el humedal Damani Guariviara, reconocido por la convención de Humedales Ramsar.

En el año 2003 la Caribbean Conservation Corporation (CCC) y la WWF iniciaron un programa de conservación en playa Chiriquí para estas especies de TM en peligro crítico de extinción (IUCN, 2010). La meta fue lograr un incremento en las pequeñas poblaciones anidantes (Ordóñez *et al.*, 2007) y fortalecer los aspectos sociales del proyecto, vinculando la conservación de las TM con el mejoramiento de la calidad de vida de la comunidad local (Drews, 2004). Sin embargo, desde la década de los 90 la Asociación para la Protección de los Recursos Naturales Ngöbe-Buglë (APRORENANB) ya se había organizado en Río Caña para desarrollar actividades de conservación con el apoyo de diferentes organizaciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

La presente investigación se desarrolló a partir del análisis de tres estudios de caso de IC orientadas a establecer vínculos directos entre el bienestar de la comunidad local y la conservación de fauna silvestre. Estas iniciativas se desarrollan en comunidades costeras ubicadas en el Pacífico de Costa Rica y el Mar Caribe de Panamá (Figura 1). La comunidad de Junquillal se ubica contigua a cuatro playas menores que en total suman 5.3 km de línea costera; los habitantes de Ostional colindan con una extensión total de litoral de 8 km incluyendo a playa Nosara (3 km), ambas localizadas en la Península de Nicoya, Provincia de Guanacaste, Pacífico de Costa Rica.

En la Comarca Indígena Ngöbe-Buglë, Provincia de Bocas del Toro, Panamá, sobre la desembocadura

del río Cañaveral se localiza el poblado de Río Caña, donde se inician los 24 km de playa Chiriquí en el mar Caribe. Estos litorales son propicios para la anidación de diferentes especies de TM, algunas de las cuales están en peligro crítico de extinción (UICN, 2010). Alrededor de estos territorios geográficos, las comunidades rurales de Junquillal, Ostional y Río Caña llevan a cabo su proceso de desarrollo. Algunos habitantes de estas localidades participan en la implementación de las IC para proteger a las TM.

naturales) que pueden ser consumidos hasta agotarse, almacenados para ser utilizados en el futuro o invertidos para generar más recursos, y esto se considera un capital. El MCC es utilizado como una herramienta conceptual y metodológica de análisis para establecer el efecto de las IC sobre el bienestar comunitario, en un contexto de desarrollo rural local, en función de una ubicación geográfica (territorio), un recurso natural (las tortugas marinas) y una comunidad (o población humana).

En las tres comunidades se utilizaron los mismos métodos y protocolos de colecta de información: análisis

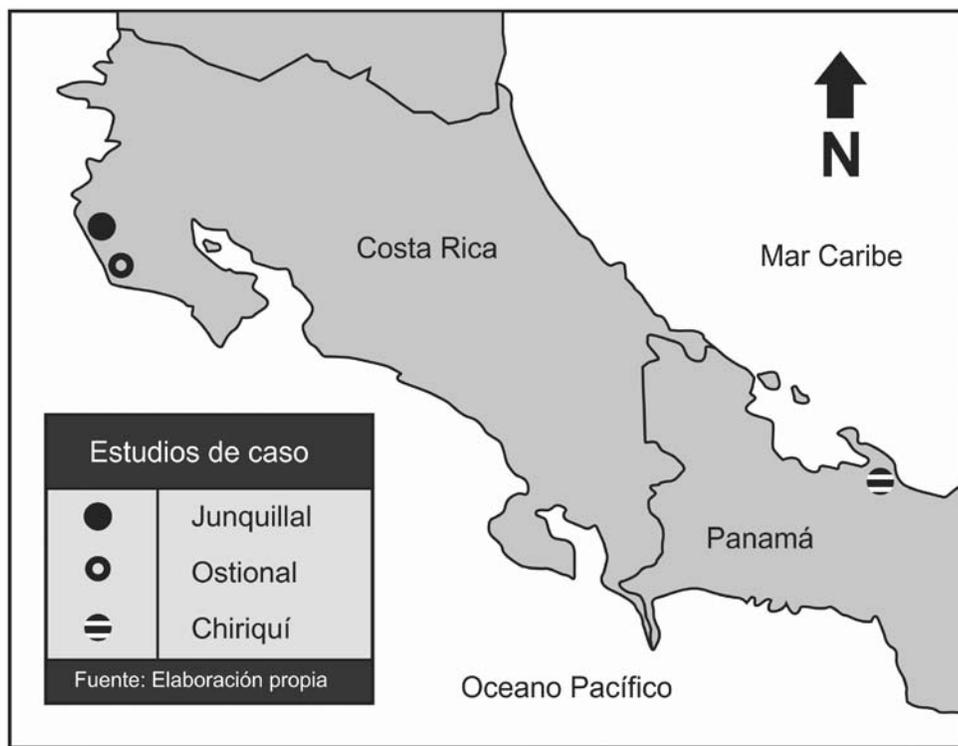


Figura 1. Ubicación geográfica de las comunidades que se utilizaron como estudio de caso.

MATERIAL Y MÉTODOS

Flora *et al.* (2004) y Emery y Flora (2006) propusieron el Marco de los Capitales de la Comunidad (MCC) como una manera de entender la complejidad de una comunidad en los procesos de satisfacción de sus necesidades para lograr su bienestar, lo cual implica desarrollo. Este marco teórico plantea que las comunidades tienen recursos (culturales, humanos, sociales, políticos, contruidos, financieros y

de documentos (Fernández, 2002), grupos focales (Madriz, 2002), entrevistas semi-estructuradas (Acevedo y López, 1988; Fontana y Frey, 2000), encuestas y observación participativa (Barrantes, 1999; Angrosino y Mayz de Pérez, 2000). Entre febrero y agosto del año 2007 se realizaron 354 encuestas a personas mayores de 15 años y 186 entrevistas semi-estructuradas a jefes de familia (Tabla 1). Para el análisis de la información se optó por establecer una triangulación entre los métodos de colecta utilizados como alternativa para la validez de las interpretaciones

del investigador (Christians, 2000; Fine *et al.*, 2000). Para suplir algunas problemáticas estructurales se asume que el investigador puede dar un reporte de sus propias observaciones del mundo, incluyendo las experiencias de otros (Denzin y Lincoln, 2000; Fontana y Frey, 2000). Así mismo, los sujetos en investigación fueron protegidos bajo la figura del consentimiento informado y todos manifestaron ser habitantes de alguna de las tres comunidades.

comparaciones entre IC cuyos objetos de conservación no sean estrictamente iguales (Salafsky y Margoluis, 1998; Margoluis y Salafsky, 2001).

Las encuestas se utilizaron para caracterizar y comparar el conjunto de comunidades en términos de los capitales propuestos en el MCC. Los protocolos se aplicaron de manera aleatoria y contenían 55 preguntas agrupadas por

Tabla 1. Hogares reportados, número de entrevistas y encuestas realizadas en cada comunidad.

COMUNIDAD	HOGARES REPORTADOS	POBLACIÓN ESTIMADA	ENTREVISTAS	ENCUESTAS
Junquillal	130*	408	70	98
Ostional	110**	396	70	150
Río Caña	62***	520	46	106

Fuente: *Montoya y Drews (2007); **Astroga *et al.* (2007); ***Solís *et al.* (2005).

Para el análisis de documentos se realizó una revisión de literatura que incluyó propuestas de proyectos, tesis e informes técnicos, comunicados de prensa y artículos científicos. Esta revisión permitió estructurar un referente histórico para caracterizar y comparar las IC en términos de sus objetivos e intervenciones. Los grupos focales se realizaron con los miembros y coordinadores de las IC (8, 4 y 5 asistentes en Junquillal, Ostional y Río Caña, respectivamente) como método de recolección de información colectiva, minimizando el control del investigador e incentivando el empoderamiento de los participantes para validar sus experiencias (Madriz, 2002).

En estos grupos focales se utilizaron los siguientes métodos: Evaluación de Reducción de Amenazas (ERA), propuesta por Salafsky y Margoluis (1998) y Margoluis y Salafsky (2001), como mecanismo para caracterizar y validar la eficacia de las acciones de las IC en términos de sus amenazas. El desarrollo del ERA permite obtener un Índice en la Reducción de Amenazas (IRA) a las TM para cada IC. Inicialmente se identifican todas las amenazas en la zona de influencia de cada proyecto, para luego definir cuál sería el 100% de su reducción. Seguidamente las amenazas fueron priorizadas acorde a su importancia relativa de acuerdo con tres criterios: área, intensidad y urgencia (Salafsky y Margoluis, 1998; Margoluis y Salafsky, 2001). Finalmente, se estableció un porcentaje de reducción de cada amenaza según las definiciones establecidas previamente. Este método permite realizar

capital (Villate, 2007). Los resultados fueron estandarizados por medio de un índice para cada capital y un índice general de los siete capitales. Las variables categóricas fueron organizadas con base en un valor de importancia (Sí = 2; No = 1; No sé = 0) y llevadas a intervalos entre 1 y 0. Las agrupaciones de variables por capital fueron sumadas dando como resultado un índice, por individuo encuestado, para cada capital. Estos índices se llevaron a intervalos entre 1 y 0, luego se sumaron para obtener un índice general de los capitales. Con los datos estandarizados se realizó un ANOVA utilizando a la comunidad como criterio de clasificación y se realizaron comparaciones múltiples con la prueba de Fisher para identificar diferencias entre las medias. Las hipótesis a probar fueron:

Hipótesis nula (H_0): existe igualdad de medias entre los índices por capital y el índice general para los capitales de cada comunidad.

Hipótesis alternativa (H_1): al menos una de las medias es diferente.

Las entrevistas semi-estructuradas se realizaron a los jefes de la mayor cantidad de hogares en cada comunidad, con preguntas cerradas y abiertas permitiendo espacios de conversación orientados a obtener información relacionada con un tema en particular, el efecto de las IC sobre el bienestar de la comunidad en términos de los capitales. Las preguntas fueron organizadas por capital y las respuestas a las preguntas abiertas fueron filtradas de

acuerdo con una categorización por similitud, dando un valor de 1 a la mención de las respuestas y un valor de 0 al no ser mencionada. En cuanto a las respuestas a las preguntas cerradas estas correspondieron con el tipo sí/no y categorizaciones.

Con los resultados anteriores, se elaboraron tablas de frecuencia y en casos particulares se construyeron tablas de contingencia para probar hipótesis de independencia entre las respuestas según la comunidad. Los resultados de las entrevistas fueron utilizados a lo largo de todo el análisis. La observación directa no participativa se utilizó, teniendo en cuenta que se fundamenta en el análisis de objetos que permanecen constantes dentro de la comunidad (Angrosino y Mayz de Pérez, 2000), para obtener información sobre los fenómenos o acontecimientos tal como se producen, monitoreo de playas, educación ambiental, actividades comunales.

Se trata de un proceso sistemático por el cual un especialista recoge por sí mismo información relacionada con ciertos asuntos que le interesa analizar y entender (Barrantes, 1999). Esta información fue utilizada a lo largo de toda la investigación.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis de documentos permitió establecer un claro referente histórico sobre el que se puede construir una caracterización de las tres IC que comparten un objetivo general de conservación de TM y desarrollo sostenible de comunidades locales, que las hace similares. Todas comparten una amenaza principal, el uso extractivo directo de TM o productos derivados (huevos). En todas estas playas de anidación es factible encontrar una línea de base biológica que resalta su importancia ecológica. Igualmente, las IC son implementadas por una organización de base local con apoyo externo (ONG, Universidad o Gobierno).

De acuerdo con los resultados de la ERA, utilizada para validar la eficacia de las IC, se identificaron trece amenazas a las TM para los tres estudios de caso, siendo los animales silvestres la única amenaza compartida en todos (Tabla 2). En general los IRA superan el 40%, lo cual indica el éxito parcial al cumplir con objetivos para la biología de la conservación (reducción de amenazas a la biodiversidad). El consumo de productos derivados de TM (incluidos sus huevos) fue reconocido como una tradición ancestral por más del 94% de los entrevistados en cada comunidad, en la actualidad para Junquillal y Río Caña no supera el 13%. Como resultado de las IC ha

habido un cambio en la percepción de uso del recurso TM por parte de los habitantes. En Ostional el carácter de uso sostenible extractivo de la IC fortalece una identidad colectiva, que sirve como un atractivo cultural en sí mismo. Estos cambios en las tradiciones locales orientados a la conservación han propiciado que la principal amenaza reportada (uso directo extractivo ilegal) haya cambiado para cada playa de anidación (Tabla 2). En Río Caña esta amenaza se eliminó, en Junquillal y Ostional se redujo en 90 y 73%, respectivamente.

Por otro lado, la percepción que los miembros de las comunidades tienen con respecto a los logros y resultados obtenidos por estas IC, es positivo (Figura 2). En los tres casos se reconoce que las IC han tenido éxito al reducir amenazas y han generado cambios en la apreciación del recurso. En particular, para Junquillal el 92% de los entrevistados reconoció que la IC ha tenido resultados buenos y muy buenos; enfatizando sobre la reducción en el saqueo de nidos y el forjamiento de una identidad colectiva que gira en torno a la conservación de TM.

En Ostional, el 69% de los entrevistados reconoce el buen y muy buen logro de resultados, aduciendo al éxito financiero que ha tenido la IC con efectos sobre el capital construido, humano, social y político de la comunidad, lo que concuerda con lo expuesto por Hope (2002) y Campbell *et al.* (2007).

De todas formas, la dependencia directa de la comunidad sobre el recurso natural le confiere una condición de vulnerabilidad que se manifiesta en situaciones conflictivas, internas (entre miembros de la comunidad) y externas (entre la IC y la comunidad internacional por hacer uso extractivo directo de TM), que ponen en riesgo la continuidad del proyecto.

En Río Caña se enfatizó sobre el cambio en las tradiciones de consumo como un efecto positivo de la IC, sin embargo las percepciones también aludieron a la falta de beneficio común, como se manifestó durante las entrevistas “*son solo unos pocos los que están trabajando y se benefician*”. En este sentido y para este caso particular, aunque se han alcanzado objetivos de conservación, el mejoramiento de la calidad de vida y el bienestar de la comunidad son metas que se han alcanzado parcialmente.

A partir de los resultados obtenidos en las encuestas se construyeron índices individuales por capital y uno general para comparar estadísticamente las tres comunidades en términos de estos índices (Tabla 3). Los resultados permiten

Tabla 2. Amenazas y su estado actual de reducción para cada estudio de caso.

ÍNDICE GENERAL DE REDUCCIÓN DE AMENAZAS (IRA) PARA CADA ESTUDIO DE CASO		47.45 %	52.16%	43.83%
Amenazas	Definición del 100% de su reducción	Junquillal	Ostional	Río Caña
Motos	La entrada de motos a la playa está prohibida	12%	Na	Na
Hueveros	La totalidad de nidos identificados por la IC son protegidos hasta su eclosión, no hay robo de huevos	90.25%	73.75%	Na
Obstáculos en la playa	La totalidad de la playa está libre de basuras, obstáculos y contaminación	10.13%	63.75%	Na
Luz	La totalidad de la playa de anidación está libre de iluminación artificial o ésta es amigable con las tortugas marinas	71.25%*	58.75%	Na
Pisoteo general	La entrada de motos, caballos y otros a la playa está regulada, el turismo está controlado por la IC. No hay pisoteo en lugares importantes	4%	40%	Na
Falta de vegetación	La totalidad del borde de la playa presenta vegetación natural o en regeneración	12.63%	30%	Na
Animales silvestres	La totalidad de los nidos identificados son protegidos hasta la eclosión y liberación	75.63%	68.75%*	55%
Zopilotes	La totalidad de los nidos y neonatos identificados son protegidos de los zopilotes y otras aves	N	60%	Na
Invasión de la vegetación	La plataforma de anidación se mantiene libre de invasión por vegetación natural	Na	23%	Na
Perros domésticos	La totalidad de los nidos identificados son protegidos hasta la eclosión y liberación	Na	Na	83.8%*
Cacería y buceo	Los cazadores están capacitados y concientizados para no capturar tortuga	Na	Na	10%
Pesca artesanal	Las tortugas marinas capturadas accidentalmente son liberadas. No hay uso de redes tortugueras	Na	Na	47%
Pesca industrial	No hay barcos de pesca industrial frente a la playa de anidación	Na	Na	49%

*Actual principal amenaza reportada.

concluir, con un 95% de confianza, que las medias para el índice general son estadísticamente diferentes ($p < 0.0001$), debido a que en general las comunidades presentan características que las hacen diferentes. El análisis para cada índice individual resultó con diferencias estadísticamente significativas entre los valores de las medias ($p < 0.0001$), salvo para el Capital Político ($p = 0.1060$). Las comunidades de Ostional y Junquillal comparten indicadores de educación, salud, tradiciones y cultura, por lo que no hay diferencias significativas entre sus índices. En Ostional y Río Caña los pobladores consideran que hay un buen nivel y capacidad de gestión de las organizaciones locales.

Esta información permitió abordar la tipificación de las influencias de las IC sobre los capitales para entender mejor las sinergias que se presentan entre estos. Además,

define una ruta de análisis que permite interpretar los vínculos que hay entre las intervenciones propuestas por las IC y los efectos percibidos por los pobladores sobre su propio bienestar, tanto individual como colectivo. Una caracterización y comparación más exhaustiva de los capitales de estas comunidades se puede encontrar en Villate (2007). En este caso se enfatiza sobre un proceso continuo de desarrollo realizado por una comunidad local en un espacio geográfico delimitado con diferentes recursos disponibles y especial atención sobre las acciones de conservación de TM.

Los procesos de crecimiento económico y cambio estructural (con respecto al acceso, disponibilidad y uso que se hace de los recursos) que conducen a una mejora en el nivel de vida de la población local (Vázquez-Barquero,

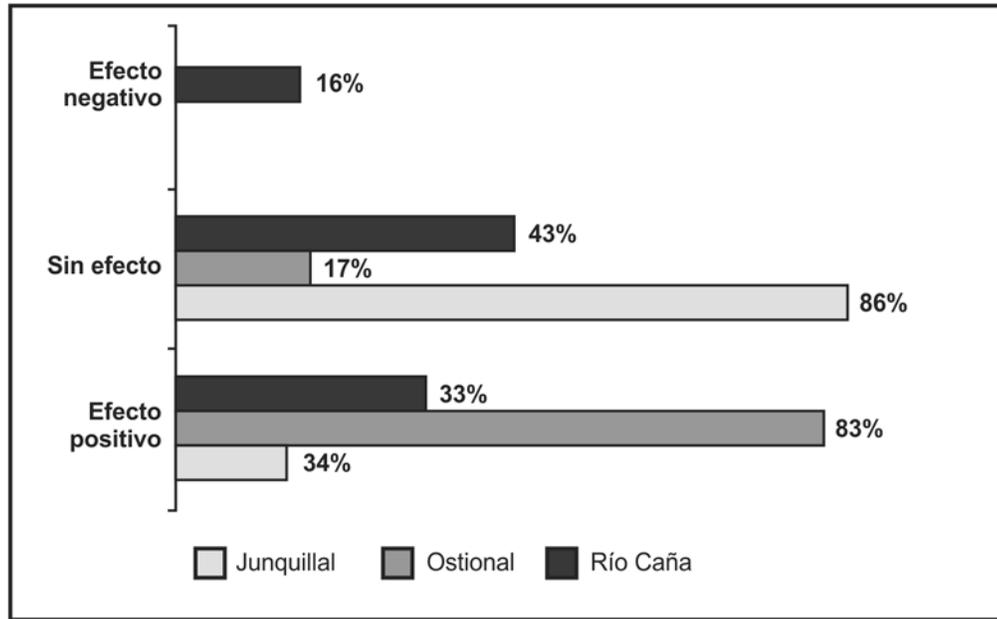


Figura 2. Percepción sobre logros y resultados de las tres IC obtenidos en las encuestas.

1988; Vázquez-Barquero, 1999) no son dependientes del recurso huevos de tortuga marina, salvo para la comunidad de Ostional (94% de entrevistados manifestó que la recolección de huevos es la principal fuente de ingresos). En Junquillal la playa es el recurso natural, por la actividad turística, que mayores beneficios económicos genera para la comunidad. En Río Caña es la madera y la agricultura. En Ostional, de acuerdo con los reportes de la ADIO (Morera, 2005; Morera, 2006) sobre la comercialización de huevos de tortuga Lora durante los años 2005 y 2006, los ingresos netos anuales fueron de \$330.104 US y \$296.112 US, respectivamente. De estos ingresos, los socios de la ADIO perciben un promedio anual de \$238.762 US para un incentivo individual mensual de \$62 US en promedio. Sin embargo, el número de socios aumenta mes a mes, debido a que todo hijo de socio nacido y criado en Ostional será beneficiario del proyecto al cumplir los 15 años (ADIO, 2007). Este factor del crecimiento poblacional es decisivo para definir la escala y sostenibilidad de los procesos de desarrollo local.

Las IC han tenido un efecto diferente sobre el capital financiero en cada comunidad (Figura 3). En Ostional ha sido principalmente positivo, en Junquillal no se percibe ninguna consecuencia y en Río Caña ha sido variado. La apreciación de un efecto negativo en Río Caña está asociada con los comercializadores ilegales y consumidores de tradición que ya no pueden realizar estas actividades.

Para Junquillal y Río Caña la percepción positiva está relacionado con la oferta laboral (para los miembros locales empleados de la IC) vinculada con las actividades de monitoreo y protección, consideradas inversiones sobre el capital natural. Sin embargo, esta oferta es, por lo general, limitada y puede excluir a algunos miembros de la comunidad del acceso a otros recursos, e incluso de las acciones de conservación.

Las inversiones sobre el capital financiero no deben limitarse a incentivos monetarios para aquellos vinculados laboralmente con la IC. En Ostional parte de los beneficios económicos percibidos por la comercialización de huevos son destinados a la construcción o mejoramiento de instalaciones existentes, lo cual es reconocido como un factor de éxito de la IC (Campbell, 1998; Hope, 2002). La ADIO ha invertido recursos financieros para el mejoramiento de infraestructura de uso común para los socios y no socios del proyecto, ampliando el acceso a los beneficios de la IC. Los efectos sobre el capital Construido también fueron percibidos en Junquillal y Río Caña, aunque en esta última en mucha menor proporción (Tabla 4).

En la primera, la IC se reconoció, principalmente, la construcción de un vivero para el traslado de nidos, y se aludió a la compra de una moto para la policía y los materiales para nuevos Festivales de las Tortugas (el primer Festival fue iniciativa de la IC, mientras que los siguientes han sido de la comunidad). Es importante remarcar que la

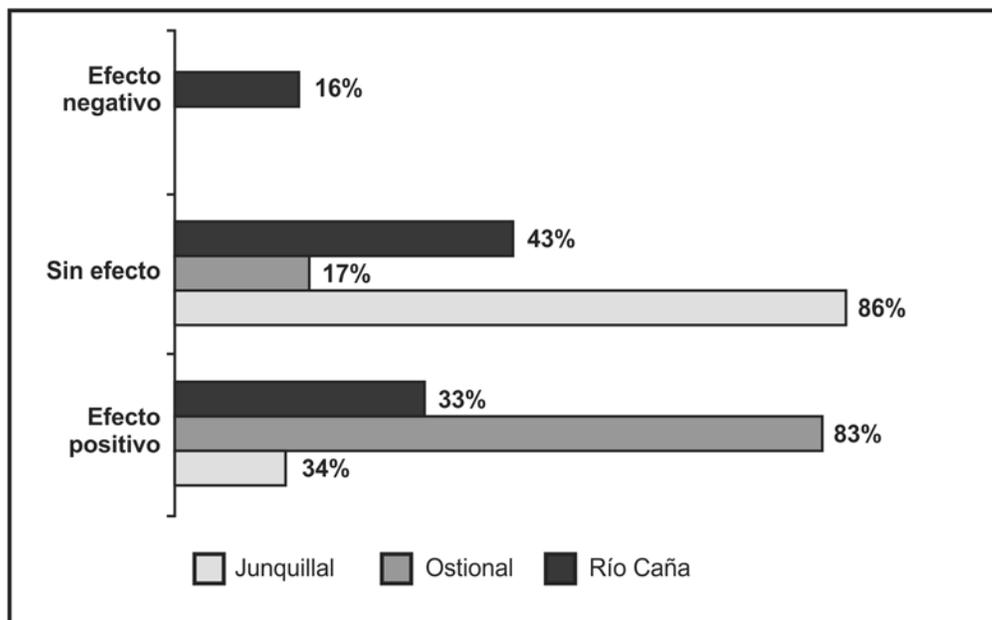


Figura 3. Efecto de la IC sobre el ingreso del hogar en las tres comunidades.

moto no fue una propuesta de la IC, pero los junquillaleños hacen esta asociación (es producto de un Festival de TM). Otro de los beneficios materiales percibidos a raíz de los festivales es una marimba tradicional (La tortuguita de Junquillal) donada por la municipalidad de Santa Cruz para el grupo local.

Se resalta como estas inversiones en infraestructura tiene efectos en el reconocimiento hacia la IC y sobre aspectos sociales (cohesión), políticos (presencia policial) y culturales (marimba). En Río Caña el 84% de los entrevistados no percibe ningún efecto, las pocas menciones positivas hacen referencia a algunos materiales que han sido donados para la escuela, los entrevistados manifestaron su preferencia por este tipo de intervenciones en infraestructura por parte de cualquier IC, lo cual coincide con lo expuesto por Infield y Namara (2001).

Este capital construido es uno de los principales medios para la satisfacción de necesidades fundamentales (Constanza *et al.*, 2007). Las inversiones sobre este capital son importantes herramientas de compensación, amplían el acceso de la comunidad a los beneficios de la conservación, presentan un mayor efecto multiplicador, además de su perdurabilidad en el tiempo, y dotan al territorio de instrumentos adecuados (oficinas, vías de acceso, materiales escolares) para su desarrollo, lo cual valoriza el potencial y propicia la productividad y competitividad del cambio estructural de la economía local, puntos relevantes para el

desarrollo destacados por el PNUD/OIT/UNOPS/EUR (2002).

Otra herramienta clave de las IC es la educación ambiental, considerada una inversión en capital humano. La percepción de más del 85% de los entrevistados en las tres comunidades coincide en que ha habido un efecto positivo sobre la educación de los niños debido a las intervenciones de la IC. Para el caso de Junquillal, este efecto también fue percibido sobre la educación de los adultos. Estas inversiones en capital humano fortalecen las capacidades de los actores locales, permitiendo mejorar su competitividad, factores determinantes para el desarrollo de un territorio (Vázquez-Barquero, 1999; PNUD/OIT/UNOPS/EUR, 2002), al otorgar herramientas de formación, cohesión social y conciencia ambiental sobre el uso de los recursos naturales.

La educación es elemental para el empoderamiento de una IC por parte de la comunidad y para el desarrollo local, ya que le permite a los individuos mejorar sus capacidades para acceder a los recursos y satisfacer sus necesidades (Flora *et al.*, 2004). Por lo cual, las inversiones en capital humano deben implicar mejoras en el sistema educativo de la comunidad, apoyando programas escolares de concientización y educación ambiental. Es importante que incluyan adultos, jóvenes y niños, debido a que tienen mayor efecto sobre la participación, equidad y acceso a los beneficios de la conservación.

Tabla 3. Análisis de la varianza y prueba de Fisher de los índices general y por capital para las comunidades de Junquillal y Ostional, Costa Rica, y Río Caña, Panamá.

ANÁLISIS DE VARIANZA			PRUEBA DE FISHER A = 0.05			
Índice	CV	p-valor	Comunidad	Medias	n	*
General	18.75	<0.0001	Río Caña	3.59	106	A
			Junquillal	3.93	98	B
			Ostional	4.53	150	C
Natural	13.34	<0.0001	Río Caña	3.68	106	A
			Junquillal	4.12	98	B
			Ostional	4.86	150	C
Construido	19.35	<0.0001	Río Caña	2.94	106	A
			Junquillal	3.67	98	B
			Ostional	4.03	150	C
Humano	17.38	<0.0001	Río Caña	3.15	106	A
			Junquillal	3.73	98	B
			Ostional	3.81	150	B
Financiero	14.19	<0.0001	Río Caña	4.12	106	A
			Junquillal	4.44	98	B
			Ostional	4.80	150	C
Cultural	13.43	<0.0001	Junquillal	4.27	98	A
			Ostional	4.30	150	A
			Río Caña	4.52	106	B
Social	16.88	<0.0001	Junquillal	7.89	98	A
			Ostional	8.82	150	B
			Río Caña	8.90	106	B
Político	17.67	0.1060	Junquillal	4.29	98	
			Río Caña	4.43	106	NA
			Ostional	4.50	150	

*Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$)

De igual forma, el fortalecimiento de las estructuras sociales de la comunidad también son intervenciones comunes de las IC. Al propiciar la conformación de grupos locales con una orientación hacia la biología de la conservación se invierte sobre esos lazos que tienden

un puente entre lo político (accesos a recursos externos) y la comunidad, la dimensión de puente del capital social (Flora *et al.*, 2004; Emery y Flora, 2006). En este sentido, en las tres comunidades la capacidad de gestión de estas agrupaciones (asociadas con las IC) es reconocida por

Tabla 4. Infraestructura mencionada en las entrevistas percibidas como efectos sobre capital Construido.

JUNQUILLAL	OSTIONAL	RÍO CAÑA
Vivero para traslado de huevos	Puentes	Ninguno (84%)
Moto	Mejoramiento de vías	Materiales escuela
Materiales para Festival de TM	Oficinas	
Marimba	Salón comunal	
Ninguna (45%)*	Panteón	
	Ninguno (7%)	

*Porcentaje de respuestas para esa categoría.

más del 70% de los entrevistados. Estas acciones dirigidas a mejorar la capacidad de organización y gestión de una comunidad, para dar respuesta eficaz a los desafíos del desarrollo y alcanzar un interés común, permiten compartir el riesgo y favorecen arreglos de reciprocidad, confianza y cooperación. Además tienen un impacto en la reducción de costos de transacción, fortalecimiento de redes sociales y adquisición de capacidad de presión social y fuerza política (Flores y Rello, 2002). Estos efectos sobre el capital Social favorecen la acción colectiva de una comunidad, que es apoyo explícito o tácito de todos los actores locales en el surgimiento de una política de desarrollo local.

En conjunto, acción colectiva y derechos de propiedad, definen los incentivos para el desarrollo de estrategias de sustento y bienestar, al tiempo que afectan los niveles de distribución de los beneficios de los recursos naturales (Meinzen y Di Gregorio, 2004). Los derechos de propiedad son esa capacidad de hacer uso de los recursos para generar bienestar, pero no implica total propiedad y autoridad sobre estos (Agrawal y Ostrom, 2001). Esta condición de establecimiento de los derechos de propiedad tiene un efecto sobre el capital político, debido a que los derechos de propiedad sobre el recurso de uso común de TM no están otorgados a la comunidad de Junquillal, están definidos por la Ley No. 8325 de protección, conservación y recuperación de las poblaciones de tortuga marina y le corresponden al gobierno nacional de Costa Rica, incluso esta playa no forma parte del sistema de áreas protegidas del país.

En Ostional, la comunidad tiene derechos parciales de retiro, manejo y exclusión sobre el recurso, pero el de enajenación continúa en manos del estado. La posibilidad de cierre del proyecto de aprovechamiento y conservación de huevos de tortuga Lora en Ostional genera situaciones de conflicto entre la comunidad y el estado, poniendo en riesgo las acciones de conservación. En Río Caña el estado cedió los derechos de propiedad al gobierno comarcal

indígena, aunque no hay una clara definición en cuanto al retiro para uso tradicional y de subsistencia. Esta situación implica una vulnerabilidad para la IC dada una tradición de consumo.

En definitiva los derechos de propiedad sobre el recurso están definidos en un nivel intermedio para las tres comunidades, lo cual deja a las IC en condición de vulnerabilidad, ya que éstos son fundamentales para el empoderamiento (Brown, 2000; Meinzen y Di Gregorio, 2004). De todas formas, más del 50% de todos los entrevistados percibe un mejor acceso a las instituciones del gobierno debido a las acciones comunitarias de conservación de TM.

Aunque los derechos de propiedad y la acción colectiva son determinantes para el empoderamiento, la capacidad colectiva para tomar decisiones y actuar en conjunto buscando alcanzar un interés común tiene que estar respaldada por una identidad colectiva. Este reconocimiento individual de pertenencia a una comunidad se relaciona con la dimensión de apego del capital social, o sea los lazos entre las personas que construyen la confianza y cohesión a lo interno de la comunidad (Flora *et al.*, 2004; Emery y Flora, 2006).

Es así como aquellas intervenciones sobre aspectos tradicionales y culturales en actividades sociales, además de la difusión de la información (generada por la IC y en general de aspectos comunitarios), fortalecen los vínculos de confianza y pertenencia, convirtiéndose en herramientas de empoderamiento. En este sentido, en las tres comunidades se desarrollan festivales, con apoyo de las IC, relacionados con sus recursos naturales (en particular las TM), que promueven las tradiciones locales. Si bien son inversiones sobre el capital social tiene un efecto sobre la cultura y tradiciones de la comunidad, incluso con sinergias sobre aspectos financieros (ventas), políticos (acercamiento de instituciones no locales) y de infraestructura (como el caso de Junquillal con la moto y la marimba).

CONCLUSIONES

La sostenibilidad y escala del desarrollo local está en función de un territorio geográfico, los recursos naturales disponibles en este, y una población humana caracterizada por su crecimiento poblacional. Las iniciativas de conservación de tortugas marinas son una herramienta más para los procesos de desarrollo local. Su impacto sobre los diferentes capitales de la comunidad facilita la satisfacción de necesidades para lograr su bienestar. Sin embargo, la dimensión de disponibilidad del recurso (en términos de los beneficios directos que estos generan) y el carácter de aprovechamiento posible determinan la magnitud del impacto sobre el desarrollo de la localidad y su sostenibilidad.

En general, la equidad en aspectos como participación y acceso (a los recursos y beneficios generados por la IC) son imprescindibles para una sinergia entre capitales, de todas formas siempre habrá quienes se sientan perjudicados por la conservación y es importante buscar herramientas de compensación. En los tres estudios de caso los perjuicios se relacionaron con la pérdida de un beneficio económico (por comercialización) y de consumo de productos de TM. Esta pérdida de utilidad no ha sido compensada en Río Caña o Junquillal y constituye una condición de vulnerabilidad para la IC y una amenaza para el recurso. En Ostional estos beneficios fueron potencializados y han sido fundamentales para el desarrollo local. En este caso es importante mencionar que los perjudicados que han actuado en detrimento del proyecto han sido expulsados gracias a la definición en los derechos de propiedad de exclusión otorgados a la ADIO.

Esto nos lleva a las inversiones en capital Político. Fortalecer este capital implica la inversión en la definición de derechos de propiedad sobre el recurso para mejorar las capacidades de toma de decisiones en la comunidad y la implementación de estas. Así se consolida una identidad colectiva y se promueve la descentralización. Por otro lado, las inversiones en capital Político deben contemplar también estrategias de promoción y mercadeo de los bienes y servicios ofrecidos o producidos por la comunidad, de manera que esta tenga mayores y mejores herramientas para influir sobre los mercados.

Por otro lado, los vínculos establecidos entre capitales son recíprocos y entre más se utilice un capital habrá mayor sinergia y fortaleza en cada uno de los otros. Estas sinergias favorecen la sostenibilidad en el largo plazo de la comunidad y la IC. Es así que, las inversiones hechas

sobre un capital tendrán efecto sobre los demás, aunque invertir exclusivamente en uno no es garantía de sinergia. Las inversiones en capital Cultural, Humano, Construido, Social y Político favorecen la sinergia y empoderamiento de las IC por parte de la comunidad. Las inversiones sobre el capital Financiero son más delicadas, debido a que la equidad en la distribución de los beneficios es imprescindible. Los fondos de re-inversión de estos beneficios en obras comunales son una buena alternativa para generar beneficios comunitarios a partir de estos incentivos monetarios. Las inversiones en infraestructura comunitaria amplían la participación sobre los beneficios de la conservación (mecanismos de compensación), ya que suelen tener mayor reconocimiento y efecto multiplicador por su perdurabilidad en el tiempo y se pueden utilizar de diferentes maneras para favorecer el bienestar comunitario. Sin embargo, estas intervenciones son poco comunes y de poco interés para las IC.

En particular, las inversiones en capital Cultural fortalecen la identidad colectiva, esta identidad se fortifica a través de la educación formal e informal (capital Humano), la cual proporciona mejores herramientas para realizar una acción colectiva (capital Social). Incluso, una apropiación, mejor entendimiento y la expresión de esta identidad constituyen un valor agregado a la belleza escénica del lugar. Al incluir la cultura local dentro de los intereses de la IC se establece una plataforma de negociación para orientar los objetivos de la conservación hacia la promoción de los intereses de la comunidad (un proceso participativo) para influir en la manera cómo evoluciona la interacción humana con los ecosistemas.

De esta forma, la educación ambiental se ha convertido en un pilar de las IC, ya que además de ser inversión directa sobre el capital Humano es un medio para fortalecer otros capitales. Esta situación es similar con el fortalecimiento de las organizaciones locales como inversión en capital Social. Sin embargo, ambas intervenciones aisladas no aseguran la sinergia entre capitales, ya que comunidades con orientación ambiental definida y con sus organizaciones fortalecidas, pero sin poder de decisión sobre el recurso o claridad en la motivación para sus acciones colectivas no tienen influencia sobre el mercado (capitales Político y Financiero).

AGRADECIMIENTOS

Amplios agradecimientos a las comunidades de Junquillal, Ostional y Río Caña, en especial a las asistentes locales en campo por su cooperación y participación. A la Fundación

Yanama, al Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) y al Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF) por su inversión en capital Financiero. Al Ministerio del Ambiente y Energía de Costa Rica por el permiso de investigación No. RNVSOI-01-07. Al personal de todas las iniciativas de conservación que permitieron indagar sobre su trabajo. Finalmente, un especial agradecimiento a los revisores anónimos cuyos comentarios ayudaron a estructurar y enriquecer este manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Acevedo, I. A. y A. F. López. 1988. El proceso de la entrevista: conceptos y modelos. Limusa. México, D. F. 200 p.
- Asociación de Desarrollo Integral de Ostional (ADIO). 2007. Nuevos estatutos internos de la Asociación de Desarrollo Integral de Ostional (ADIO). Proyecto "Aprovechamiento racional, manejo y conservación de huevos de la tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*)". Santa Cruz, Costa Rica. Sin publicar.
- Agrawal, A. y E. Ostrom. 2001. Collective action, property rights and decentralization in resource use in India and Nepal. *Politics and Society* 29(4): 585-514.
- Angrosino, M. V. y K. A. Mayz de Pérez. 2000. Rethinking observation: from method to context. *En: Denzin, N. K. y Y. S. Lincoln (eds.). Handbook of qualitative research methods.* Thousand Oaks, CA. Sage Publications. pp. 673-702.
- Arribas, F. 2007. La idea de desarrollo sostenible. *Sistema* 196: 75-86.
- Astroga, M., J. Avendaño y G. Delgadillo. 2007. Análisis y situación actual de conflicto socio-ambiental en el sector Ostional, del Refugio Nacional de Vida Silvestre Ostional, Santa Cruz, Guanacaste. Tesis de Licenciatura en Sociología, Psicología y Geografía, Universidad de Costa Rica, San José. 285 p.
- Aswani, S. 2004. The Roviana and Vonavona Lagoons Marine Resource Management Program. Final report 2002-2004. Disponible en internet: <http://www.anth.ucsb.edu/faculty/aswani/packard/index.html>.
- Barkin, D. 1998. Riqueza, pobreza y desarrollo sostenible. México: Editorial Jus y Centro de Ecología y Desarrollo. México, D. F. 50 p.
- Barrantes, R. 1999. Investigación: un camino al conocimiento, un enfoque cuantitativo y cualitativo. Editorial de la Universidad Estatal a Distancia. San José, Costa Rica. 264 p.
- Berkes, B. y C. Folke. 1992. A systems perspective on the interrelations between natural, human made and cultural capital. *Ecological Economics* 5: 1-8.
- Boisier, S. 2005. ¿Hay espacio para el desarrollo local en la globalización? *Revista de la CEPAL* 86: 47-62.
- Brown, K. 2000. Innovations for conservation and development. *Geographical Journal* 168(1): 6-17.
- Campbell, L. 1998. Use them or lose them? Conservation and consumptive use of marine turtle eggs at Ostional, Costa Rica. *Environmental Conservation* 25(4): 305-319.
- Campbell, L., B. J. Haalboom y J. Trow. 2007. Sustainability of community-based conservation: sea turtle egg harvesting in Ostional (Costa Rica) ten years later. *Environmental Conservation* 34(2): 122-131.
- Carr, A. F. 1956. The windward road. Adventures of a naturalist on remote Caribbean shores. Fl. Univ. Press. USA. 277 p.
- Chaves, Q. A. C. 1986. Viabilidad de los huevos de la tortuga marina *Lepidochelys olivacea* (Eschschotz) en playa Ostional. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad de Costa Rica, Guanacaste, Costa Rica. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. San José Costa Rica. 55 p.
- Christians, C. G. 2000. Ethics and politics in qualitative research. *En: Denzin, N. K. y Y. S. Lincoln (eds.). Handbook of Qualitative Research Methods.* Thousand Oaks, CA. Sage Publications. pp. 133-155.
- Comisión Mundial sobre Medio Ambiente y Desarrollo (CMMAD). 1987. Nuestro Futuro Común. Informe de la Comisión Mundial sobre Medio Ambiente y Desarrollo.
- Costanza, R., R. d'Arge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R. O'Neill, J. Parvelo, R. G. Raskin, P. Sutton y M. van den Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387(6630): 253-260.
- Constanza, R., B. Fisher, S. Ali, C. Beer, L. Bond, R. Boumans, N. Dangelis, J. Dickinson, C. Elliott, J. Farley, E. Gayer, L. Glen, T. Hudspeth, D. Mahoney, L. McCahill, B. McIntosh, B. Reed, A. Tarub-Rizvi, D. Rizzo, T. Simpatico y R. Snapp. 2007. Quality of life: an

- Approach integrating opportunities, human needs and subjective well-being. *Ecological Economics* 61: 267-276.
- Cornelius, S. E. y D. C. Robinson. 1984. Abundance, distribution and movements of Olive Ridley Sea Turtles in Costa Rica (I-IV). Final Report to US Fish and Wildlife Service/World Wildlife Fund.
- Cornelius, S. E., M. Alvarado-Ulloa, J. C. Castro-Iglesias, M. Mata del Valle, D. C. Robinson. 1991. Management of olive ridley sea turtles (*Lepidochelys olivacea*) nesting at playas Nancite and Ostional, Costa Rica. *En: Robinson, J. G. y K. H. Redford (eds.). Neotropical use and wildlife use and conservation. The University of Chicago Press. Chicago and London. pp. 111-135.*
- Denzin, N. K. y Y. S. Lincoln. 2000. Introduction: the discipline and practice of qualitative research. *En: Denzin, N. K. y Y.S. Lincoln (eds.). Handbook of Qualitative Research Methods. Thousand Oaks, CA. Sage Publications. pp. 1-28.*
- Department for International Development (DFID). 2006. DFID's approach to the environment. Department for International Development, Policy. 27 p.
- Drews, C. 2004. Conservación y aprovechamiento de los recursos naturales de Playa Chiriquí en Panamá-Fortalecimiento de la participación, planificación y ejecución local para el uso sostenible de las tortugas marinas. Propuesta de proyecto sometida a la Fundación Manfred-Hermsen. World Wildlife Fund (WWF), San José, Costa Rica, 25 p.
- Elizalde, A. 2009. ¿Qué desarrollo puede llamarse sostenible en el siglo XXI? La cuestión de los límites y las necesidades humanas. *Revista de Educación, Número Especial: 53-75.*
- Emery, M. y C. Flora. 2006. Spiriling up: mapping community transformation with community capitals framework. *Journal of the Community Development Society* 37(1): 19-35.
- Fernández, F. 2002. El análisis de contenido como herramienta metodológica para la investigación. *Ciencias Sociales. Revista de la Universidad de Costa Rica* 2(96): 35-54.
- Fine, M. L., S. Weis, S. Weseen y L. Wong. 2000. For whom? Qualitative research, representations and social responsibilities. *En: Denzin, N. K. y Y. S. Lincoln (eds.). Handbook of Qualitative Research Methods. Thousand Oaks, CA. Sage Publications. pp. 107-132.*
- Fisher, R. J., W. J. Stewart-Maginnis, E. B. Jackson y S. Jeanrenaud. 2005. Poverty and conservation: landscapes, people and power. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 148 p.
- Flora, C. B., J. L. Flora y S. Fey. 2004. Rural communities: legacy and change. Boulder, Co. Westview Press. USA. 416 p.
- Flores, M. y F. Rello. 2002. Instituciones y capital social: un enfoque para analizar las organizaciones rurales. *En: Capital social rural: experiencias de México y América Central. CEPAL, Plaza Valdez y Universidad Autónoma de México. México, D. F. pp. 19-32.*
- Fontana, A. y J. H. Frey. 2000. The interview: from structured questions to negotiated text. *En: Denzin, N. K. y Y. S. Lincoln (eds.). Handbook of Qualitative Research Methods. Thousand Oaks, CA. Sage Publications. pp. 645-672.*
- Francia, A. G. 2004. Incidencia humana sobre la anidación de tortugas marinas: recolección de huevos y desarrollo urbano en playa Junquillal, Guanacaste, Costa Rica. Programa regional en manejo de vida silvestre para Mesoamérica y el Caribe. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. Informe técnico. 19 p.
- Francia, A. G. 2007. Proyecto conservación de tortuga Baula en el Pacífico costarricense. Informe final para Área de Conservación Tempisque, reporte 2005-2007. Guanacaste, Costa Rica. Informe técnico.
- Francia, A. G. y S. Andraka. 2005. Nace el proyecto de conservación de tortugas marinas en playa Junquillal. Proyecto de conservación de tortugas Baulas del Pacífico: El Noti Baula de Junquillal. Junquillal, Costa Rica. Informe técnico.
- Gallopín, G. 2003. Sostenibilidad y desarrollo sostenible: un enfoque sistémico. Serie Medio Ambiente y Desarrollo. CEPAL. No. 64. 44 p.
- Hope, R. A. 2002. Wildlife harvesting, conservation and poverty: the economics of olive ridley egg exploitation. *Environmental Conservation* 29(3): 375-384.
- Infield, M. y A. Namara. 2001. Community attitudes and behavior towards conservation: an assessment of a community conservation program around lake Mburo National Park, Uganda. *Oryx* 35(1): 48-60.

- International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN). 2010. 2010 IUCN Red List of Threatened Species. Disponible en línea: www.iucnredlist.org.
- Kozziel, I. y C. Inoue. 2006. Mamirauá sustainable development reserve, Brazil. Lessons learnt in integrating conservation with poverty reduction. International Institute for Environment and Development. Biodiversity and Livelihoods Issues No.7. www.iiied.org/pubs.
- Madriz, E. 2002. Focus groups in feminist research. *En*: Denzin, N. K. y Y. S. Lincoln (eds.). Handbook of Qualitative Research Methods. Thousand Oaks, CA. Sage Publications. pp. 835-849.
- Marcovaldi, M. A. y G. G. Marcovaldi. 1999. Marine turtles of Brazil: the history and structure of Projeto TAMAR-IBAMA. *Biological Conservation* 9: 135-41.
- Margoluis, R. y N. Salafsky. 2001. Is our project succeeding? A guide to threat reduction assessment for conservation. Biodiversity Support Program. Washington, D.C. 55 p.
- Mariki, S. W. 2002. Country Study for "Poverty Alleviation and Conservation: Linking Sustainable Livelihoods and Ecosystem Management", Tanzania case. IUCN-EARO, Nairobi. 79 p.
- Meinzen, R. y M. Di Gregorio. 2004. Overview. *En*: Meinzen, R. S. y M. Di Gregorio (eds.). Collective action and property rights for sustainable development. 2020 Vision for Food Agriculture and the Environment, Focus II. International Food Policy Research Institute.
- Meylan, A. y M. Donnelly. 1999. Status justification for listing the hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) as critically endangered on the 1996 red list of threatened animals. *Chelonian Conservation and Biology* 3(2): 220-224.
- Millennium Ecosystem Assessment (MEA). 2005. Evaluación de los ecosistemas del milenio. Informe de síntesis. World Resource Institute. Washington DC.
- Montoya, F. y C. Drews. 2007. Livelihoods, community well-being, and species conservation. A guide for understanding, evaluating and improving the links in the context of Marine Turtle Programs. WWF-Marine and Species Program for Latin America and the Caribbean, San Jose, Costa Rica. 86 p.
- Morera, R. 2005. Resumen de huevos comercializados y no comercializados del total de huevos extraídos durante las arribadas del 2005. Asociación Integral de Desarrollo de Ostional, Santa Cruz, Guanacaste, Costa Rica. Reporte técnico.
- Morera, R. 2006. Resumen de huevos comercializados y no comercializados del total de huevos extraídos durante las arribadas del 2006. Asociación Integral de Desarrollo de Ostional, Santa Cruz, Guanacaste, Costa Rica. Reporte técnico.
- Newmark, W. D. y J. L. Hough. 2000. Conserving wildlife in Africa: Integrated Conservation and Development Projects and Beyond. *BioScience* 50(7): 558-592.
- O'gorman, T. L. 2006. Species and People: linked futures. World Wildlife Fund, Swedish International Cooperation Agency, Sida. www.panda.org/species.
- Ordoñez, C., S. Troeng, A. Meylan, P. Meylan y A. Ruiz. 2007. Chiriquí beach, Panama, the most important leatherback (*Dermochelys coriacea*) in Central America. *Chelonian Conservation and Biology* 6(1): 122-126.
- Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo/Organización Internacional del Trabajo/Oficina de las Naciones Unidas de Servicios para Proyectos/UER (PNUD/OIT/UNOPS/EUR). 2002. Las agencias del desarrollo local. Informe técnico. Nueva York.
- Ramírez, A. y J. M. Sánchez. 2009. Enfoques de desarrollo sostenible y urbanismo. *Revista Digital Universitaria* 10: 7.
- Richards, J. D. y D. A. Hughes. 1972. Some observations of sea turtle nesting activity in Costa Rica. *Marine Biology* 16: 297-309.
- Salafsky, N., B. Cordes, J. Parks y C. Hochman. 1999. Evaluating linkages between business, the environment and local communities: final analytical results from the Biodiversity Conservation Network. Biodiversity Support Program, Washington, D.C., USA. 230 p.
- Salafsky, N. y R. Margoluis. 1998. Threat reduction assessment: a practical and cost-effective approach to evaluating conservation development projects. *Conservation Biology* 13(4): 831-840.
- Salafsky, N. y E. Wollenberg. 2000. Linking livelihoods and conservation: a conceptual framework and scale for assessing the integration of human needs and biodiversity. *World Development* 28(8): 1421-1438.
- Shanker, K., A. Hiremath y K. Bawa. 2005. Linking biodiversity conservation and livelihoods in India. *Public Library of Science Biology* 3(11): 394.

- Tapper, R. y J. Cochrane. 2005. Forging links between protected areas and the tourism sector. How tourism can benefit conservation. United Nations Environmental Programme. 52 p.
- Vázquez-Barquero, A. 1988. Desarrollo local. Una estrategia de creación de empleo. Editorial Pirámide, Madrid, España.
- Vázquez-Barquero, A. 1999. El desarrollo local: una estrategia para el nuevo milenio. *Revista de Estudios Cooperativos* 68: 15-23.
- Villate, R. 2007. Iniciativas de conservación y su efecto sobre el bienestar de la comunidad. Tesis de Maestría en Socioeconomía Ambiental, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 163 p.

ANIMAL VISITATION AND POLLINATION OF FLOWERING Balsa TREES (*Ochroma pyramidale*) IN PANAMA

VISITA DE ANIMALES Y POLINIZACIÓN DE ÁRBOLES DE BALSÓ (*Ochroma pyramidale*) EN PANAMÁ

Roland Kays^{1,2,3}, M. Elizabeth Rodríguez^{4,5}, Lina María Valencia^{4,7}, Robert Horan⁸, Adam R. Smith^{3,6} and Christian Ziegler³

¹North Carolina Museum of Natural Sciences, 11 W. Jones Street, Raleigh, NC, 27601, USA. ²Fisheries, Wildlife & Conservation Program, North Carolina State University, Box 7646, Turner House Raleigh, NC, 27695, USA. ³Smithsonian Tropical Research Institute, Box 0843-03092, Balboa, Ancon, Republic of Panama. ⁴Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Apartado Aéreo 4976, Bogotá, Colombia. ⁵Department of Biological Sciences, University of Wisconsin-Milwaukee, Box 413, Milwaukee, WI 53201, USA. ⁶Current address: Department of Biological Sciences, George Washington University, Washington, District of Columbia, USA. ⁷Department of Anthropology, University of Texas at Austin, 1 University Station SAC 4.102 Mail Code C3200, Austin TX 78712, USA. ⁸Warnell School of Forestry and Natural Resources, University of Georgia, Athens, GA 30602, USA.

Corresponding author: roland.kays@naturalsciences.org

Fecha de recepción: 29 de agosto de 2012 - Fecha de aceptación: 10 de noviembre de 2012

ABSTRACT. We describe the patterns of nectar production, animal visitation, and animal movement at balsa (*Ochroma pyramidale*, Malvaceae) trees. Individual flowers opened for one night and nectar production was highest in the early evening, declining over the night, totaling 25.5 ml/flower. Sugar concentration averaged 12.4 percent and decreased through the night. Each flower produced an average of 11.6 kcal worth of nectar over one night and a large tree at peak blooming (60 flowers) offered 705 kcal to lure in pollinators each night. We recorded 22 vertebrate species feeding on flowers including 13 diurnal birds, two diurnal mammals, five nocturnal non-flying mammals, and at least two bat species. Kinkajous (*Potos flavus*) were the most frequent visitor at the flowers, and spent the most time feeding, bats were seen regularly, but only for very brief feedings. The nocturnal mammals occasionally interacted aggressively, with dominance set by body size. Animal activity paralleled nectar production, most occurred in the first half of the night. Heavy pollen loads were seen on the nocturnal mammals, and preliminary experiments suggest they are the main pollinators. We suggest that an evolutionary strategy of attracting both bats and non-flying mammals would benefit a tree by dispersing pollen in two patterns: small pollen loads large distances on bats, and large pollen loads shorter distances by non-flying mammals. Furthermore, we use animal tracking data to show that flowers fed on early in the evening, when they offer the best reward to pollinators, are more likely to have pollen dispersed to other trees.

Key words: animal tracking, bats, birds, Didelphidae, arboreal mammals, pollination, Procyonidae.

RESUMEN. Se describen los patrones de producción de néctar, visitas y movimientos de animales en árboles de balsa (*Ochroma pyramidale*, Malvaceae). Cada flor floreció por solo una noche y la producción de néctar fue mayor durante la primera parte de la noche, decreciendo lentamente a través de la noche, con un total de 25.5 ml de néctar por flor. La concentración de azúcar fue en promedio de 12.4 por ciento, pero también disminuyó durante la noche. Cada flor produjo un promedio de 11.6 kcal de néctar por noche y cada árbol tuvo un pico de floración (aproximadamente 60 flores) que ofreció 705 kcal para atraer polinizadores cada noche. Se registraron 26 especies de vertebrados alimentándose de las flores, incluyendo 17 de aves diurnas, dos de mamíferos diurnos, cinco de mamíferos nocturnos no voladores, y al menos dos especies de murciélagos. Los cusumbos (*Potos flavus*), fueron los visitantes más frecuentes de las flores y pasaron la mayor parte del tiempo alimentándose; los murciélagos fueron vistos regularmente, pero durante muy cortos espacios de tiempo. Los mamíferos nocturnos ocasionalmente interactuaron agresivamente, con los niveles de dominancia determinados por el tamaño corporal. La actividad de los animales fue paralela a la producción de néctar, siendo la mayoría de las ocurrencias en la primera mitad de la noche. Cargas grandes de polen fueron vistas en mamíferos nocturnos, y experimentos preliminares sugieren que son los principales polinizadores. Se sugiere que una estrategia evolutiva que atrae

tanto a murciélagos como a mamíferos no voladores puede beneficiar a un árbol, dispersando polen en dos patrones: cargas pequeñas de polen a largas distancias en murciélagos, y cargas grandes de polen a cortas distancia por medio de mamíferos no voladores. Además, los datos de seguimiento de los animales, demuestran que las flores de las que los animales se alimentan temprano en la noche, cuando estas ofrecen la mayor recompensa a los polinizadores, son más probables de tener su polen dispersado a otros árboles.

Palabras clave: seguimiento de animales, murciélagos, aves, Didelphidae, mamíferos no voladores, polen, Procyonidae.

INTRODUCTION

The likelihood that non-flying mammals could be effective pollinators was initially viewed with skepticism (Bawa, 1990), but has since been shown to be important in a variety of tropical systems (Goldingay *et al.*, 1991; Carthew and Goldingay, 1997). However, non-flying mammals remain a relatively small proportion of all pollination systems. The evolution of these relationships are probably restricted by a tradeoff related to body size: larger animals are more likely to move pollen long distances (Jetz *et al.*, 2004), but are also more likely to damage flower parts (Bawa, 1990). Bats and birds are widely considered to be superior pollinators to non-flying mammals because they are less destructive to flowers and can disperse pollen further through their nightly flights (Bawa, 1990).

The balsa tree (*Ochroma pyramidale*) is a conspicuous Neotropical tree presumably pollinated by mammals. Balsa is one of the first pioneer tree species to grow in large clearings and along forest edges, its wind dispersed seeds are adapted to colonize these open areas, and its famous light-weight wood is a consequence of its incredibly rapid growth (Whitmore, 1983). Flowering balsa trees often bustle with animal activity late in the afternoon and into the night (Angier and Ziegler, 2011), especially late in the wet season (~November-December) when community-level floral resources are at their lowest in central Panama (Wright and Calderon, 1995). Their flowers open shortly before sunset and each produces nectar for one night. Balsa trees require cross-pollination, as only 15 percent of self-pollinated flowers produce fruit, and those contain <0.5 percent of the number of seeds of cross-pollinated fruits (Bawa, 1974). Given their large (~10 cm) nocturnal white flowers, bats are widely presumed to be their main pollinator (Faegri and VanDerPijl, 1971; Whitmore, 1983). Supporting this, balsa pollen has been recorded on the fur of a variety of frugivorous and nectivorous bats (Heithaus *et al.*, 1975; Tschapka, 2004).

However, bats are only part of the community of animals that can be seen visiting balsa flowers, although this has only been described anecdotally (Janson *et al.*,

1981; Mora-Benavides *et al.*, 1999; Angier and Ziegler, 2011), and the cup shape, robust structure, and upright orientation of balsa flowers suggest adaptation to non-flying mammalian pollinators (Janson *et al.*, 1981). Here we describe the interactions between balsa trees and the animals visiting their flowers in Central Panama. We relate the temporal pattern of nectar production with the overall animal activity at the trees and the results of preliminary pollination experiments. We also evaluate the general movement potential of the mammal species and the detailed movement patterns of what is likely one key pollinator, kinkajous (*Potos flavus*).

MATERIALS AND METHODS

OBSERVATIONS

Our primary data come from observations of animals and nectar measurements made from three 18-25 meter scaffolding towers erected at three balsa trees. Because balsa wood is structurally weak, trees are not safe for human climbing. Therefore flower measurements were made opportunistically when flowers opened near the tower, and observations of animals were made only when they were visible within the tree from the tower.

Our observations were made from three trees in the tropical moist forest in central Panama, near the Panama Canal. The “BCI tree” was on Barro Colorado Island near the laboratory clearing (9°9'59.0394", -79°50'12.8394"). This was a large tree (~15 m crown diameter) that presumably sprouted during construction of the nearby dormitories in the early 1990's. The “Pipeline tree” was near Pipeline road in Parque Nacional Soberania (9°7'57", -79°43'34.32") and was approximately 10 m in crown diameter. The “Gamboa tree” was near the Gamboa Rainforest Resort (9°7'40.8", -79°41'48.8394") growing along side a pond. This was actually a collection of four trees with branches intertwined and a complete crown diameter of ~10 m. The three sites were within 16 km of each other. The BCI and Gamboa trees both had some human activity near them, but this is typical for pioneer

species such as balsa that thrive in the face of recent disturbance.

All observation data were collected in conjunction with a photography project using the same towers (Angier and Ziegler, 2011). In this paper we report only general observations from sessions that included photography (*e.g.* total species observed). All detailed observation data were recorded by a lone observer during other sessions on the tower with minimal light and noise. Detailed observation data included the estimated arrival and departure of all animals from a tree, and the exact duration of feeding on a subset of focal flowers.

During each day of observations we counted all the flowers that were open. Because the Pipeline tree was relatively small it was practical to count every flower in the tree. However, approximately 40 percent of the very large BCI tree crown was not visible, so flower counts are not complete for the tree. The Gamboa flowers represented multiple trees with interwoven branches, so flower estimates here were a total of what was visible from our tower, and should be viewed as an indication of the total flowers available to animals, but not a count from a single tree. We were unable to count flowers in the tail end of the flowering period because the towers were no longer available.

We spent a total of 728 h observing animals in balsa trees, including 342 daylight hours (between 0600-1800 h) and 386 nocturnal hours (between 1900-0500 h). Although we did record observation at all times of day, we focused most of our effort on the periods of time that had greater animal activity—afternoon and early evening. Detailed observations of all animals arriving and departing from balsa trees (without photographers present) totaled 370 h and were conducted primarily between 1500-0600 h. During these observations we recorded the duration of feeding at focal flowers, and noted any interactions between animals in the trees.

We took 247 measurements of nectar volume from 15 flowers from the three trees (10 on Gamboa tree, four from Pipeline, one from BCI). Flowers were covered with mesh fabric to prevent feeding by any animals, and all the nectar was extracted with a syringe every 30 min. This nectar was frozen and subsets of 223 samples from two trees were analyzed for sugar concentration with a Leica refractometer (model #7531L) which measured °Brix (g sucrose/100 g solution). We converted °Brix to percent sugar by volume (g sucrose/100 ml solution) following

Bolten *et al.* (1979) and report those values below.

POLLINATOR EXCLUSION EXPERIMENTS

Flowers on the Gamboa and Pipeline trees were subject to one of four treatments: 1) Six flowers were left unmanipulated; 2) 13 flowers were covered with a wire mesh cage with square openings approximately 0.9 cm across. Bees readily passed through these cages (ARS pers. obs.), but vertebrates and large moths could not access the flowers; 3) Six flowers were covered by mosquito netting until sunset, and then left open throughout the night; 4) 13 flowers were left to open naturally and then covered with mosquito netting at sunset and throughout the night. We tagged these flower buds with flagging and monitored their development of fruit.

ANIMAL MOVEMENT

We present general movement statistics for the mammal species that we recorded visiting balsa by drawing from the literature; similar data were not available for most bird species. We also analyzed the nightly movement pattern of kinkajous in more detail to evaluate the effect of the time of day an animal fed on the flower on the subsequent movement of the pollen transported on the animals' fur. Kinkajou movements come from two data sets, one was from 10 individuals collected by following habituated radio-collared kinkajous for 6 h (dusk to midnight or midnight to dawn) and recording their behavior and location at 10 min intervals (Kays and Gittleman, 2001). Because those observation data were limited to 6-h intervals we collected new data for this study with GPS collars (E-Obs, GmbH, Munich, Germany) set to record locations every 10 min for the entire night (starting before they leave their day-den, and ending after they have returned to a den). These collars were fitted to one male and one female kinkajou following the same trapping protocol described in Kays and Gittleman (2001), with permits from the Autoridad Nacional del Ambiente (ANAM). All of these animals were tracked in Parque Nacional Soberania near the site of the Pipeline tree. All movement data are available at www.movebank.org (we will have doi number for dataset).

Because we do not know the rate at which pollen fall off fur, we calculated movement statistics for three time intervals (3, 6, and 12 h). We do not consider longer time intervals, presuming that all pollen would be groomed off by the end of the animals' daytime sleeping bouts. We analyzed kinkajou trajectories using the Adehabitat package for R (Calenge, 2006), and used the mindistkeep

function to filter out consecutive movements smaller than 20m, considering them a mix of GPS error and within-tree movements. We calculated two movement statistics for these intervals: the total movement path length was used as a proxy for the likelihood of encountering another flowering balsa tree, while the total displacement distance was calculated as a measure of maximum linear distance the pollen could be dispersed from the feeding tree.

To evaluate the effect of the time of day that animals fed on balsa flowers on the potential subsequent movement of pollen we calculated movement statistics starting from three events: an animal's first feeding bout after waking up in the early evening, midnight, or their last feeding before returning to their den-tree in the early morning. This totaled 99 post-meal movement trajectories. These feeding events come from all times of the year and were not typically in balsa trees, but represent the characteristic nightly feeding and movement patterns of kinkajous. We directly observed these feeding events during behavioral follows (Kays and Gittleman, 2001). For the two animals wearing GPS collars for which we have no behavioral observations, we used data from 3-axis accelerometers to infer feeding events. These sensors were integrated into the collars and measured fine-scale (18 Hz) movement of

the animals for 4.3 sec every one minute. We combined this sensor data with the GPS locations to identify probable feeding events as places where the animals' position did not change over 20 min, but the accelerometers indicated they were active. This activity pattern was notably different from sites where they were stationary and resting in a tree (Shepard *et al.*, 2008; Holland *et al.*, 2009).

RESULTS

NECTAR

We counted the flowers open in a tree on 123 nights (Figure 1), showing just a few flowers in the first week, a gradual increase in the second week, and strong flower production in weeks 3, 4, and 5, followed by a dramatic drop off in the sixth week, after which we made fewer observations because the towers were not available. The maximum flowers counted on one night were 64 in the Gamboa trees, and 61 at the single crown of the BCI tree. Flowers started opening at the Gamboa trees a week before reported in figure 1 but variegated squirrels (*Sciurus variegatoide.s*) consumed them in the afternoon before they opened. The seasonality we observed in 2009-10 was approximately one month later than observed in typical years, when flowering usually begins in late November

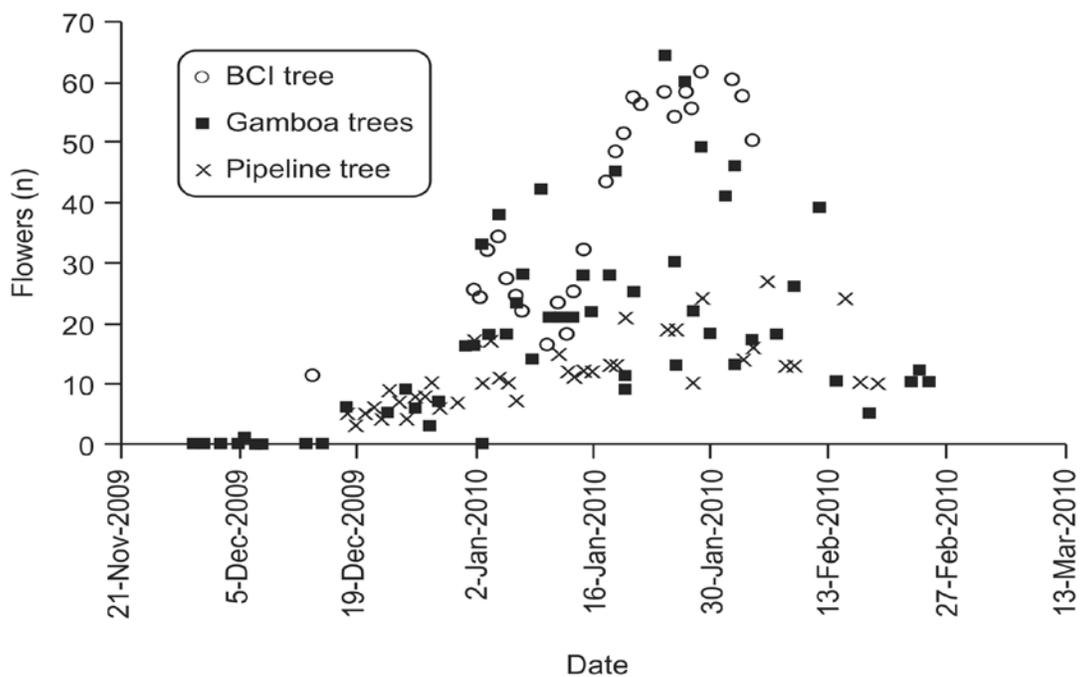


Figure 1. Number of open flowers counted per night at three balsa trees. This was an atypical year in that flowers first opened *ca.* 1 month later than normal. Approximately 60 percent of the BCI tree crown was visible to count flowers, while the Gamboa count includes four smaller trees with intertwined branches.

(Croat, 1978; Tschapka, 2004).

There was a strong relationship between time of day and nectar production. The first measurement after the flower opened was always the highest (average 4.9 ml ± 1.3, Figure 2) suggesting that the flower had been producing nectar for a while before opening. Subsequent production declined slowly over the night, from 1.3 ml/30 min at the start of the evening down to 0.2 ml/30 min by dawn (Figure 2). Based on average production rates, we estimate that typical flowers produce a total of 25.5 ml during the one night they are open. There was no statistical difference in nectar produced between the three trees we monitored (ANOVA df = 2, p>0.68). The best general linear model predicting nectar volume (excluding first-measurement of the day) included only time of day (coded as hours after 1600, coefficient 0.036, p<0.0001). Date was not a significant variable in the model.

The mean sugar concentration (by volume) was 12.4±2.2 percent. This also decreased over the night (Figure 2), averaging 13.3 percent sugar at 1800 h and 7.9 percent at 0600 h. There was also a smaller difference between the two trees we measured, but no obvious change over the season. The best general linear model included both hour and tree (p<0.0001) and was 1.9 AIC points better than next model, which included hour, tree and date (hour coefficient = -0.029, p<0.001; tree coefficient 0.027, p = 0.021; day coefficient = -0.000246, p = 0.82).

Using the 12.4 percent average in sugar concentration, and assuming 3.87 kcal/g of sugar (Bolten *et al.*, 1979), each flower produces an average of 11.75 kcal over one night. Further extrapolating, a tree at its peak, with 60 flowers, would be offering 705 kcal worth of nectar to lure in pollinators each night. Most of these calories are produced by late afternoon or early evening (52.1% calories by 2100 h, and 90.5% by 0200 h).

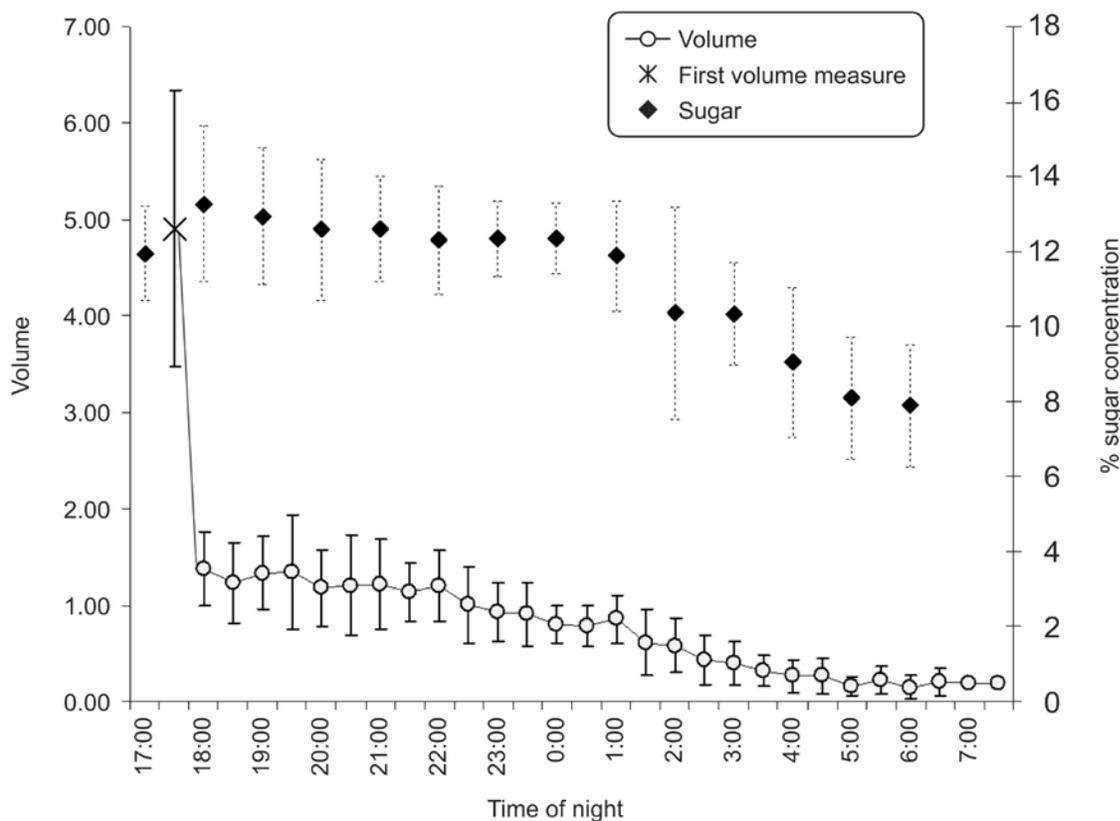


Figure 2. Average and standard deviation of nectar volume and sugar concentration produced by balsa flowers over the course of a night as measured every 30 min from 15 flowers of three different trees.

ANIMAL VISITATION

We recorded 22 vertebrate species feeding on flowers including 13 diurnal birds, two diurnal mammals, five nocturnal mammals, and at least two bat species (Table 1). Animal communities differed between trees, with the BCI tree being markedly less diverse. Numerous insects were also attracted to the flowers, including a variety of small moths, hawk moths, stingless bees (*Meliponini*), honey bees (*Apis mellifera*), nocturnal sweat bees (*Megalopta centralis* and *M. genalis*), and a variety of wasps (at least four diurnal species and one nocturnal *Apoica* sp.). No ants were observed to feed on the nectar. We observed smaller predators of insects near flowers including one gecko (*Hemidactylus frenatus*), a small frog (*Hyla ebracata*) and a large praying mantis (*Phyllonates* sp., Figure 3a). We also observed one snake (juvenile *Boa constrictor*), capable of hunting hummingbirds, but too small to take an opossum (Figure 3b). We did not observe any larger predators, such as owls or eagles, near the flowering trees.

Some flowers accumulated dead insects within their nectar pool (Figure 3c), primarily stingless bees and honey bees similar to what was reported by Brighenti and Brighenti (2010), and also small moths. This was most prominent in flowers that opened early in the day, or had small openings in the bloom (apparently chewed by the bees themselves) that allowed insect to enter before the flowers were open. These could accumulate many dozen insects per flower. We observed the white-faced capuchin monkeys (*Cebus capuchinus*) and woolly opossums (*Caluromys derbianus*) eating these insects. Other birds and nocturnal mammals would drink from flowers with dead insects in them, but were not observed obviously chewing solid food at the flowers, so are presumed not to have eaten the insects.

The capuchin monkeys, orange-chinned parakeets (*Brotogeris jugularis*), caciques (*Cacicus* sp.), oropendolas (*Psarocolius* sp.) and hummingbirds could drink nectar before the flowers opened. A variety of species of hummingbirds would probe their bills between the petals to sip nectar without touching pollen (Figure 3d) while the parakeets would chew through the base of the flower and lick the nectar that dribbled out (Figure 3e). The capuchins would simply tear the petals open to get the nectar, sometimes destroying the flowers (Figure 3f). The caciques and oropendolas would pry open the petals with their beak. When they drank from open flowers, they often perched on the stamen and left with pollen visible on their feet. The variegated squirrels also fed on unopened flowers,

typically arriving earlier in the day (often before we began our systematic observations), and destroying entire flowers by breaking them off at the base and chewing through the outer petals to eat the inside of the buds (Figure 3g). Squirrels were never observed feeding from open flowers, while hummingbirds, caciques, oropendolas, parakeets, and capuchin monkeys fed from both open and closed flowers. Woodpeckers were only observed to feed early on the morning on any nectar left over from the night before.

All other animals were observed feeding on open flowers only. Most of these species presumably had their head dusted with pollen as they fed on the flowers, although the structure of flowers may have allowed smaller species to avoid bumping into the stamen. We regularly observed most of the larger mammals (especially kinkajous, olingos [*Bassaricyon gabii*], and night monkeys [*Aotus lemurinus*] with their heads covered with pollen [Figure 3h]), while pollen was only occasionally visible on the heads of birds or smaller mammals after feeding on a flower.

Animal activity followed a predictable daily rhythm with capuchin monkeys and birds visiting the trees in a burst of activity starting around 1600 h and nocturnal animals visiting primarily in the few first hours after sunset, followed by less frequent visits later in the night (Figures 4, 5). Across all three trees scarlet-rumped caciques (*Cacicus uropygialis*), and capuchin monkeys were the most frequent diurnal visitors to flowers, while kinkajous, common opossums (*Didelphis marsupialis*), and woolly opossums were the most frequent nocturnal visitors (Table 1, Figure 4). A large and a small bat species were observed on most nights, making very short visits to the flowers (approximately 2-3 sec per visit). The larger species was identified by a photograph as *Phyllostomus hastatus* and the smaller bat as *Glossophaga* sp. However, bat visitation was rare and brief, and photographing these bats was difficult, thus we can not rule out that other species were not present.

We recorded all vertebrate animal visitations to 434 flowers on 33 different days, with each flower observed for an average of 6.3 h. On average, each focal flower was fed on 5.2 (\pm 0.49 SD) times by 1.7 species (\pm 0.87 SD) including 1.5 (\pm 0.78) nocturnal mammal species and 0.17 (\pm 0.48) diurnal bird and mammal species. At night, some individuals would remain in the tree for extended periods of time, repeatedly visiting all of the open flowers (aka traplining), while others would feed on open flowers once and then leave the tree. Common opossums were the most frequent traplining species (475 consecutive feeding

Table 1. Vertebrate species observed feeding on the nectar of balsa flowers. Observations were made over 728 hours from towers constructed along side three separate trees during 54 days dedicated to quiet observation as well as 72 additional occasions when flash photography was also conducted. Hummingbird and bat species could not always be distinguished.

SPECIES	COMMON NAME	DAYS OBSERVED	DESTROYED FLOWERS	TREES OBSERVED IN		
				BCI	GAMBOA	PIPELINE
<u>Nocturnal</u>						
<i>Potos flavus</i>	Kinkajou	56		Y	Y	Y
<i>Caluromys derbianus</i>	Derby's woolly opossum	47		Y	Y	Y
<i>Glossophaga</i> sp.	Nectar feeding bat species	44		Y	Y	Y
<i>Phyllostomus hastatus</i>	Greater spear-nosed bat	45		Y	Y	Y
<i>Didelphis marsupialis</i>	Common opossum	41		Y	Y	Y
<i>Bassaricyon gabbii</i>	Olingo	39			Y	Y
<i>Aotus lemurinus</i>	Gray-bellied night monkey	22			Y	
<u>Diurnal</u>						
<i>Cacicus uropygialis</i>	Scarlet-rumped cacique	41			Y	Y
<i>Cebus capuchinus</i>	White-fronted capuchin	21	Y	Y		Y
<i>Florisuga melivora</i> , <i>Amazilia tzaucatl</i> , <i>Damophila Julie</i> , <i>Anthracothorax nigricollis</i>	Hummingbirds: white necked jacobin, rufous tailed hummingbird, violet bellied hummingbird, black-throated mango	19		Y	Y	Y
<i>Psarocolius wagleri</i>	Chestnut-headed oropendola	14		Y	Y	Y
<i>Melanerpes pucherani</i>	Black-cheeked woodpecker	13			Y	Y
<i>Cacicus cela</i>	Yellow-rumped cacique	11			Y	Y
<i>Brotogeris jugularis</i>	Orange-chinned parakeet	10	Y		Y	
<i>Sciurus variegatoides</i>	Variiegated squirrel	10	Y		Y	
<i>Dacnis cayana</i>	Blue dacnis	5			Y	Y
<i>Psarocolius decumanus</i>	Crested oropendola	4			Y	Y
<i>Gymnomystax mexicanus</i>	Oriole blackbird	1			Y	
<i>Cyanerpes cyaneus</i>	Red-legged honeycreeper	1		Y	Y	Y

events observed), followed by kinkajous (399), woolly opossums (205), olingos (131), capuchin monkeys (58), and night monkeys (29). Capuchin monkeys had the fastest traplining rate (average 7.3 min between feeding events at the same flower), followed by woolly opossums (10.8), night monkeys (14.2), common opossum (16.8), olingos (19.1), and kinkajous (26.4).

We observed aggressive interactions between animals in balsa trees 31 times, always among nocturnal mammals (Table 2). Most (55%) of these were between conspecific individuals, while another 26 percent were of the larger species (kinkajous) chasing out smaller species. Most interactions involved rapid chases and aggressive vocalizations but no physical contact. Contact was observed

Figure 3



Figure 3. Photographs of animals at balsa trees including two predatory species: A) mantis *Phyllonvates* sp.; B) a young *Boa constrictor*) there to hunt nectar-feeding species attracted to the tree; C) a *Caluromys derbianus* drinking from the nectar pool of a balsa flower that also has some drowned insects in it; D) humming birds, including this *Florisuga melivora*, typically stole nectar without contacting the pollen by probing between the petals of a balsa flower; E) three species frequently damaged flowers including the orange-chinned parakeets (*Brotogeris jugularis*) that would chew holes from the base of the flowers and drink the nectar that dripped out; F) the white-faced capuchin monkeys (*Cebus capuchinus*) that would often break the petals or stamen of the flowers while feeding; G) the variegated squirrels (*Sciurus variegatoides*) that would pick and eat flowers just before they bloomed; and H) the arboreal nocturnal mammals, especially the kinkajou were often observed to accumulate large amounts of pollen on their face after feeding on the nectar of balsa flowers.

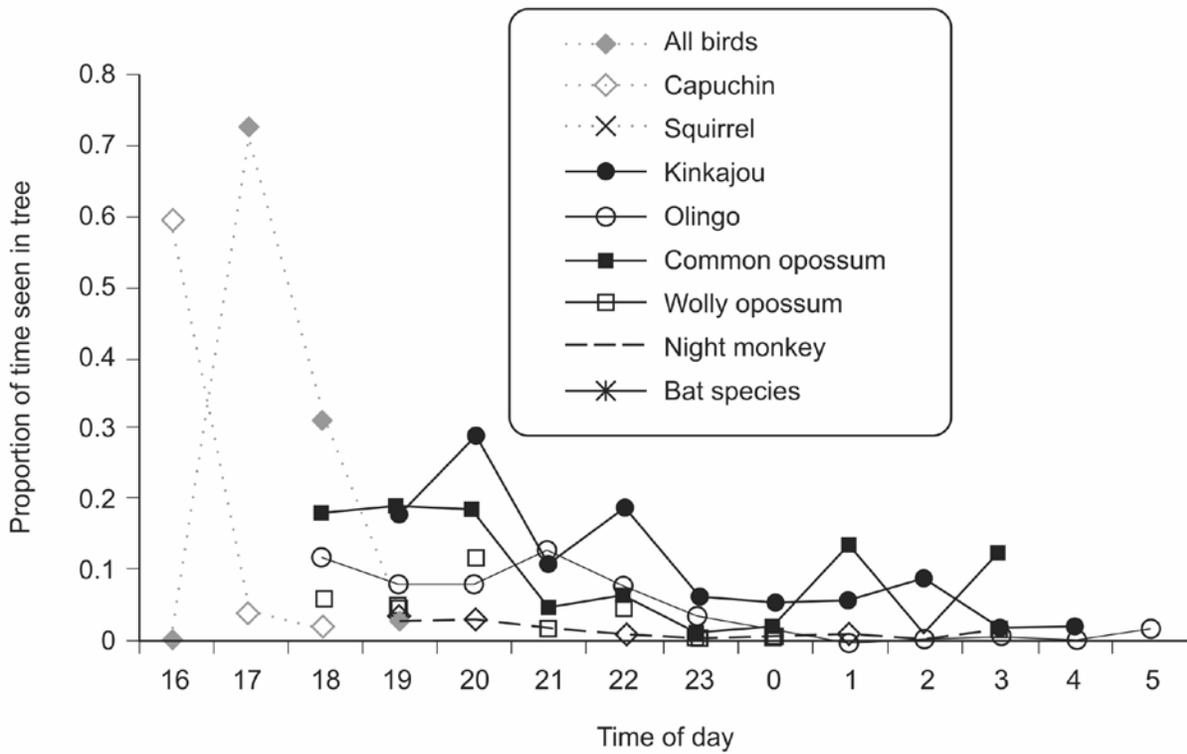


Figure 4. The time that different animal species were observed in balsa trees during 370 h of quiet observation from canopy towers constructed along side three trees.

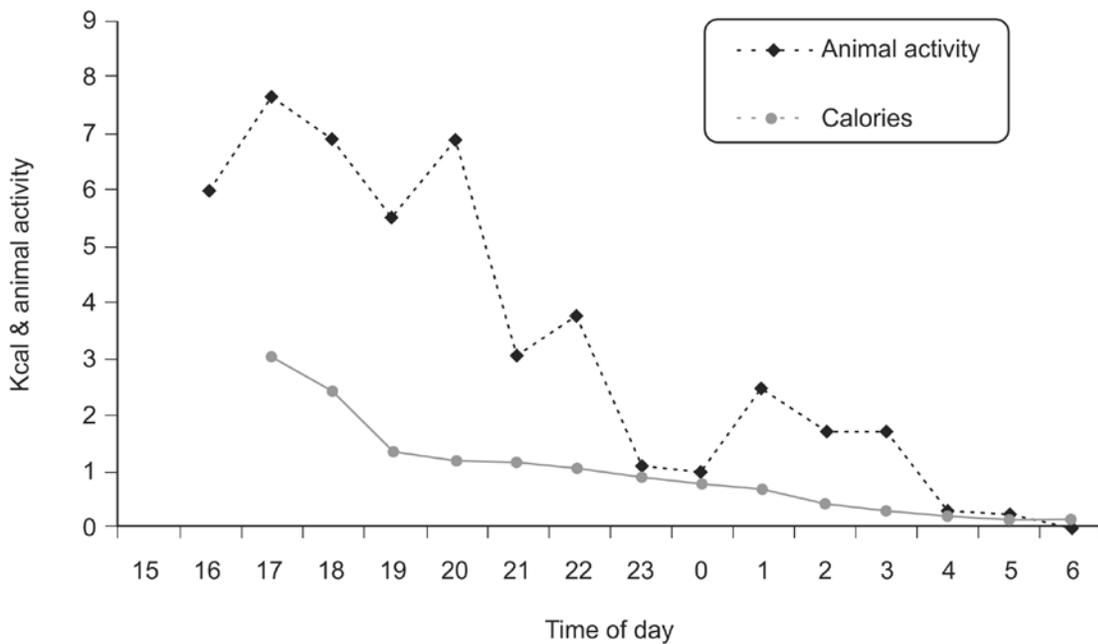


Figure 5. Animal activity and nectar production by balsa trees. Flowers opened around 1700 h but some animals visit before to feed from closed flowers. Animal activity is the proportion of observation time that animals were present in the tree x 10.

twice, once when a kinkajou chased and bit a common opossum, and a fight between two common opossums. Overall, aggression was relative rare and low intensity, with most of the smaller species taking care to avoid larger animals in the tree. For example, if a kinkajou and olingo were both feeding in the tree, the olingo would frequently

POLLINATOR EXCLUSION EXPERIMENTS

Four of the six unmanipulated flowers left open all day and night produced fruit (Table 3). None of the 13 flowers with cages that excluded vertebrates but were accessible to bees produced fruit. The flowers left open to nocturnal but not diurnal vertebrates had similar results to the

Table 2. Number of aggressive interactions observed between nocturnal mammals in balsa trees. The animal on the left was the winner of the interaction against the animal listed across the top. Species are sorted by weight.

	KINKAJOU	OLINGO	COMMON OPOSSUM	NIGHT MONKEY	WOOLLY OPOSSUM
Winner	2-3 kg	1-1.5 kg	0.5-1.5 kg	0.5-1.3 g	0.3 g
Kinkajou	10	3	2	3	
Olingo		4			
Common opossum			3		2
Night monkey					
Woolly opossum					4

look around the tree to keep track of where the kinkajou was to avoid an encounter by feeding in other parts of the tree. The smallest non-flying mammal species, the woolly

unmanipulated group (3/6 fruited) and kinkajous were observed feeding in all three flowers that were pollinated, while opossums were seen feeding in two that were not.

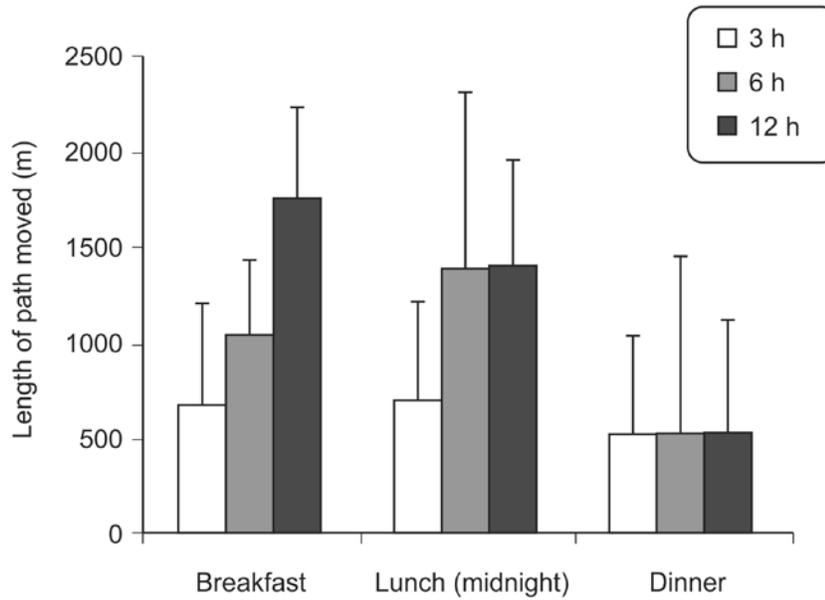
Table 3. Results of pollinator exclusion experiments done at the Gamboa balsa trees. Behavioral observations during these experiments indicated that kinkajous fed at all three of the nocturnal-animals excluded flowers that were successfully pollinated, while a woolly opossum and common opossum each fed from one of the flowers that did not produce fruit. Likewise, woolly opossums were observed feeding on two of the positive control flowers that did not produce fruit.

TREATMENT	N	FRUITED
Small insects only	13	0
Positive control (nothing excluded)	6	4
Nocturnal animals only (birds and monkeys excluded)	6	3
Diurnal animals only (nocturnal mammals excluded)	13	1

opossum, would typically arrive at the tree early in the evening, and then leave whenever a larger species arrived, often returning to feed shortly after their departure.

Observations did not continue all night so we can not say for certain that other animals did not also visit these flowers. Only 1 of 13 flowers left open to diurnal but not nocturnal vertebrates produced fruit.

A



B

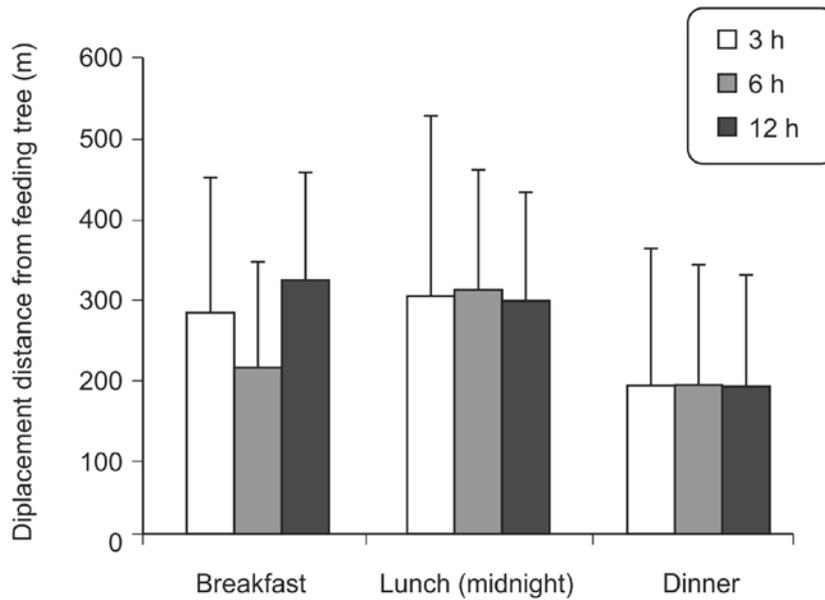


Figure 6. The average (+standard deviation) length of the path (A) and linear displacement distance (B) moved by kinkajous 3, 6, and 12 h after eating. Feeding events occurred immediately after waking up (breakfast), midnight (lunch), or as their last meal before going to sleep for the day (dinner).

Table 4. Scale of nightly movement for nocturnal mammals that visited *Ocroma* flowers.

SPECIES	BODY MASS (kg)	HOME RANGE (ha)	NIGHTLY DISTANCE MOVED (m)	REFERENCE
Kinkajou	2-3	20-50	2024	Panama (Kays and Gittleman, 2001)
Olingo	1-1.5	37	1412	Panama (Kays, 2000)
Common opossum	0.5-1.5	12 (f) 112 (m)	1025 (f) 1376 (m)	Venezuela (Sunquist <i>et al.</i> , 1987)
Night monkey	0.5-1.3	6-12	708	<i>Aotus trivirgatus</i> in Peru (Wright, 1986)
Woolly opossum	0.3	3	unknown	<i>Caluromys philander</i> in French Guiana (Julien-Laferriere, 1995)
Greater spear-nosed bat	0.1	Many km ²	>9 km from roost	Santos <i>et al.</i> (2003)
Nectar feeding bat	0.01	~100 ha	Recaptured >1 km distance	Laval and Fitch (1977)

ANIMAL MOVEMENT

Our review of the literature showed that the two bat species that visited balsa trees had a greater movement potential than the non-flying mammals (Table 3). The night monkey, woolly opossum, and female common opossums have such small home ranges they probably have limited potential to cross pollinate trees. Kinkajous, olingos, and male common opossums have larger ranges, and thus a greater chance of encountering multiple balsa trees in one night. Though bat visitation was rarely documented and feeding duration shorter than other species, the long distance movement patterns of these species provide the potential for longer distance cross pollination.

The kinkajous we tracked moved on average 2024m per night. As is expected from their daily rhythms, kinkajous were much more likely to move large distances after meals early in the day (Figure 6a, ANOVA meal time $df = 2$, $p < 0.001$, time after meal $df = 2$, $p < 0.001$, meal*time interaction $df = 3$, $p < 0.01$). However, there was less of an effect on displacement distance, with only meal time having an effect (Figure 6b, ANOVA $df = 2$, $p < 0.001$), resulting from animals using circuitous movement paths to remain within their territories.

DISCUSSION

Non-flying mammals have been recognized as effective pollinators (Carthew and Goldingay, 1997), however, there is still little experimental evidence to support this (Goldingay

et al., 1991), and our understanding of their relative effectiveness is shallow. Our review of the literature, and new observations around balsa trees in Panama, suggests that non-flying mammals have more limited movement than birds or bats, but that the larger species cover enough area to move pollen between multiple individual trees. Furthermore, due to their larger bodies and more intensive feeding on flowers, non-flying mammals probably carry heavier pollen loads away from trees than birds, bats, or insects. Thus, we offer a new hypothesis that non-flying mammals distribute relatively large amounts of pollen to trees within a relatively smaller area, while bats disperse smaller amounts of pollen over larger areas.

Although our sample sizes are small, our experimental results suggest that bees do not act as a significant pollinator of balsa. We observed no evidence that bee foraging reduces vertebrate pollination as in the related *Pseudobombax ellipticum* (Eguiarte *et al.*, 1987). Diurnal visitors (likely monkeys or birds) may have pollinated one flower in our experiment, but we cannot exclude the possibility that this flower selfed, as seen in low frequencies in a Costa Rican population of balsa (Bawa, 1974). Balsa is typically described as “bat-pollinated”, but our study suggests that arboreal mammals, especially kinkajou, play an important role in pollination as well. We recommend additional pollinator exclusion experiments to confirm these results, and possibly also compare the effectiveness of bats with other nocturnal mammals.

Our average nectar volume per flower is similar to that reported for balsa in La Selva, Costa Rica (Tschapka, 2004), but higher than those reported from Guanacaste, Costa Rica, the Ivory Coast, and Brazil (9.4 ml – 16.7 ml) (Jaeger, 1974; Opler, 1983; Brighenti and Brighenti, 2010), and picked flowers from BCI allowed to open in the lab (5.85 ml; Roulston, 1997). Neither Opler (1983) nor Jaeger (1974) provided details of their methods, but like Brighenti and Brighenti (2010), they may have simply measured the volume in a full flower rather than the total volume produced through the night, which is greater than can be held in a flower. When not visited by a nectivore, balsa flowers will overflow and leak nectar through the spaces between the petals. We measured volumes of 15.8 and 18.0 ml from two flowers that were full to overflowing. Our measure of sugar concentration was within the range reported in previous studies (11.9-16.4%: Jaeger, 1974; Roulston, 1997; Tschapka, 2004; Brighenti and Brighenti, 2010), although all of these except Tschapka (2004) only measured sugar at the beginning of the night, when concentrations are highest (Figure 2).

Because they produce sweet nectar in a season when few food resources are available in the forest (Foster, 1982b; Wright and Calderon, 1995), balsa trees can be a lively place, with a diverse community of bird and mammal visitors. This flowering seasonality may actually be an evolutionary strategy: by flowering when animals are hungriest, they may attract more pollinators with their relatively low quality nectar. Though most visiting species feed without destroying the flowers, capuchin monkeys often carelessly damage or destroy them while drinking and squirrels and parakeets act as parasites by directly eating flowers rather than solely drinking from them.

The three trees we observed each had different communities of species visiting, with the BCI tree being the least diverse, probably representing the relaxed fauna of this recently isolated island in the Panama Canal (Wright *et al.*, 1994; Robinson, 2001). Of particular note was the lack of night monkeys and olingos at the BCI tree, two species that historically occurred there, but have not been seen recently (last olingo 1970, Foster, 1982a; last night monkey 1987, Wright *et al.*, 1994; Egbert Leigh, pers. Comm.).

Our analysis of the detailed movement patterns of kinkajous related to feeding events suggest that any pollen stuck to their fur from flower feeding early in the evening will move further, and therefore is more likely to be dispersed to another tree, than pollen acquired later in the

night. A similar result has been reported for the dispersal of seeds consumed by birds early in the morning (Kays *et al.*, 2011). However, unlike seed dispersal systems, a balsa tree needs to receive pollen to produce viable seeds, as well as disperse pollen away to fertilize other trees. This may explain the continued production of nectar throughout the night aimed at attracting animals with pollen on their fur from earlier feeding events.

This study is the first to quantify the animal visitors to this lively tropical tree and the first to conduct experiments with its potential pollinators. Although bats were the presumptive pollinator, we found them to be relatively rare visitors at the trees, compared with the arboreal mammals. Our data suggest that study of other presumed bat-pollinated trees with ‘cup-shaped’ flowers (Fleming *et al.*, 2009) may reveal further instances of pollination by non-flying mammals as well. Our observations provide new information on the natural history of balsa trees and its nectivores, and suggest a bimodal pollination strategy, with bats distributing small amounts of pollen far away and arboreal mammals moving much larger pollen loads over shorter distances.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors want to thank National Geographic Magazine for providing the funds to build the observation towers and NHK for purchasing the tracking collars. Anand Varma and Pablo Tovar helped collect data from the towers. We also want to thank the Smithsonian Tropical Research Institute (STRI), the Gamboa Resort, and the Foundation Eisenmann for allowing us to build temporary towers on their properties. STRI also was helpful in providing general logistic support, especially Oris Acevedo and Angie Estrada.

LITERATURE CITED

- Angier, N. and C. Ziegler. 2011. Open all night. National Geographic Magazine. May, pp. 130-143.
- Bawa, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28: 85-92.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 299-422.
- Bolten, A. B., P. Feinsinger, H. G. Baker and I. Baker. 1979. On the calculation of sugar concentration in flower nectar. *Oecologia* 41: 301-304.
- Calenge, C. 2006. The Package “Adehabitat” for the R

- Software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197: 516-519.
- Carthew, S. M and R. I. Goldingay. 1997. Non-flying mammals as pollinators. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 104-107.
- Croat, T. B. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press, Stanford, California. 956 p.
- Eguiarte, L., C. Martínez del Río y H. Arita. 1987. El néctar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica* 19: 74-82.
- Faegri, K. and L. VanDerPijl. 1971. The principles of pollination ecology. 2nd Ed. Pergamon Press Ltd., London. 242 p.
- Fleming, T. H., C. Geiselman and W. J. Kress. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany* 104: 1017-1043.
- Foster, R. B. 1982a. Famine on Barro Colorado Island. *In*: Leigh, E. G., A. S. Rand and D. M. Windsor (eds.). The ecology of a tropical forest. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. USA. pp. 201-212
- Foster, R. B. 1982b. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. *In*: Leigh, E. G., A. S. Rand and D. M. Windsor (eds.). The ecology of a tropical forest. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. USA. pp. 151-172
- Goldingay, R. L., S. M. Carthew and R. J. Whelan. 1991. The importance of non-flying mammals in pollination. *Oikos* 61: 79-87.
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming and P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841-854.
- Holland, R. A., M. Wikelski, F. Kummeth and C. Bosque. 2009. The secret life of oilbirds: new insights into the movement ecology of a unique avian frugivore. *PlosOne* 4: E8264.
- Jaeger, P. 1974. Contribution à l'étude de la chiroptérogamie. Le Balsa (*Ochroma lagopus* Sw., Bombacacées). *Bulletin de l'Institut Fondamental D'Afrique Noire Série A, Sciences Naturelles* 36: 886-899.
- Janson, C. H., J. Terborgh and L. H. Emmons. 1981. Nonflying mammals as pollinating agents in the Amazonian forest, South America. *Biotropica* 13: 1-6.
- Jetz, W., C. Carbone, J. Fulford and J. H. Brown. 2004. The scaling of animal space use. *Science* 306: 266-268.
- Julien-Laferriere, D. 1995. Use of space by the woolly opossum *Caluromys philander* (Marsupialia, Didelphidae) in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology* 73: 1280-1289.
- Kays, R. W. 2000. The behavior of olingos (*Bassaricyon gabbii*) and their competition with kinkajous (*Potos flavus*) in Central Panama. *Mammalia* 64: 1-10.
- Kays, R. W. and J. G. Gittleman. 2001. The social organization of the kinkajou *Potos flavus* (Procyonidae). *Journal of Zoology* 253: 491-504.
- Kays, R, P. A. Jansen, E. M. Knecht, R. Vohwinkel and M. Wikelski. 2011. The effect of feeding time on dispersal of *Virola* seeds by toucans determined from GPS tracking and accelerometers. *Acta Oecologica* 37: 625-631.
- Laval, R. K. and H. S. Fitch. 1977. Structure, movements and reproduction in three Costa Rican bat communities. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas* 69: 1-28.
- Mora-Benavides, J. M., V. Méndez-Álvarez and L. D. Gómez-Pignataro. 1999. White-nosed coati *Nasua narica* (Carnivora: Procyonidae) as a potential pollinator of *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae). *Revista Biología Tropical* 47: 719-721.
- Opler, P. A. 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. *In*: Bently, B. and T. Elias (eds.). The biology of nectaries. Columbia University Press, New York. pp. 30-79.
- Robinson, W. D. 2001. Changes in abundance of birds in a Neotropical forest fragment over 25 years: a review. *Animal Biodiversity and Conservation* 24: 51-65.
- Roulston, T. H. 1997. Hourly capture of two species of *Megalopta* (Hymenoptera: Apoidea; Halictidae) at black lights in Panama with notes on nocturnal foraging by bees. *Journal of the Kansas Entomology Society* 70: 189-196.
- Santos, M., L. F. Aguirre, L. B. Vázquez and J. Ortega. 2003. *Phyllostomus hastatus*. *Mammalian Species Account* 722: 1-6.
- Shepard E. L. C., R. P. Wilson, F. Quintana, A. Gómez L., N. Liebsch, D. A. Albareda, L. G. Hasley, A. Gleiss, D. T. Morgan, A. E. Myers, C. Newman and D. W.

- Macdonald. 2008. Identification of animal movement patterns using tri-axial accelerometry. *Endangered Species Research* 10: 47-60.
- Sunquist, M. E., S. N. Austad and S. N. Sunquist. 1987. Movement patterns and home range in the common opossum (*Didelphis marsupialis*). *Journal of Mammalogy* 68: 173-176.
- Tschapka, M. 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology* 263: 7-21.
- Whitmore, J. L. 1983. *Ochroma lagopus* (Balsa). In: Janzen, D. (ed.). *Costa Rican Natural History*. University of Chicago Press, Chicago. pp. 281-282
- Wright, P. C. 1986. Ecological correlates of monogamy in *Aotus* and *Callicebus*. In: Else, J.G. and P. C. Lee (eds.). *Primate ecology and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 159-168
- Wright, S. J. and O. Calderon. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology* 83: 937-948.
- Wright, S. J., M. E. Gompper and B. Deleon. 1994. Are large predators keystone species in Neotropical forests? The evidence from Barro Colorado Island. *Oikos* 71: 279-294.

**ENFOQUE MULTIESPECÍFICO EN EL MANEJO DE TIBURONES DEL GOLFO DE MÉXICO:
IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES CON FRAGILIDAD BIOLÓGICA ALTA**

**MULTI-SPECIFIC APPROACH IN MANAGEMENT OF SHARKS IN GULF OF MEXICO:
IDENTIFICATION OF SPECIES WITH HIGH BIOLOGICAL FRAGILITY**

Carlos Alberto Salomón-Aguilar

Departamento de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur. Apartado Postal 19-B, La Paz, CP 23080, Baja California Sur, México

Autor de correspondencia: csalomon@uabcs.mx

Fecha de recepción: 1 de agosto de 2012 - Fecha de aceptación: 12 de noviembre de 2012

RESUMEN. La problemática generalizada de la pesquería de tiburones en el Golfo de México es la falta de información estadística confiable de las capturas por especie. Esta situación dificulta la obtención de rendimientos máximos, unidades de esfuerzo óptimo y tamaños efectivos poblacionales con el uso de modelos tradicionales. Debido a lo anterior, el objetivo fue identificar las especies más susceptibles a sobre explotación mediante un análisis multiespecífico para la identificación de Áreas Prioritarias de Investigación y Conservación (APIyC). El índice de fragilidad biológica que se utilizó está integrado por características del ciclo de vida que define a los elasmobranquios como estrategias K. La selección de APIyC se realizó con análisis de complementariedad y discrepancias. Las especies vulnerables a intensos regímenes de pesca fueron *Carcharhinus acronotus*, *Carcharhinus falciformis*, *Carcharhinus obscurus*, *Negaprion brevirostris* y *Rhizoprionodon terraenovae*. Las zonas principales que deben estar sujetas a conservación son Bahía Ascensión y Espíritu Santo, Quintana Roo. Al comparar las APIyC con las Áreas Naturales Protegidas y los refugios pesqueros de la NOM-029-PESC-2006, coincidieron en un 88.89% y 44.44%, respectivamente. *Carcharhinus longimanus*, *Carcharhinus perezi*, *Carcharhinus signatus*, *Galeocerdo cuvier*, *Ginglymostoma cirratum*, *Mustelus canis*, *Squalus asper* y *Squalus cubensis* no se consideraron en el presente trabajo por la carencia de datos regionales.

Palabras clave: elasmobranquios, vulnerabilidad, reproducción, complementariedad, *Carcharhinus obscurus*, cazón, edad de madurez.

ABSTRACT. The main problem of the shark fishery in the Gulf of Mexico is the lack of reliable statistical data on catches by species. This situation difficult the obtention of maximum yields, optimal effort units and effective population size with the use traditional models. Due to this, the objective was to detect the shark species most susceptible to over-exploitation by means of multi-species analysis in order to identify Priority Areas for Research and Conservation (PARC). The biological fragility index that was used consists of life-history characteristics that define the elasmobranchs as K strategists. The selection of PARC was performed using analysis of complementarity and discrepancies. Vulnerable species to intense fishing regimes were *Carcharhinus acronotus*, *Carcharhinus falciformis*, *Carcharhinus obscurus*, *Negaprion brevirostris* and *Rhizoprionodon terraenovae*. The main areas to be considered for conservation are Bahía Ascensión and Espíritu Santo, Quintana Roo, Mexico. Comparing the PARC with Protected Natural Areas and fishing refuges of the NOM-029-PESC-2006, both coincided 88.89% and 44.44%, respectively. *Carcharhinus longimanus*, *Carcharhinus perezi*, *Carcharhinus signatus*, *Galeocerdo cuvier*, *Ginglymostoma cirratum*, *Mustelus canis*, *Squalus asper* and *Squalus cubensis* were not considered in this work by the lack of regional data.

Key words: elasmobranchs, vulnerability, reproduction, complementarity, *Carcharhinus obscurus*, sharks less than 1.5 m, age of maturity.

INTRODUCCIÓN

Los tiburones se consideran estrategias K debido al bajo potencial reproductivo que presentan durante sus ciclos de vida. La edad de primera madurez varía ampliamente entre las especies, aunque la mayoría madura entre 6 y 18 años. Sin embargo, otras especies difieren del intervalo mencionado, por ejemplo, el tiburón limón (*Negaprion brevirostris*) en el sur de Florida se reproduce hasta que alcanza los 24 años, mientras que *Sphyrna acanthias* en la Columbia Británica a los 35 años (Walker, 1992; Saunders y McFarlane, 1993). Con respecto al periodo de gestación, en promedio se manejan de 9 a 12 meses, excepto a algunas especies como *S. acanthias* (24 meses) y *Carcharhinus obscurus* (18 meses) (Helfman *et al.*, 2000). Finalmente, se caracterizan por un crecimiento lento con tasas promedio inferiores a 0.15 para las especies más susceptibles a sobre explotación (Stone *et al.*, 1998; Musick, 1999).

La relación entre el número de descendientes y la talla de nacimiento se explica con tres estrategias diferentes de vida de las especies del Golfo de México: 1) las que tienen pocas crías de gran tamaño (*Alopias superciliosus*); 2) pocas crías de tamaño medio (*Carcharhinus falciformis*, *C. limbatus*, *C. leucas* y *C. obscurus*); y 3) muchas crías de tallas pequeñas (*Sphyrna lewini* y *Sphyrna tiburo*). Esto con la finalidad de proteger de manera indirecta a su descendencia y reducir la mortalidad natural por depredación (Branstetter, 1987a; Branstetter, 1991; Castro, 1993).

Las características del ciclo de vida descritas anteriormente se presentan de manera diferencial entre especies, por ello es importante definir cuales son las de mayor fragilidad biológica y sus áreas principales de distribución para aplicar el principio precautorio del Código Internacional de Conducta para la Pesca Responsable en las medidas de manejo y conservación del recurso en el litoral del Golfo de México (FAO, 2001).

En México no existen registros de captura de tiburones por especie, solo son agrupados en dos categorías generales: tiburón y cazón, individuos mayores y menores a 1.5 m, respectivamente. Debido a lo anterior, es complicado establecer puntos de referencia específicos con las estadísticas oficiales de producción (DOF, 2007a).

El registro inadecuado de la información pesquera de los tiburones es un problema a nivel mundial, no es exclusivo para México, por lo que se han desarrollado técnicas de evaluación rápida de los stocks de la región de Australia, las cuales utilizan criterios cualitativos y cuantitativos

enfocados en pesquerías de elasmobranquios (objetivas e incidentales) con el propósito de solventar la inoperancia de los métodos tradicionales de manejo en condiciones desfavorables (Walker, 2005).

El nuevo análisis que identifica especies que necesitan protección se conoce como “Evaluación de Riesgo Ecológico para los Efectos de la Pesca (EREPE)”, destaca datos prioritarios acerca de una especie y es una herramienta útil para evaluar las poblaciones donde no se tienen cifras de capturas confiables (Stobutzki *et al.*, 2002; Hobday *et al.*, 2004; Braccini *et al.*, 2006; Smith *et al.*, 2007).

El análisis EREPE involucra tres niveles jerárquicos: 1) identificación de artes de pesca prioritarios con base en su impacto en el ecosistema; 2) selección de especies que se deben considerar para el manejo pesquero mediante el análisis de productividad biológica (constante de crecimiento, fecundidad, edad de madurez y edad máxima) y susceptibilidad de captura; y 3) análisis cuantitativo para las especies detectadas como prioritarias en el nivel anterior, con modelos dinámicos de biomasa que utilizan series largas de captura y esfuerzo, las que no están disponibles para la mayoría de las especies de tiburón en las pesquerías mundiales (Musick, 1999; Stobutzki *et al.*, 2002; Braccini *et al.*, 2006).

La carencia de un sistema de registro de capturas por especie, la falta de modelos multiespecíficos que integren información sobre biología reproductiva y el desconocimiento histórico del esfuerzo efectivo de pesca aplicado en la pesquería de tiburón del Golfo de México, hace imposible que se pueda utilizar el análisis EREPE desarrollando sus tres componentes, por esta razón, en el presente estudio se utiliza el Índice de Fragilidad con el fin de identificar a las especies de importancia comercial más susceptibles a sobre explotación considerando las disposiciones implícitas en el artículo 36 del título sexto de la Ley General de Pesca y Acuicultura Sustentables Mexicana, correspondiente a los programas de ordenamiento pesquero (DOF, 2007b).

Las Entidades Federativas costeras del Golfo de México que aportan los mayores volúmenes en peso vivo de tiburón son Veracruz, Tamaulipas, Campeche y Yucatán con 28, 27, 17 y 16%, respectivamente. La pesquería se colapsó desde 1997, donde fue notable una sucesión en las abundancias de las especies, ya que en la década de los noventa, *C. limbatus* era la más abundante en las capturas y actualmente es el “cazón de ley” (*R. terraenovae*). El promedio anual de tiburón-cazón (1998-2007) extraído

en la región fue de 6,481 t y aunque la Carta Nacional Pesquera maneja a nueve especies objetivo principales (*C. acronotus*, *C. brevipinna*, *C. falciformis*, *C. leucas*, *C. limbatus*, *C. porosus*, *R. terraenovae*, *S. lewini* y *S. tiburo*), se desconoce el porcentaje que representa cada una con respecto al peso vivo registrado en los Anuarios Estadísticos de Acuicultura y Pesca. Desafortunadamente, el 50% de la producción de esta zona está integrada por organismos inmaduros y hembras grávidas (SAGARPA, 2000; DOF, 2007a; DOF, 2010).

MÉTODOS

ÍNDICE DE FRAGILIDAD BIOLÓGICA

La resistencia y capacidad de respuesta potencial de los tiburones a posibles periodos de sobre pesca se calculó para 12 especies de importancia comercial en el Golfo de México, mediante la modificación del Índice de Fragilidad propuesto por Salomón-Aguilar y Villavicencio-Garayzar (2011). Las características del ciclo de vida que se consideraron para integrar el análisis multiespecífico fueron: edad de madurez, fecundidad, periodo de gestación, proporción de L50 con respecto a la talla máxima alcanzada y la constante de la función de crecimiento de von Bertalanffy (K). La selección de los parámetros poblacionales enlistados se determinó con dos fundamentos básicos: 1) la disponibilidad de información en tesis, artículos científicos e informes técnicos sobre biología reproductiva, edad y crecimiento, y pesquerías para todas las especies consideradas en este estudio a nivel regional; y 2) la funcionalidad para describir la productividad biológica de peces marinos (Musick, 1999).

La edad de madurez, el periodo de gestación y la constante de crecimiento por especie fueron obtenidos de la base de datos fishbase (<http://www.fishbase.org/search.php>)

y Camhi *et al.* (2009), considerado por la falta de datos en la bibliografía especializada del Golfo de México, excepto para *C. limbatus*, *C. falciformis*, *C. leucas*, *C. brevipinna*, *S. lewini* y *S. mokarran*, ya que son las especies más estudiadas desde el punto de vista biológico-pesquero en la región.

Los atributos de fragilidad presentan unidades diferentes, y datos máximos y mínimos extremos, por tanto, para comparar los componentes del índice se normalizaron los criterios para obtener valores entre 0 y 1 con la siguiente fórmula (Kaly *et al.*, 1999; SEMARNAT-INE, 2001):

$$VN = (D - D.MIN) / (D.MAX - D.MIN)$$

Donde, *VN* es el valor normalizado del criterio *i* para la especie *i*, *D* es el dato correspondiente a la especie *i* y el criterio *i*, *D.MIN* y *D.MAX* son el dato mínimo y máximo, respectivamente, del criterio *i* considerando *n* especies.

A partir de la fórmula anterior se obtuvieron cinco clases con su respectivo valor de fragilidad, ordenados del 1 al 5 para cada atributo por especie (Tabla 1). Este sistema de clasificación es aplicable a todos los criterios, excepto para la fecundidad y la K, debido a que las especies con menor potencial reproductivo y de lento crecimiento son más vulnerables a intensos regímenes de pesca, por lo que el valor de los rangos se invierte con respecto a las clases de datos normalizados.

En el sistema de clasificación final correspondiente al grado de fragilidad biológica se asignó un puntaje máximo posible de 25 (sumatoria) para cada una de las especies analizadas de acuerdo con los cinco criterios establecidos y a las cinco clases potenciales ordenadas en los siguientes rangos: <5 es muy bajo, 6 a 10 es bajo, 11 a 15 es medio, 16 a 20 es alto y de 21 a 25 es muy alto.

Tabla 1. Clases de datos normalizados para determinar la fragilidad de las especies.

CLASE	INTERVALOS PARA LOS CRITERIOS QUE INTEGRAN EL ÍNDICE DE FRAGILIDAD
0-0.2	Muy Baja (1)
0.21-0.4	Baja (2)
0.41-0.6	Media (3)
0.61-0.8	Alta (4)
0.81-1	Muy Alta (5)



Figura 1. Cuadrantes que indican las regiones de captura y desembarque en las que existen datos biológico-pesqueros publicados para las 12 especies consideradas en el presente estudio.

ÁREAS PRIORITARIAS DE INVESTIGACIÓN Y CONSERVACIÓN DE TIBURONES

La identificación de zonas prioritarias para la investigación y conservación de tiburones fue realizada aplicando el análisis de complementariedad propuesto por Humphries *et al.* (1991) y Vane-Wright *et al.* (1991). Se utilizó como criterio de selección de áreas la presencia de especies con fragilidad alta. Los sitios de distribución considerados fueron los 11 cuadrantes de 1 grado de latitud por 1 grado de longitud del Golfo de México y Mar Caribe mexicano que representan las zonas de desembarque en las que existe información biológica y pesquera documentada por especie (Figura 1, Tabla 2). Este algoritmo ha sido empleado a nivel internacional para definir Áreas Marinas Protegidas (AMP's) de aves, mamíferos marinos, corales, peces óseos y tiburones, ya que permite proteger el 100% de las especies en una cantidad mínima de áreas (Salomón-Aguilar *et al.*, 2009).

Los vacíos y omisiones en la conservación del recurso pesquero se determinaron de manera comparativa con el análisis de discrepancias, utilizando registros de Áreas

Naturales Protegidas (CONABIO-CONANP-TNC-PRONATURA, 2007) y de refugios en los que se prohíbe el uso de redes de enmalle, independientemente del objetivo de pesca, durante el período comprendido del 1 al 30 de junio de cada año para proteger el proceso de reproducción y/o nacimiento de los tiburones y rayas, incluidos en el punto 4.3.7 de la Norma Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006 (DOF, 2007a). Posteriormente, se elaboró un mapa con el programa ArcView 3.2 (Sistema de Información Geográfica) para representar la región de mayor importancia en cuanto a la distribución de las especies más frágiles.

RESULTADOS

CARACTERÍSTICAS DE HISTORIA DE VIDA

Al desglosar las características de historia de vida que definen a los tiburones como estrategias “K” de las 12 especies de importancia comercial analizadas en la presente investigación, se reconocieron las siguientes similitudes y diferencias:

Tabla 2. Especies importantes en las capturas nominales y de las que existen estudios sobre biología reproductiva para cada uno de los cuadrantes que representan los principales sitios en los que se desembarcan tiburones en el Golfo de México.

ESPECIE	NOMBRE COMÚN	CUADRANTES											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>	Cazón de ley	x	x								x		x
<i>Carcharhinus limbatus</i>	Tiburón puntas negras	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Carcharhinus acronotus</i>	Cazón canguay										x	x	x
<i>Carcharhinus leucas</i>	Tiburón toro	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Carcharhinus falciformis</i>	Tiburón sedoso			x	x			x					x
<i>Carcharhinus porosus</i>	Cazón cuero									x	x		
<i>Carcharhinus brevipinna</i>	Tiburón picudo	x	x		x						x		
<i>Sphyrna tiburo</i>	Cornuda cachucha									x	x	x	x
<i>Sphyrna lewini</i>	Cornuda común			x							x	x	x
<i>Carcharhinus obscurus</i>	Tiburón arenero										x		x
<i>Negaprion brevirostris</i>	Tiburón limón										x	x	x
<i>Sphyrna mokarran</i>	Cornuda gigante										x	x	x

Edad de madurez: Las especies que maduran sexualmente a edades superiores a los 10 años son *C. leucas*, *C. obscurus*, *N. brevirostris* y *S. lewini*, mientras que *R. terraenovae* y *S. tiburo* son capaces de reproducirse a partir de los tres y cuatro años, respectivamente (Tabla 3). Esta condición se debe a la relación directamente proporcional que existe entre el proceso de crecimiento (talla-longevidad) y la reproducción (L50-edad de madurez) inherentes a cada stock.

Fecundidad: El 50% de las especies analizadas (*C. acronotus*, *C. brevipinna*, *C. limbatus*, *C. obscurus*, *C. porosus* y *R. terraenovae*) tienen menos de 10 crías potenciales por temporada reproductiva. El contraste lo representan las hembras de las cornudas, *S. lewini* y *S. mokarran*, ya que cada una puede alumbrar hasta 42 neonatos por camada (Tabla 3).

Gestación: Las hembras de la cornuda cachucha (*S. tiburo*) mantienen a sus crías en el útero solamente durante cinco meses, sin embargo, la moda para las especies incluidas en el cálculo del índice de fragilidad biológica se sitúa en 12 meses. El tiburón arenero (*C. obscurus*) es el más susceptible a sobre pesca con respecto a este atributo, por lo que en

las capturas se pueden obtener mayores proporciones de hembras preñadas por los prolongados periodos de desarrollo embrionario (22 meses) (Tabla 3).

Proporción de L50 con respecto a la talla máxima alcanzada: Las hembras en elasmobranquios alcanzan longitudes totales máximas y tallas de madurez superiores al compararlas con los machos de la misma especie. En los machos, la relación porcentual se estableció entre el intervalo de 64.49% (*R. terraenovae*, mínimo) a 85.84% (*C. acronotus*, máximo), y en las hembras fue de 70.99% (*C. leucas*, mínimo) a 97.14% (*N. brevirostris*, máximo) (Tabla 3).

Constante K de von Bertalanffy: Las especies con crecimiento lento ($K \leq 0.15$) fueron *C. acronotus*, *C. falciformis*, *C. leucas*, *C. obscurus*, *C. porosus*, *N. brevirostris*, *S. lewini* y *S. mokarran*. Con respecto a los tiburones con valores de K superiores a 0.15 se identificó a *R. terraenovae* (0.19), *C. brevipinna* (0.21), *C. limbatus* (0.27) y *S. tiburo* (0.34) (Tabla 3).

ÍNDICE DE FRAGILIDAD BIOLÓGICA

De las 12 especies analizadas con el enfoque multiespecífico, el tiburón arenero (*C. obscurus*) es el más susceptible a sobre

Tabla 3. Características del ciclo de vida de las especies de importancia comercial del Golfo de México que determinan la fragilidad biológica*.

ESPECIE	CRITERIOS					
	EM (M/H)	F	PG	RELACIÓN PORCENTUAL L50-TMAX (M/H)**	K	REFERENCIAS***
<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>	4	1-9	12	64.49/87.38	0.19	3; b, f, l
<i>Carcharhinus limbatus</i>	4-5/5-6	2-7	12	74.96/81.23	0.27	1; b, f, k
<i>Carcharhinus falciformis</i>	6-7/7-9	1-15	12	65.15/84.69	0.15	2; c, f, h, l
<i>Carcharhinus leucas</i>	10	1-22	11	66.89/70.99	0.13	a, d, f, j, l
<i>Carcharhinus obscurus</i>	19-21	3-9	22	69.45	0.03	a, c, l
<i>Carcharhinus acronotus</i>	5.4/6.6	1-6	11	85.84/86.51	0.12	b, f, l
<i>Carcharhinus brevipinna</i>	7/8	3-10	15	74.89/75	0.21	1; f, i, l
<i>Carcharhinus porosus</i>	6	2-10	12	75.89/80.36	0.10	a, f, l
<i>Negaprion brevirostris</i>	13	4-17	12	81.75/97.14	0.05	a, l
<i>Sphyrna tiburo</i>	3	1-19	5	76.92/80.43	0.34	f, e, g, l
<i>Sphyrna lewini</i>	10/15	4-42	12	65.36/71.90	0.07	2; f, h, l
<i>Sphyrna mokarran</i>	8	6-42	11	71.12	0.11	c, l, m

*EM, edad de madurez (años); F, fecundidad (número de crías); PG, periodo de gestación (meses); L50, longitud total en que el 50% de los individuos están maduros sexualmente; T_{max}, talla máxima; M, machos; H, hembras; y K, constante de crecimiento von Bertalanffy.

**La relación porcentual L50-T_{max} se calculó a partir de los datos obtenidos de las referencias señaladas por especie.

***Referencias bibliográficas: I. Anteriores a 1990: 1. Branstetter (1987a); 2. Branstetter (1987b); 3. Branstetter (1987c). II. De los noventa en adelante: a. Uribe (1993); b. Peguero y García (1995); c. Zarate (1996); d. Arriola (1998); e. Márquez-Farías *et al.* (1998); f. Castillo (2001); g. Hoyos (2001); h. Rivera (2001); i. Aguilar (2002); j. Cruz-Martínez *et al.* (2004); k. Tovar-Ávila *et al.* (2009); l. Camhi *et al.* (2009); m. Piercy *et al.* (2010).

explotación. Con fragilidad biológica alta se clasificó a *R. terraenovae*, *C. falciformis*, *C. acronotus* y *N. brevirostris* (33.33%). El 41.67% (*C. limbatus*, *C. leucas*, *C. brevipinna*, *C. porosus* y *S. lewini*) se ubicó en una posición intermedia en cuanto a la capacidad de resistencia y respuesta ante regímenes de pesca intensos y prolongados. Finalmente, las cornudas *S. mokarran* y *S. tiburo*, presentaron fragilidad baja (Figura 2).

ÁREAS PRIORITARIAS DE INVESTIGACIÓN Y CONSERVACIÓN DE TIBURONES

El análisis de complementariedad indicó que Bahía Ascensión y Espíritu Santo, Quintana Roo (cuadrante 10) es la región de mayor importancia con respecto a la distribución de especies con alta fragilidad (*C. acronotus*, *C. falciformis*, *C. obscurus*, *N. brevirostris* y *R. terraenovae*), considerando la disponibilidad de información sobre biología reproductiva y edad y crecimiento. Además, Laguna de Términos, Campeche (*C. acronotus*, *C. obscurus*, *N. brevirostris* y *R. terraenovae*); Laguna Yalahau, Quintana

Roo (*C. acronotus* y *N. brevirostris*); La Mancha-Alvarado, Las Casitas, Chachalacas y Laguna Tamiahua en el estado de Veracruz (*C. falciformis*); y Laguna Madre y Playa Bagdad en Tamaulipas (*R. terraenovae*), son zonas prioritarias para la conservación de las poblaciones de tiburones más afectadas por la pesquería histórica, de acuerdo con los valores obtenidos en el Índice de Fragilidad Biológica (Figura 3).

Con base en el análisis de discrepancias se observó que ocho (88.89%) de las nueve regiones clave detectadas en el presente estudio coinciden con un Área Natural Protegida: Área de Protección de Flora y Fauna Laguna Madre y Delta del Río Bravo Tamaulipas (cuadrante 1 y 2), Área de Protección de Flora y Fauna Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (cuadrante 3), Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (cuadrante 5 y 6), Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos (cuadrante 8), Área de Protección de Flora y Fauna Yum Balam (cuadrante 9) y Reserva de la Biosfera Arrecifes de Sian Ka'an

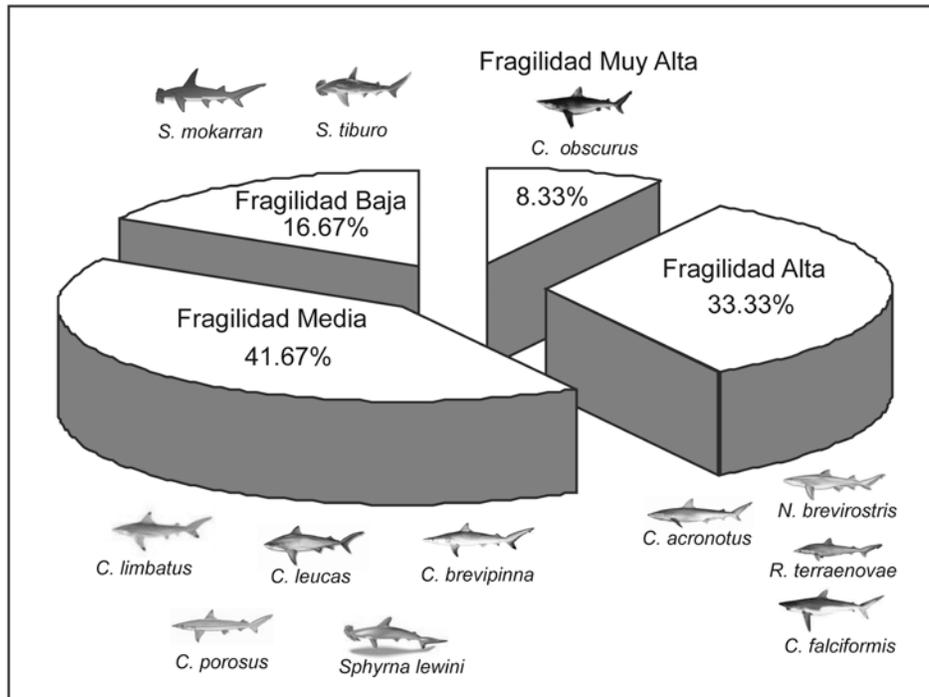


Figura 2. Fragilidad biológica de las especies de importancia comercial del Golfo de México.

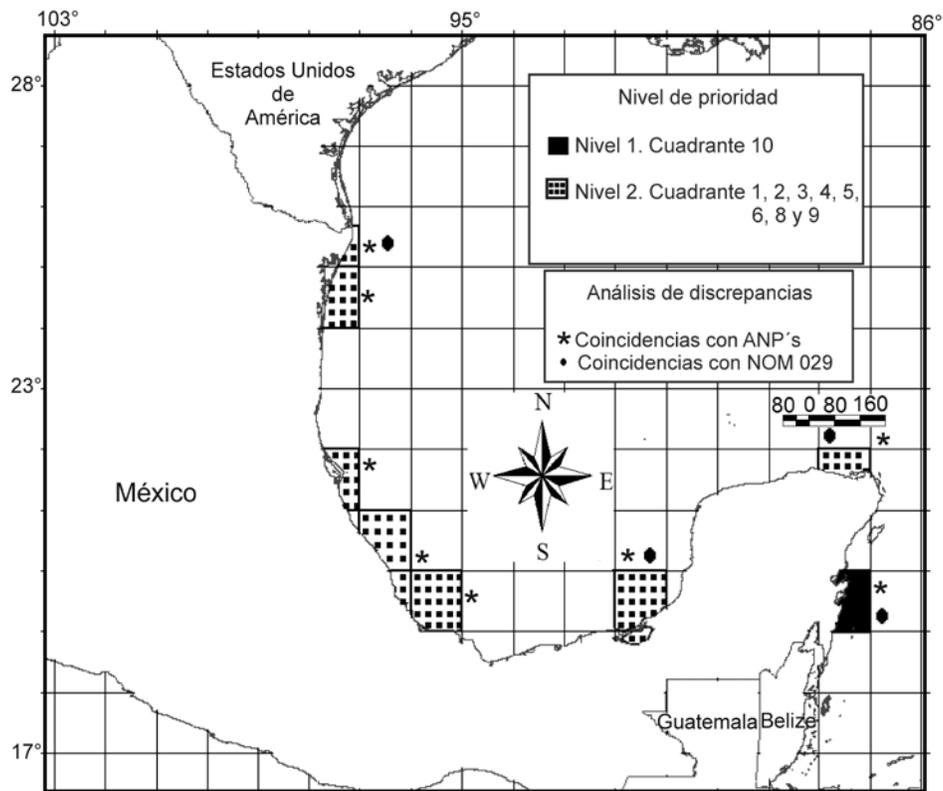


Figura 3. Áreas prioritarias de investigación y conservación para tiburones en el Golfo de México y análisis de discrepancias con base en Áreas Naturales Protegidas y Refugios Pesqueros incluidos en la NOM-029-PESC-2006.

(cuadrante 10). Mediante la comparación con los sitios de refugio destacados en la NOM-029-PESC-2006 (pesca responsable de tiburones y rayas: especificaciones para su aprovechamiento) se determinó que existe una coincidencia del 44.44% con las zonas prioritarias identificadas con el método de complementariedad (Playa Bagdad, Tamaulipas, Laguna de Términos, Campeche, Laguna de Yalahau y Bahía Ascensión-Espíritu Santo, Quintana Roo) (Figura 3).

DISCUSIÓN

FRAGILIDAD BIOLÓGICA DE LAS ESPECIES DE IMPORTANCIA COMERCIAL DE ACUERDO CON SUS CARACTERÍSTICAS DE CICLO DE VIDA

La función de crecimiento de von Bertalanffy (K) es uno de los criterios más importantes que definen la vulnerabilidad de una especie a sobrepesca, el cual de acuerdo con la clasificación de Branstetter (1991) su valor puede caer en los siguientes intervalos: de 0.05 a 0.1 año⁻¹ en especies de crecimiento lento; de 0.1 a 0.2 año⁻¹ en especies de crecimiento moderado; y de 0.2 a 0.5 año⁻¹ en especies de crecimiento rápido. En el caso de las 12 especies analizadas en el presente estudio, cuatro de ellas presentaron crecimiento de tipo lento (*C. obscurus*, *C. porosus*, *N. brevirostris* y *S. lewini*), cinco de tipo moderado (*C. acronotus*, *C. falciformis*, *C. leucas*, *R. terraenovae* y *S. mokarran*) y tres de tipo rápido (*C. brevipinna*, *C. limbatus* y *S. tiburo*); sin embargo, la categoría propuesta por Musick (1999) se apega más a los resultados obtenidos en el presente análisis multiespecífico (Figura 2), debido a que los tiburones con una K menor a 0.15 tienen parámetros poblacionales que caracterizan a recursos con mayor posibilidad de sufrir un colapso al aplicarse niveles de esfuerzo pesquero que están por encima del Rendimiento Máximo Sostenible.

Los tiburones identificados con mayor fragilidad en cuanto a sus características biológicas reproductivas fueron *C. acronotus*, *C. falciformis*, *C. obscurus*, *N. brevirostris* y *R. terraenovae*, por lo que se asume que estos han sido los más afectados a lo largo de la serie histórica de capturas en el Golfo de México a partir del análisis de evaluación rápida aplicado en el presente estudio. Incluso, para *C. obscurus*, Fowler *et al.* (2005) indican una disminución del stock a nivel global y el NMFS (1996) estimó una reducción poblacional para la costa oeste del Atlántico y Golfo de México de 50-75%. Sin embargo, en la actualidad es difícil obtener datos cuantitativos regionales sobre la disminución de las poblaciones explotadas comercialmente con los cambios

en los índices de abundancia relativa (Captura por Unidad de Esfuerzo, CPUE), debido al formato general incluido en las estadísticas oficiales de producción de los Anuarios Estadísticos de Acuicultura y Pesca (DOF, 2007a). Un ejemplo particular, corresponde a las cifras presentadas por el Grupo de Especialistas de la IUCN, ya que registraron un declive del 85% en los últimos 20 años para el género *Carcharhinus* en el Atlántico, pero no desglosaron cantidades por especie (Camhi *et al.*, 2009).

Para conocer las tendencias poblacionales y tratar de solventar la problemática anteriormente planteada, son necesarios estudios demográficos en el Golfo de México como los realizados por Márquez-Farías *et al.* (1998) y Cortés (2002) para dos especies de talla pequeña, *S. tiburo* y *R. terraenovae*, en las que estimaron valores de supervivencia de 55-81% y 55-79%, respectivamente, a partir de parámetros como la tasa neta reproductiva, variación del tiempo generacional, tasa intrínseca de incremento poblacional y el tiempo de duplicación poblacional.

A nivel internacional, Jiao *et al.* (2008) encontraron una reducción del 72% para la cornuda común (*S. lewini*) en el noroeste del Océano Atlántico, uno de los tiburones más estudiados por su frecuencia de aparición en las capturas. Para las ocho especies restantes (*C. acronotus*, *C. brevipinna*, *C. falciformis*, *C. leucas*, *C. limbatus*, *C. porosus*, *N. brevirostris* y *S. mokarran*) no existe bibliografía especializada sobre estimaciones que describan los tamaños efectivos poblacionales a partir de las fluctuaciones en la CPUE.

La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) ha evaluado 591 especies de tiburones y rayas para determinar su riesgo de extinción mediante la tasa de disminución, tamaño efectivo de la población, área de distribución geográfica y grado de fragmentación del stock. A nivel mundial, la IUCN determinó que el 21% de las especies está en peligro de extinción, el 18% casi amenazada y el 35% carece de información adecuada para realizar una evaluación precisa; esta tendencia prevalece para la mayoría de los integrantes del grupo de los elasmobranquios (Camhi *et al.*, 2009).

Con respecto a las 12 especies analizadas en el presente estudio, el Grupo de Especialistas en peces cartilaginosos de la IUCN, clasificó a seis en la categoría de Casi Amenazada, una en Vulnerable, dos con Preocupación Menor, una con Datos Insuficientes y dos en Peligro (Tabla 4) (Camhi *et al.*, 2009). En el modelo de evaluación rápida propuesto, *C. acronotus*, *C. falciformis*, *C. obscurus*, *N. brevirostris* y *R. terraenovae* fueron los tiburones con menor

potencial reproductivo, lo cual coincide con el dictamen técnico de Camhi *et al.* (2009), excepto para *R. terraenovae*, debido a que la IUCN la maneja como de preocupación menor (Tabla 4). La clasificación indicada anteriormente para esta investigación es compatible con los resultados de Cheung *et al.* (2005) en su sistema de estimación de la vulnerabilidad intrínseca de extinción basado en parámetros poblacionales de peces marinos (Tabla 4).

Se recomienda investigación oceanográfica, biológica y pesquera incluyendo posibles programas pilotos de marcado y recaptura de tiburones, análisis de isótopos estables, monitoreo acústico y técnicas genéticas para analizar el ADN mitocondrial que permitan inferir el tamaño efectivo

a sobreexplotación, ya que las características generales de ciclo de vida de los elasmobranquios los definen como organismos de bajo potencial reproductivo en comparación con los peces óseos (Jiao *et al.*, 2008; Camhi *et al.*, 2009; Salomón-Aguilar *et al.*, 2009), mientras que *S. mokarran* (En Peligro) y *S. tiburo* (Preocupación Menor) se incluyeron en la categoría de fragilidad baja con la integración de la información biológica del litoral del Golfo de México (Tabla 4).

Con base en la revisión bibliográfica se detectó la carencia de estudios enfocados en la obtención de parámetros poblacionales para ocho especies (*C. longimanus*, *C. perezii*, *C. signatus*, *G. cirratum*, *G. cuvier*, *M. canis*, *S. asper* y *S. cubensis*)

Tabla 4. Estado de conservación de los tiburones de importancia comercial. VMA, Vulnerabilidad Muy Alta; VA, Vulnerabilidad Alta, VM: Vulnerabilidad Moderada.

ESPECIE	ESTADO DE CONSERVACIÓN		
	GRUPO DE ESPECIALISTAS EN TIBURONES DE LA IUCN (Camhi <i>et al.</i> , 2009)	Cheung <i>et al.</i> (2005)	PRESENTE ESTUDIO
<i>Carcharhinus falciformis</i>	Casi Amenazada	VMA	Fragilidad Alta
<i>Carcharhinus limbatus</i>	Casi Amenazada	VA	Fragilidad Media
<i>Carcharhinus obscurus</i>	Vulnerable A2bd	VMA	Fragilidad Muy Alta
<i>Carcharhinus leucas</i>	Casi Amenazada	VMA	Fragilidad Media
<i>Carcharhinus porosus</i>	Datos insuficientes	VMA	Fragilidad Media
<i>Carcharhinus brevipinna</i>	Casi Amenazada	VA	Fragilidad Media
<i>Carcharhinus acronotus</i>	Casi Amenazada	VA-VMA	Fragilidad Alta
<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>	Preocupación menor	VM-VA	Fragilidad Alta
<i>Negaprion brevirostris</i>	Casi Amenazada	VMA	Fragilidad Alta
<i>Sphyrna lewini</i>	En Peligro	VMA	Fragilidad Media
<i>Sphyrna tiburo</i>	Preocupación menor	VM-VA	Fragilidad Baja
<i>Sphyrna mokarran</i>	En Peligro	VMA	Fragilidad Baja

poblacional actual con métodos de coalescencia (Roman y Palumbi, 2003) para las cinco especies mencionadas anteriormente con fragilidad biológica alta.

Finalmente, para las especies restantes, *C. brevipinna* (Casi Amenazada), *C. leucas* y *C. limbatus*; *S. lewini* (En Peligro); y *C. porosus* (Datos Insuficientes) se clasificaron en la modalidad de fragilidad media en el presente análisis (Tabla 4), aunque esto no significa que no sean susceptibles

que forman parte de las capturas objetivo de tiburón en menores proporciones y que se enmallan en las redes de fondo utilizadas en la pesquería de escama y rayas (Tabla 5) (Hoyos, 2001; Rivera, 2001; DOF, 2010). Además, *M. canis*, *S. asper* y *S. cubensis* (datos insuficientes, Tabla 5) y las cornudas (*S. lewini* y *S. tiburo*, Tabla 3) en etapas juveniles pueden integrar la fauna de acompañamiento en los arrastres de camarón debido a los hábitos bentónicos de los cazones y a las áreas costeras de alimentación que frecuentan los

tiburones martillo durante sus primeras etapas de vida (Shepherd y Myers, 2005; Oviedo-Pérez *et al.*, 2006). Es importante que en los programas de investigación que se generen en el Golfo de México y Mar Caribe Mexicano se incluya el cálculo de los datos de entrada para las especies poco estudiadas en las regiones señaladas en la Tabla 5, principalmente en Laguna Términos, Campeche; Laguna Yalahau, Bahía Ascensión y Espíritu Santo, Quintana Roo; y el litoral veracruzano. Estas acciones contribuirán para que en futuros estudios de esta índole, se optimice el enfoque de manejo multispecífico.

concentraciones de invertebrados y peces, las que a su vez soportan poblaciones de depredadores tope, como los tiburones de mayor fragilidad biológica, cuando se acercan a la zona costera con fines reproductivos y de crianza en primavera y verano (Contreras, 1985; Castro, 1993; Peguero y García, 1995; Bonfil, 1999; Canché-Canché y Castellanos-Osorio, 2005).

Comparando la presente investigación entre las Áreas Naturales Protegidas del Golfo de México y del Caribe Mexicano se manifestó coincidencia del 88.89%, por lo que este porcentaje pone en evidencia el consenso que

Tabla 5. Áreas Prioritarias de Investigación propuestas para las especies que no fueron incluidas en el análisis multispecífico por la falta de parámetros poblacionales.

ESPECIE	NOMBRE COMÚN	ÁREAS PRIORITARIAS DE INVESTIGACIÓN*	PARÁMETROS SUGERIDOS**	REFERENCIAS
<i>Galeocerdo cuvier</i>	Tigre o tintorera	LY, BAyES	EM, K, TMAX	Zarate (1996)
<i>Carcharhinus longimanus</i>	Puntas blancas	MA, SP, LTER	EM, F, PG, K	Rivera (2001)
<i>Carcharhinus signatus</i>	Tiburón ojo verde	MA, LTER	Todos	Uribe (1993); Hoyos (2001)
<i>Carcharhinus perezi</i>	Tiburón de arrecife	LY, BAyES	EM, K, TMAX	Zarate (1996)
<i>Ginglymostoma cirratum</i>	Gata o nodriza	LTER, LY, BAyES	EM, F, PG, K	Uribe (1993); Peguero y García (1995); Zarate (1996)
<i>Mustelus canis</i>	Cazón perro	CH, BAyES	EM, F, PG, K, TMAX	Zavala (1993); Zarate (1996)
<i>Squalus asper</i>	Cazón espinoso	BAyES	EM, F, PG, K, TMAX	Zarate (1996)
<i>Squalus cubensis</i>	Cazón bagre	LT, LC, CH	EM, PG, K, TMAX	Zavala (1993); Castillo (2001)

*Zonas: Laguna de Tamiahua (LT), Las Casitas (LC), Chachalacas (CH) y La Mancha-Alvarado (MA) Veracruz; San Pedro (SP) Tabasco; Laguna de Términos (LTER) Campeche; Laguna Yalahau (LY) y Bahía Ascensión y Espíritu Santo (BAyES) Quintana Roo.

**Parámetros poblacionales sugeridos en futuros estudios por especie del Golfo de México y Mar Caribe Mexicano: EM, edad de madurez; F, fecundidad; PG, periodo de gestación; K, constante de crecimiento; L50, talla de madurez; y TMAX, talla máxima.

ÁREAS PRIORITARIAS DE INVESTIGACIÓN Y CONSERVACIÓN DE TIBURONES

Los sitios prioritarios de investigación y conservación se detectaron en la región central y sur de Veracruz, la Sonda de Campeche (principalmente en Laguna Términos) y lagunas costeras de Quintana Roo, donde se presentan las zonas más importantes de surgencias y de escurrimiento superficial (aporte de ríos y estuarios adyacentes) que desembocan en el Golfo de México (Contreras, 1985; Day *et al.*, 1987), lo que coincide con lo indicado por Bonfil (1997, 1999). Posiblemente la alta productividad primaria de estos sitios permite el establecimiento de importantes

existe entre científicos y expertos en el área (CONABIO-CONANP-TNC-PRONATURA, 2007), así como la importancia de las zonas descritas en el presente estudio para el proceso reproductivo a lo largo del ciclo de vida de los tiburones, de acuerdo con los resultados presentados por Bonfil (1999).

En la NOM-029-PESC-2006, se establecen las siguientes zonas de refugio para proteger el proceso de reproducción y nacimiento de tiburones en el Golfo de México: Laguna de Términos, Campeche, Ríos Usumacinta y Grijalva, Tabasco, Laguna de Yalahau, Bahías de Espíritu Santo, Ascensión y de Chetumal, Quintana Roo; y la Zona litoral frente a Playa Bagdad, Tamaulipas; estas reservas

también se sugieren en la Carta Nacional Pesquera y el libro Sustentabilidad y Pesca Responsable en México (SAGARPA, 2000; DOF, 2007a).

A pesar de la coincidencia del 44.44% detectada con el análisis de discrepancias entre los sitios mencionados anteriormente y las áreas prioritarias de investigación y conservación obtenidas con el método de complementariedad, la Norma no incluye las regiones relevantes del presente estudio correspondientes al litoral veracruzano (Laguna La Mancha-Alvarado, Laguna Tamiahua, Las Casitas y Chachalacas, Figura 3), que pueden ser consideradas como hábitats críticos para algunos carcharhínidos con fragilidad biológica alta. Además, su inclusión podría complementar las disposiciones actuales que rigen el marco regulatorio de los peces cartilaginosos.

El 11 de junio de 2012 se publicó en el Diario Oficial de la Federación el acuerdo por el que se modifica el aviso por el que se da a conocer el establecimiento de épocas y zonas de veda para la pesca de diferentes especies de la fauna acuática en aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos, para establecer los periodos de veda de tiburones y rayas en el Océano Pacífico y tiburones en el Golfo de México (DOF, 2012).

Después de 70 años de pesquería formalmente establecida por fin se aplicó esta herramienta de manejo que tanto favorece a recursos de bajo potencial reproductivo (Sparre y Venema, 1998; FAO, 2001; Salomón-Aguilar y Villavicencio-Garayzar, 2011). La veda en el Golfo de México y Mar Caribe se concretó del 1 de mayo al 30 de junio de cada año y adicionalmente se implementó del 1 al 31 de agosto en el Banco de Campeche con base en la información disponible de áreas y temporadas de reproducción, alumbramiento y crianza por especie (DOF, 2007a; DOF, 2012).

Los sitios prioritarios de investigación que aquí se proponen mediante el análisis de complementariedad con las especies de mayor fragilidad biológica serán importantes para optimizar las futuras evaluaciones que realizará el Instituto Nacional de la Pesca con el objetivo de medir el grado de recuperación poblacional a partir de la aplicación de la veda.

Es fundamental que en México se comiencen a registrar los volúmenes de captura por especie en las bitácoras de pesca para contar con datos de biomasa que serán la base para evaluar las fluctuaciones poblacionales y definir futuros esquemas de manejo y regulación pesquera.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico brindado a través de la beca # 8736.

LITERATURA CITADA

- Aguilar, C. 2002. Análisis biológico-pesquero del tiburón picudo *Carcharhinus brevipinna* (Müller y Henle, 1839) que habita las aguas costeras del Golfo de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 81 p.
- Arriola, M. 1998. Biología y pesquería del tiburón chato *Carcharhinus leucas* (Valenciennes, 1839), capturado en la pesca artesanal del Golfo de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 69 p.
- Bonfil, R. 1997. Status of shark resources in southern Gulf of Mexico and Caribbean: implications for management. *Fisheries Research* 29: 101-117.
- Bonfil, R. 1999. Marine protected areas as a Shark Fisheries Management Tool. *En: Seret, B. y J. Sire (eds.). Proceedings of the 5th Indo-Pacific Fish Conference, Noumea. Paris: Soc. Fr. Ichtyol. pp. 217-230.*
- Braccini, J., B. Gillanders y T. Walker. 2006. Hierarchical approach to the assessment of fishing effects on non-target chondrichthyans: case study of *Squalus megalops* in southeastern Australia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 2456-2466.
- Branstetter, S. 1987a. Age and growth estimates for blacktip, *Carcharhinus limbatus*, and spinner, *C. brevipinna*, sharks from the Northwestern Gulf of Mexico. *Copeia* 1987(4): 964-974.
- Branstetter, S. 1987b. Age, growth and reproductive biology silky shark, *Carcharhinus falciformis* and scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, from the northwestern Gulf of Mexico. *Environmental of Biology of Fishes* 19(3): 161-173.
- Branstetter, S. 1987c. Age and growth of newborn sharks held in laboratory aquaria, with comments on the life history of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Copeia* 1987(2): 291-300.
- Branstetter, S. 1991. Shark life history: one reason sharks are vulnerable to overfishing. *En: Discovering Sharks. American Littoral Society, special publication 14: 29-34.*

- Camhi, M., S. Valenti, S. Fordham, S. Fowler y C. Gibson. 2009. The conservation status of pelagic sharks and rays: report of the IUCN Shark Specialist Group Pelagic Shark Red List Workshop. IUCN Species Survival Commission Shark Specialist Group. Newbury, UK. 78 p.
- Canché-Canché, V. y I. Castellanos-Osorio. 2005. Medusas (Cnidaria) de la Bahía de la Ascensión, Quintana Roo, México. *Hidrobiológica* 15(1): 65-72.
- Castillo, J. 2001. Aspectos biológico-pesqueros de los tiburones que habitan las aguas del Golfo de México. Tesis de Maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 143 p.
- Castro, J. 1993. The shark nursery of Bulls Bay, South Carolina, with a review of the shark nurseries of the southeastern coast of the United States. *Environmental Biology of Fishes* 38: 37-48.
- Cheung, W., T. Pitcher y D. Pauly. 2005. A fuzzy logic expert system to estimate intrinsic extinction vulnerabilities of marine fishes to fishing. *Biological Conservation* 124: 97-111.
- CONABIO-CONANP-TNC-PRONATURA. 2007. Análisis de vacíos y omisiones en conservación de la biodiversidad marina de México: océanos, costas e islas. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, The Nature Conservancy-Programa México, Pronatura. México, D. F. 129 p.
- Contreras, E. 1985. Las lagunas costeras mexicanas. Centro de Ecodesarrollo, Secretaría de Pesca. México, D. F. 253 p.
- Cortés, E. 2002. Incorporating uncertainty into demographic modelling: application to shark populations and their conservation. *Conservation Biology* 16: 1048-1062.
- Cruz-Martínez, A., X. Chiappa-Carrara y V. Arenas-Fuentes. 2004. Age and growth of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, from Southern Gulf of Mexico. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 35: 367-374.
- Day, J., W. Conner, F. Ley-Lou, R. Day y A. Manchado. 1987. The productivity and composition of mangrove forest, Laguna de Términos, Mexico. *Aquatic Botany* 27: 267-284.
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 2007a. Norma Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas: especificaciones para su aprovechamiento. 14 de febrero de 2007. 32 p.
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 2007b. Ley General de Pesca y Acuacultura Sustentables. 24 de julio de 2007, Primera Sección. 25-60 p.
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 2010. Acuerdo mediante el cual se da a conocer la actualización de la Carta Nacional Pesquera. 2 de diciembre de 2010. 319 p.
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 2012. Acuerdo por el que se modifica el Aviso por el que se da a conocer el establecimiento de épocas y zonas de veda para la pesca de diferentes especies de la fauna acuática en aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos, publicado el 16 de marzo de 1994 para establecer los periodos de veda de pulpo en el Sistema Arrecifal Veracruzano, jaiba en Sonora y Sinaloa, tiburones y rayas en el Océano Pacífico y tiburones en el Golfo de México., 11 de junio de 2012, Segunda sección. 4 p.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2001. La ordenación pesquera: conservación y ordenación del tiburón. FAO orientaciones técnicas para la pesca responsable. Roma. 66 p.
- Fowler, S., R. Cavanagh, M. Camhi, G. Burgess, G. Cailliet, S. Fordham, A. Simpfendorfer y J. Musick. 2005. Sharks, rays and chimaeras: the status of the chondrichthyan fishes. IUCN/SSC Shark Specialist Group. 462 p.
- Helfman, G. S., B. B. Collette y D. E. Facey. 2000. The diversity of fishes. Blackwell Science Editorial. Massachusetts, USA. 528 p.
- Hobday, A., T. Smith y I. Stobutzki. 2004. Ecological risk assessment for the effects of fishing: methods final report, July 2004. Report to the Australian Fisheries Management Authority Canberra. Australia. 80 p.
- Hoyos, E. 2001. Las áreas de crianza de tiburones en Caribe y Golfo de México, con un enfoque especial en la Laguna de Yalahau, Quintana Roo. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 90 p.
- Humphries, C., R. Vane-Wright y P. Williams. 1991. Biodiversity reserves: setting new priorities for the conservation of wildlife. *Park* 2: 34-38.

- Jiao, Y., K. Reid y E. Smith. 2008. Model selection uncertainty and bayesian model averaging in fisheries recruitment modeling. *En: The future of fisheries science in North America*. Fish and Fisheries Book Series. United States of America. pp. 505-524.
- Kaly, U., L. Briguglio, H. McLeod, S. Schmall, C. Pratt y R. Pall. 1999. Environmental Vulnerability Index (EVI) to Summarize National Environmental Vulnerability Profiles. SOPAC Technical Report 275. Nueva Zelanda. 77 p.
- Márquez-Farías, J. F., J. L. Castillo-Géniz y M. C. Rodríguez-de la Cruz. 1998. Demografía del cazón pech, *Sphyrna tiburo* (Linnaeus, 1758), en el sureste del Golfo de México. *Ciencias Marinas* 24(1): 13-34.
- Musick, J. A. 1999. Criteria to define extinction risk in marine fishes. *Fisheries* 24(12): 6-14.
- National Marine Fisheries Service (NMFS). 1996. Report of the shark evaluation workshop, June 1996. NOAA/NMFS, Southeast Fisheries Science Center, Miami. United States of America.
- Oviedo-Pérez, J., L. González-Ocaranza y L. Martínez-Cruz. 2006. Presencia de elasmobranchios en las operaciones de pesca de arrastre de camarón en el Litoral Veracruzano durante la veda 2006. II Simposium Nacional de Tiburones y Rayas (SOMEPEC). Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Peguero, M. y G. García. 1995. Contribución al conocimiento de la biología de las especies de tiburón capturadas en aguas del estado de Campeche, México, durante la temporada de noviembre 1993 - abril 1994, con algunos aspectos sobre su pesca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 137 p.
- Piercy, A. N., J. K. Carlson y M. S. Passerotti. 2010. Age and growth of the great hammerhead shark, *Sphyrna mokarran*, in the north-western Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. *Marine and Freshwater Research* 61(9): 992-998.
- Rivera, M. 2001. Aspectos biológicos y pesqueros de los tiburones pelágicos que habitan el Golfo de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 172 p.
- Roman, J. y S. Palumbi. 2003. Whales before whaling in the North Atlantic. *Science* 31: 508-510.
- Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA). 2000. Sustentabilidad y pesca responsable en México: evaluación y manejo. Instituto Nacional de la Pesca. México, D. F. 1111 p.
- Salomón-Aguilar, C. A., C. J. Villavicencio-Garayzar y H. Reyes-Bonilla. 2009. Shark breeding grounds and seasons in the Gulf of California: fishery management and conservation strategy. *Ciencias Marinas* 35(4): 369-388.
- Salomón-Aguilar, C. A. y C. J. Villavicencio-Garayzar. 2011. La fragilidad de tiburones de importancia comercial en el Pacífico mexicano: una herramienta para identificar especies susceptibles a sobre explotación. *En: Chávez-Comparán, J. C. y J. Mimbela-López (eds.). Avances sobre investigaciones marinas y acuícolas del Pacífico tropical mexicano. Volumen 2. Universidad de Colima, México. pp. 81-95.*
- Saunders, M. W. y G. A. McFarlane. 1993. Age and length at maturity of the female spiny dogfish, *Squalus acanthias*, in the Strait of Georgia, British Columbia, Canada. *Environmental Biology of Fishes* 38: 49-57.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales-Instituto Nacional de Ecología (SEMARNAT-INE). 2001. Bases para el ordenamiento ecológico de la región del Mar de Cortés (componente social y económico). México, D. F. 40 p.
- Shepherd, T. D. y R. A. Myers. 2005. Direct and indirect fishery effects on small coastal elasmobranchs in the northern Gulf of Mexico. *Ecology Letters* 8: 1095-1104.
- Smith, A., E. Fulton, A. Hobday, D. Smith y P. Shoulder. 2007. Scientific tools to support the practical implementation of ecosystem-based fisheries management. *Journal of Marine Science* 64: 633-639.
- Sparre, P. y S. Venema. 1998. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1 Manual. Rev 2. FAO Fish Tech. Pap. 306/1 (Rev 2). FAO. Italia. 407 p.
- Stobutzki, I., M. Miller, D. Heales y D. Brewer. 2002. Sustainability of elasmobranchs caught as bycatch in a tropical prawn (shrimp) trawl fishery. *Fishery Bulletin* 100: 800-821.
- Stone, B. R., C. M. Bailey, A. S. McLaughlin, M. P. Mace y M. B. Schulze. 1998. Federal management of Atlantic shark fisheries. *Fisheries Research* 39: 215-221.

- Tovar-Ávila, J., V. Arenas-Fuentes y X. Chiappa-Carrara. 2009. Edad y crecimiento del tiburón puntas negras, *Carcharhinus limbatus*, en el Golfo de México. *Ciencia Pesquera* 17(1): 47-58.
- Uribe, J. 1993. Distribución, abundancia, estructura y biometría de especies de tiburones capturados en la Sonda de Campeche, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 99 p.
- Vane-Wright, R., C. Humphries y P. Williams. 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55: 235-254.
- Walker, T. 1992. Fishery simulation model for sharks applied to the gummy shark, *Mustelus antarticus* (Günther), from southern Australian waters. *Australian Journal of Marine Freshwater Research* 43: 195-212.
- Walker, T. 2005. Management measures. *En*: Musick, J. A. y R. Bonfil (eds.). *Management techniques for elasmobranch fisheries*. FAO. Rome, Italy. pp. 216-242.
- Zárate, M. 1996. La pesquería de tiburones en la Bahía de la Ascensión, Quintana Roo, México (1993-1994) y su importancia como posible área de expulsión y crianza. Tesis de Maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 62 p.
- Zavala, G. 1993. Descripción de la captura de tiburones durante la temporada de pampanillo 1991-1992 en Chachalacas, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 60 p.

REVISORES DEL VOLUMEN 16

Mesoamericana agradece sinceramente a los siguientes especialistas su colaboración con el Comité Editorial al participar como Árbitros de los trabajos procesados durante el año 2012.

Andrea Bolongaro-Crevenna Recásens
Aquiles Argote Cortés
Francisca Isela Molina Astudillo
Gorgonio Ruiz Campos
Inés Arroyo Quiroz
Jaime Raúl Bonilla-Barbosa
María Araceli Barbosa Sánchez
María Cristina Saldaña Fernández
Olivier Chassot
Ortensia Colín Bahena
Roberto Salom-Pérez
Rosa Emilia Pérez Pérez
Rubén Castro Franco

GUÍA PARA AUTORES

Mesoamericana

Criterios de aceptación. Los manuscritos propuestos a publicación, deberán ser textos científicos inéditos y estar enfocados a la región mesoamericana y caribeña, es decir, los países centroamericanos, México y el Caribe. Dichos documentos se recibirán en el entendido de que todos los autores están de acuerdo con su publicación. Los resultados o ideas contenidas en los trabajos deberán ser originales, es decir, que no hayan sido publicados ni enviados simultáneamente a otra revista para su publicación y de esta manera, sean una contribución original y nueva a la literatura científica. Deben contener todas las secciones estipuladas en esta Guía y ser formateados correctamente. Deben seguir las reglas gramaticales y ortográficas. Serán escritos en un estilo preciso y conciso en el uso de conceptos y términos científicos. Todos los manuscritos serán evaluados por árbitros o dictaminadores anónimos seleccionados por el Comité Editorial. Posterior a haberse considerado las revisiones y opiniones de los árbitros, el Comité Editorial tomará la decisión final acerca de la publicación de los manuscritos.

Proceso editorial. Se priorizarán aquellos documentos sometidos por orden de recepción. Estos pueden demorarse en su publicación dependiendo de la revisión necesaria y de la cantidad de publicaciones pendientes. Los trabajos rechazados no serán reconsiderados. En caso de ser aceptado con cambios sugeridos por los revisores, el dictamen se enviará a los autores para cumplir con las observaciones y modificaciones pertinentes. Si la versión corregida no regresa al Editor en el tiempo indicado en el dictamen, se considerará que el trabajo ha sido retirado para su publicación.

Idioma. Los manuscritos deben ser escritos en castellano o inglés, con resúmenes en ambos idiomas.

Cargos por derecho de página. No existen cargos por derecho de página en el caso de publicación en blanco y negro. Cuando se requiera de una página a color se cobrará la cuota correspondiente en dólares. A los autores se les enviará su artículo en formato .pdf.

Tipos de publicaciones

Artículos en extenso. Son trabajos originales sobre sistemática, biogeografía, ecología, etología, evolución o conservación de taxones distribuidos en Mesoamérica y el Caribe, así como de temas relacionados a la biología realizados en esta región, o de otra región pero que sean de interés científico por su relevancia.

Listados científicos. Se recibirán listados de especies que contengan un análisis detallado de la información presentada para la región.

Notas científicas. En este formato se publican trabajos cuya extensión no sobrepase cinco cuartillas, con información concluyente, pero insuficiente para su análisis en extenso, tomando en cuenta que no se aceptarán resultados preliminares. Pueden incluirse resultados relevantes que se quieren difundir de forma rápida y no detallada.

Reseñas de libros y literatura reciente. Son revisiones de libros y artículos de reciente publicación (en los últimos tres años) en el área de la biología y la conservación de alta relevancia para la SMBC.

Obituarios. Se publicarán obituarios de personalidades distinguidas en el área de la Biología.

Nota: el autor debe indicar en que sección desea que su manuscrito sea incluido. Los manuscritos de las secciones “reseñas de libro y literatura reciente” y “obituarios” no deben incluir resumen.

Indicaciones para los autores. Los manuscritos se enviarán en su versión electrónica como anexos a un mensaje de correo electrónico, o bien, grabados en disco compacto a la oficina editorial: Dr. Jaime Raúl Bonilla-Barbosa, M. en C. Jorge Luna Figueroa o Dr. Olivier Chassot, Revista Mesoamericana, Laboratorio de Hidrobotánica y/o Laboratorio de Hidrobiología y Acuicultura, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Av. Universidad 1001, Col. Chamilpa, 62209. Cuernavaca, Morelos, México. Con copia para Centro Científico Tropical (CCT) Apdo. Postal 8-3870-1000 San José, Costa Rica. Correos electrónicos: bonilla@uaem.mx, jluna@uaem.mx, ochassot@cct.or.cr.

Antes de someter un manuscrito a la Revista *Mesoamericana*, el autor deberá cerciorarse de haberlo preparado de acuerdo con las normas editoriales. Para facilitar su seguimiento, deberá cotejarse el manuscrito con las siguientes instrucciones:

1. Si el manuscrito está escrito en inglés y los autores no son anglo-parlantes, un experto deberá revisar el uso del lenguaje antes de enviarse a la revista.
2. El manuscrito deberá acompañarse de una carta de presentación en la que se detalle la relevancia de la investigación y la pertinencia de su publicación en esta revista.
3. El escrito se enviará en formato Word versión 2003 o 2007.
4. En esta primera versión del manuscrito, las figuras deberán enviarse en formato JPEG o Word versión 2003 o 2007, con baja resolución, sólo suficiente para que los revisores puedan evaluarlas.
5. El texto deberá escribirse a doble espacio con todos los márgenes de 25 mm como mínimo.
6. La letra deberá ser tipo Garamond de 11 puntos a lo largo de todo el manuscrito.
7. Deberá dejarse una sangría de medio centímetro a partir del segundo párrafo de cada título o subtítulo.
8. Las palabras no deben ir separadas en sílabas al final del renglón, pero sí se justificará el margen derecho.
9. No se dejará espacio extra entre párrafos.
10. Las figuras y tablas deberán numerarse consecutivamente.
11. Los nombres científicos se escribirán completos la primera vez que se utilicen en el texto. Subsecuentemente, el nombre genérico se abreviará, excepto cuando aparezca al principio de una oración. Deberán escribirse en cursivas, no subrayados.
12. Las autoridades y fechas son indispensables sólo en los trabajos de sistemática. En estos casos, sólo se anotarán la primera vez que se mencione el nombre de la especie en el resumen y en el texto.
13. Los manuscritos sobre Sistemática deberán apearse a los Códigos Internacionales de Nomenclatura.
14. Los autores y fechas citadas como autoridades de nombres científicos no deberán incluirse en la sección de literatura citada.
15. Los números del 1 al 9, que designen cosas se escribirán con letra y del 10 en adelante será con número a menos que éste, inicie la oración.
16. Invariablemente para la utilización de unidades de medida siempre se utilizarán números.
17. Las abreviaturas de las unidades de medida estarán dadas con letras minúsculas y sin punto al final, de acuerdo con las normas internacionales para la citación de unidades de medida.
18. Todos los nombres comunes, vulgares o vernáculos se escribirán con letras minúsculas y entre comillas.
19. Todo mapa deberá contener su cuadro de acotaciones, donde se incluirán datos como: fuente, año, escala y por supuesto, la rosa de los vientos.
20. Si los mapas fueron reconstruidos o elaborados por el o los autores, se inscribirá al final del pie de figura: elaborado por (el o los autores, año).

Artículos en extenso

Los manuscritos deberán incluir los siguientes elementos, además de que las páginas deberán numerarse consecutivamente, iniciando con la página del título.

Cornisa o encabezado de página. En negritas, al inicio de la primera página, escribir el apellido de los autores (usar et al. para más de dos) y un título corto del trabajo, que no debe exceder de 60 espacios, incluyendo los blancos; por ejemplo, Eaton y Farrell.- Variations in the nutrients.

Título. A continuación, aparecerá el título que será escrito en negritas y centrado, debe ser claro, descriptivo, y lo más corto posible. En renglón aparte, la versión del título en inglés. Si el manuscrito está en inglés, el título en este idioma aparecerá en primer lugar. No contendrá nombres de autoridades ni fechas de los nombres científicos.

Nombre(s) del/ los autor(es). A continuación debe incluirse el nombre y los apellidos de todos los autores, sin negritas, escribiéndolos centrados en un nuevo renglón, indicando con un asterisco el nombre del autor a quien se enviará la correspondencia.

Dirección(es). En seguida y en un nuevo renglón se indicarán la institución, dirección postal, teléfono, fax y correo electrónico. Se publicará únicamente el correo electrónico del autor principal.

Resumen en español. Debe escribirse un resumen que no exceda de 300 palabras, en idioma español, que contenga objetivo, métodos utilizados, conclusiones e importancia del trabajo. Esta sección se iniciará con la palabra “Resumen” al margen izquierdo, con letras negritas y sin punto. El texto deberá iniciarse inmediatamente después, en un solo párrafo, sin subdivisiones y sin citas bibliográficas.

Palabras clave. En línea aparte, proporcionar un máximo de nueve palabras clave.

Resumen en inglés o Abstract. Todo manuscrito debe incluir una versión en inglés del resumen con una extensión máxima de 300 palabras.

Key words. Presentadas en la misma forma que en español.

Cuerpo del manuscrito. No se debe hacer referencia en el texto al número de página; en caso necesario puede hacerse referencia a las secciones.

Introducción. El título para esta sección, así como para los de Materiales y métodos, Resultados, Discusión y Agradecimientos, deberá escribirse en negritas, al inicio del margen izquierdo de la página (sin sangría). El texto debe escribirse sin subdivisiones.

Materiales y métodos. Esta sección deberá proporcionar la información suficiente para permitir la repetición del estudio.

Resultados. El texto contendrá información nueva y concisa. Los datos que se presenten en tablas y figuras no deben repetirse en el texto. Evitar detallar métodos e interpretar resultados en esta sección. En los trabajos taxonómicos, el subtítulo “Resultados” se sustituye por “Descripción”. Igualmente sin sangría, se inicia el renglón con el nombre científico del taxón en cursivas, con autoridades, fecha y si es el caso, referencia a figuras. En el siguiente renglón, se inicia el texto de la descripción; seguirá a la descripción un “Resumen taxonómico”, que incluye, localidad, número de acceso de la colección donde se han depositado los ejemplares y, en el caso de especies nuevas, etimología. En la sección denominada “Comentarios taxonómicos”, que reemplaza la Discusión de otros artículos, se comparan taxones similares o relacionados. Esta secuencia de subsecciones se repite para cada taxón. Si en los manuscritos taxonómicos la Descripción no incluye todos los resultados, ésta se incorporará a la sección normal de Resultados. Para el caso de los ejemplares depositados en museos, se requiere indicar los números de acceso para el material tipo y *vouchers*. Para el caso de tejidos congelados depositados en museos, así como de secuencias de ADN depositadas en bases de datos, se deberán incluir también los números de acceso. Indíquese el número del permiso de recolecta de los ejemplares cuando sea pertinente.

Discusión. En esta parte se incluirá una interpretación y una explicación de la relación entre los resultados y los conocimientos previos sobre el tema.

Agradecimientos. es relevante. En todo caso debe de ser corto y conciso. La ética requiere que se consulte previamente a los colegas cuyos nombres se desee incluir en esta sección.

Literatura citada. Se debe seguir el formato que se encuentra en el siguiente apartado (para más detalles, puede referirse a los artículos incluidos en este número). Se listará alfabéticamente. Todas las referencias en el texto deberán aparecer en esta sección y viceversa. No se aceptarán citas de estudios o registros no publicados, pero si las tesis de cualquier grado, que no hayan sido publicadas. Es necesario notar que los títulos de las revistas no se abrevian y que hay espacios entre las iniciales.

En el texto se citará de la siguiente manera: (Aguilar, 2000) o Aguilar (2000); (Aguilar y Camacho, 2001) o Aguilar y Camacho (2001); (Aguilar et al., 2002) o Aguilar et al. (2002); (Juárez, 1954; Aguilar, 2000). En orden cronológico

(Juárez, 1954; Aguilar, 2000; Méndez, 2000). En orden cronológico y alfabético en el mismo año (Juárez, 1954, 1960, 1960a, 1960b).

En la sección de Literatura citada, las citas que aparezcan en el texto, se anotarán en orden alfabético según los ejemplos que se dan a continuación:

Artículo en revista

Bonilla-Barbosa, J., A. Novelo, Y. Ornelas O. y J. Márquez-Guzmán. 2000. Comparative seed morphology of Mexican *Nymphaea* species. *Aquatic Botany* 68: 189-204.

Libro

Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. Nueva York. 1262 p.

Capítulo en libro

Ferrusquia, V. A. 1998. Geología de México: una sinopsis. *En*: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (comps.). *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. pp. 3-108.

Tesis

Martínez, M. R. 2011. Flora y vegetación acuáticas vasculares del Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México. Tesis, Licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos, México. 161 p.

Ilustraciones. Todas las figuras deben aparecer en un archivo separado en formato JPEG, no en el documento que contiene el texto. Cada figura debe estar acompañada por una leyenda que haga la ilustración entendible, sin necesidad de explicación adicional en el texto. Se aceptan ilustraciones en color, pero es posible que sean publicadas en blanco y negro, además si así lo desea las figuras a color generarán un cargo para el autor. Todos los pies de figura se agruparán en forma de párrafos, en el orden que están numerados, en la última página del manuscrito. Se iniciará cada párrafo con la palabra "Figura" y el número correspondiente en negritas. No es necesario enviar los originales de las figuras la primera vez que se somete a revisión un manuscrito; sin embargo, las copias deberán tener la calidad suficiente para que los revisores puedan evaluar la figura. Se requerirán los originales cuando el manuscrito haya sido aceptado para su publicación. Sólo entonces, en su caso, se enviará la versión electrónica de las figuras en formato JPEG o TIFF con una resolución de 600 dpi si se trata de fotografías, y de 1200 dpi si son dibujos, gráficas o mapas.

Tablas. La inclusión de tablas deberá limitarse a casos en que los datos no puedan incorporarse adecuadamente en el texto. Se incluirán al final del texto (después de la sección de literatura citada), se numerarán consecutivamente y en esa misma secuencia se referirán en el texto. El encabezado de cada tabla se incluirá en la parte superior de éste. El diseño de la tabla se hará de manera que no rebase los márgenes de una sola página. No se aceptarán foto-reducciones.

Notas científicas

Al igual que los artículos en extenso, las notas deben incluir cornisa, títulos en español/inglés, nombres de autores y sus datos, un resumen en español y su versión en inglés, así como las palabras clave. Agregar antes de títulos, la leyenda: Nota Científica como renglón aparte. El texto deberá escribirse de continuo y sin espacio extra entre párrafos. Los agradecimientos se pondrán como último párrafo, sin encabezado. La literatura citada, figuras y tablas seguirán el mismo formato que en los artículos en extenso.

Imagen de la portada. Como parte de las normas establecidas por la SMBC, las ilustraciones consideradas serán aquellas que fueron ganadoras en el Congreso Anual anterior a la publicación de los números de la revista del año siguiente y que se publicará en la portada de los números correspondientes.

Arbitraje de artículos por pares. Para fomentar la calidad profesional de la Revista *Mesoamericana* y así salvaguardar la ética profesional y reputación de la SMBC y de sus miembros, cada artículo recibido se somete a un proceso de arbitraje, de acuerdo con los siguientes pasos:

1. El Editor General y Editor Asociado reciben el artículo sometido y lo evalúa con el fin de determinar si cumple con las secciones y características editoriales requeridas de acuerdo con la guía de autores. Si el manuscrito no cumple con estas características será devuelto a los autores con las observaciones correspondientes, con el objeto de ser nuevamente reenviado a la revista *Mesoamericana*.
2. En caso de cumplir con las características editoriales, el artículo se envía a árbitros anónimos que evaluarán la calidad académica.
3. Los árbitros son profesionales dentro de los campos de la Biología y la Conservación o disciplinas relacionadas con el ámbito temático de *Mesoamericana*, con suficiente experiencia para poder juzgar los méritos académicos de cada trabajo y basándose en los “Criterios de aceptación de artículos” descritos arriba.
4. En un tiempo de 15 días, el Editor General y el Editor Asociado recibirán los comentarios de los árbitros y los enviarán al autor, indicándole el resolutivo de los revisores.
5. En caso de que un revisor recomiende la publicación del trabajo y otros no, el Editor General y el Editor Asociado tendrán la decisión final.

En caso de que se rechace la publicación del manuscrito como artículo, el Editor General y el Editor Asociado podrán sugerir e invitar al autor a que escriba en otro formato (Nota Científica

MESOAMERICANA
**Revista Oficial de la Sociedad Mesoamericana
para la Biología y la Conservación**

Responsable de esta edición:
Jaime Raúl Bonilla-Barbosa

Volumen 16, Número 3, se terminó de imprimir el día 30 de Noviembre de 2012,
en los talleres de la Imprenta Garabato, ubicada en
Vicente Estrada Cajigal Número 510, Col. Lomas de la Selva Oriente
Cuernavaca, Morelos, México
Teléfonos (777) 169-5873, (777) 455-0586 y (777) 203-1769

La edición consta de 500 ejemplares

