

Remoción y germinación de semillas de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* en bosques fragmentados de Sarapiquí, Costa Rica

La regeneración exitosa de ciertos árboles depende en gran medida de especies faunísticas. Por esto, aumentar, mantener su hábitat, evitar su desaparición por cacería o erosión genética son criterios que deben incluirse en los planes de manejo.

Harold Arias-Le Claire

RESUMEN

Se evaluó la remoción y la germinación de semillas de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* en tres fragmentos de bosque bajo manejo forestal y se llevó un control en la Estación Biológica La Selva.

La remoción de semillas fue evaluada bajo dos tratamientos, exclusión y no-exclusión. Los porcentajes de remoción de semillas fueron altos para *D. panamensis* en los cuatro sitios y en ambos tratamientos. Sin embargo, la depredación de semillas en exclusión fue mayor en los fragmentos, lo que indica una alta abundancia de roedores pequeños en estos sitios. El porcentaje de remoción de *C. guianensis* en los cuatro sitios fue alto en no-exclusión, pero bajo en exclusión, al parecer debido a la remoción por guatusas (*Dasyprocta punctata*, roedor de tamaño medio). La germinación se evaluó bajo dos tratamientos: semillas no-enterradas y enterradas (simulando la acción de las guatusas). La germinación de *Dipteryx* no varió entre tratamientos, pero *Carapa* presentó una mayor germinación de semillas enterradas.

Los resultados sugieren que la regeneración exitosa a partir de la semilla de *D. panamensis* en los fragmentos no depende solo de los roedores medianos sino también de otros dispersores. En contraste, las guatusas posiblemente son importantes en la regeneración de *C. guianensis*. Por último, parece necesario aumentar la conectividad del hábitat para conservar poblaciones de mamíferos medianos, lo que también contribuiría a la sostenibilidad del manejo forestal de las especies de estudio.

Palabras clave: remoción y germinación de semillas, fragmentación, defaunación, *Dasyprocta punctata*, guatusas, enterramiento de semillas, *Dipteryx panamensis*, almendro, *Carapa guianensis*, caobilla.

SUMMARY

Removal and germination of *Dipteryx panamensis* and *Carapa guianensis* in fragmented forests of Sarapiquí, Costa Rica. Seed removal and germination of

Dipteryx panamensis and *Carapa guianensis* were evaluated in three forest fragments under forest management and at La Selva Biological Station. Seed removal was evaluated in two treatments were used caged and un-caged. We found high seed removal percentages of *D. panamensis* in the four sites as well as in both treatments. However seed predation was lower in La Selva caged treatment than in the three fragmented forests, probably due to a high abundances of small rodents in this sites. For *C. guianensis* seed removal was high in all sites only in un-caged approach, may be some evidences of agouties (*Dasyprocta punctata*, middle size rodent) action. Germination was evaluated under two treatments: unburied and artificially buried seeds (treatment that simulates scatterhoarding action of agouties). *Dipteryx* germination showed no variation between treatments, since *Carapa* buried seeds germination was higher than unburied. In brief, the results suggest that a successful regeneration starting from seeds in *D. panamensis*, not only depends on scatterhoarding rodents, probably relies also in other agents in fragmented areas. The results for *C. guianensis* suggest that agouties have an extremely important role in the regeneration process of this tree. Protect or increase connectivity in fragmented landscapes seems necessary to conserve populations of middle-size mammals, additionally contributing to timber sustainability of large-seed species like *C. guianensis* and *D. panamensis*.

Keyword: seed germination and removal, fragmentation, defaunation, *Dasyprocta punctata*, agouties, scatterhoarding, seed burial, *Dipteryx panamensis*, tonka bean tree, *Carapa guianensis*, royal mahogany.

La cacería y fragmentación de los bosques neotropicales se han relacionado con la pérdida parcial o total de ciertas especies animales (defaunación), muchas de ellas clave en procesos ecológicos (Redford 1992, Chiarello 1999). Tal fenómeno podría ser peligroso ya que las semillas de una alta proporción de árboles neotropicales dependen de fauna para su dispersión (Howe y Smallwood 1982, Loiselle *et al.* 1996). Específicamente, algunas especies de semilla grande dependen de roedores (*Dasyprocta* y *Myoprocta*) para su reclutamiento en el bosque (Smythe 1989, Forget 1993). Éstos entierran las semillas para después depredarlas, pero muchas nunca son localizadas de nuevo, lo que en apariencia aumenta sus probabilidades de supervivencia (Smythe 1978, McHargue y Hartshorn 1991, Forget 1996, Guariguata *et al.* 2000).

La regeneración exitosa de especies arbóreas podría estar en peligro de extinción si las poblaciones de dichos roedores se reducen o desaparecen por la cacería o reducción de su hábitat. En esta investigación se evaluó comparativamente en un bosque continuo protegido de la cacería y tres fragmentos de bosque bajo manejo forestal -parcialmente protegidos de la cacería- lo siguiente: a) la remoción por la fauna de las semillas de dos árboles maderables de semillas grande, y b) el porcentaje de germinación de semillas no enterradas y enterradas de los dos árboles, esto último como un proceso análogo al que realizan los roedores.

Materiales y métodos

El área de estudio fue en Sarapiquí, provincia de Heredia, Costa Rica. Se realizó en tres fragmentos de bosque bajo manejo forestal: Starke, que abarca 344 ha, Paniagua con 142 ha y Rojomaca de 117 ha, y en el bosque primario intervenido del Anexo Sarapiquí (631 ha) de la Estación Biológica La Selva (Figura 1).

Las especies *C. guianensis* y *D. panamensis* fueron seleccionadas dada su importancia en la comercialización forestal por la calidad y dureza de su madera (Flores 1992, 1994). Además, son fundamentales en el do-

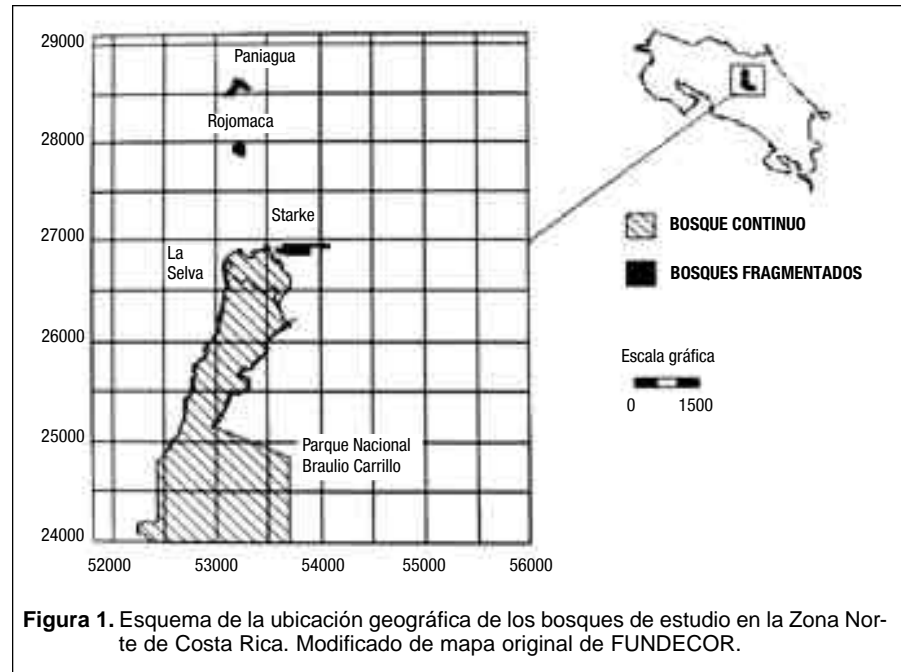


Figura 1. Esquema de la ubicación geográfica de los bosques de estudio en la Zona Norte de Costa Rica. Modificado de mapa original de FUNDECOR.

sel de los bosques lluviosos neotropicales porque sus frutos o semillas son consumidos por diversos animales. Ambos árboles tienen semillas grandes, que dependen en gran medida de los vertebrados para su diseminación efectiva. En *C. guianensis* la dependencia por la fauna es alta en sitios no anegados (inundados), ya que su dispersor primario es el agua en bosques inundados (Flores 1994).

Pruebas de remoción de semillas

Se evaluó semanalmente el porcentaje de semillas de *D. panamensis* y *C. guianensis* removidas en los cuatro bosques de estudio (a pesar de que se utilizaron frutos de *D. panamensis* se hará referencia a éstos como "semillas"). Se utilizaron tratamientos contrastantes de exclusión: a) exclusión de mamíferos, las semillas fueron protegidas por jaulas cilíndricas de un metro de altura y 0,70 m de diámetro, malla metálica de 2 x 2 pulgadas de abertura y b) no exclusión (sin jaula).

En cada tratamiento se colocaron 10 semillas y se establecieron 15 réplicas en cada bosque. Las evaluaciones se llevaron a cabo de acuerdo con la fenología de ambas especies y hasta que el porcentaje de semillas remanentes (de al menos uno de los tratamientos) fuera cercano a cero en la mayoría de las réplicas.

Pruebas de germinación en el campo

Para determinar si la acción de enterrar las semillas por parte de los roedores aumenta la germinación de ambas especies, se evaluaron los porcentajes de germinación (etapa en que las semillas tenían una pequeña raíz o radícula de dos o más centímetros) comparando grupos de semillas enterradas, simulando la acción de los roedores, y no enterradas en los cuatro sitios de estudio. Para *D. panamensis* se establecieron en cada bosque 5 grupos de 20 semillas, distribuidas por igual en ambos tratamientos, semillas enterradas y no enterradas; en el caso de *C. guianensis* se colocaron 4 grupos en cada sitio. Los grupos fueron protegidos por una jaula cilíndrica de un metro de altura y 0,70 m de diámetro de malla de 1 1/2 x 1 1/2 pulgadas de abertura. En cada jaula se ubicaron cuatro líneas de cinco semillas y aleatoriamente se les aplicó uno de los tratamientos. Las semillas de *D. panamensis* fueron evaluadas durante 64 días y *C. guianensis* 104 días.

Resultados

Remoción de semillas

El porcentaje de remoción de semillas de *D. panamensis* y *C. guianensis* fue alto en los cuatro sitios de estudio. En el caso de *D. panamensis* la remoción de semillas fue diferente entre los

bosques, pero similar en ambos tratamientos de exclusión. A 16 días después del establecimiento de los ensayos la remanencia de semillas en Starke y Rojomaca fue cercana a cero en ambos tratamientos.

Por el contrario, en La Selva y Paniagua el tratamiento de exclusión presentó a lo largo del experimento una mayor remanencia (menor remoción) que el tratamiento de no exclusión (Figura 2). Cabe destacar que la remoción de semillas de *D. panamensis* en La Selva fue más lenta que en los fragmentos de bosque. Por otra parte, la depredación de semillas de *D. panamensis*, medida por la remoción en el tratamiento de exclusión, fue mayor en los fragmentos que en el bosque continuo (La Selva). Para el caso de *C. guianensis* la remoción de semillas no fue diferente entre el bosque continuo y los fragmentos, pero fue contrastada entre los dos tratamientos de exclusión (Figura 2).

Comparando ambas especies se nota que la remoción de semillas de *C. guianensis* en el tratamiento de no exclusión fue más rápida en los cuatro bosques. Además, la remoción de *C. guianensis* en el tratamiento de exclusión fue muy baja en contraste con el mayor porcentaje observado para *D. panamensis* en los cuatro sitios. Esto probablemente se debió a que los roedores pequeños ejercieron presión de depredación sobre las semillas de *D. panamensis*, que por ser más pequeñas que las semillas de *C. guianensis* las pudieron manipular fácilmente. En contraste, los resultados revelaron que estas últimas semillas fueron removidas por animales medianos.

Germinación de semillas y la acción de los dispersores

Los porcentajes de germinación de ambas semillas varió entre los tratamientos y las especies (Figura 3). Los porcentajes de germinación de *D. panamensis* no presentaron diferencias significativas al comparar la cantidad de semillas germinadas frente a las no germinadas en los tratamientos mediante una prueba de chi-cuadrado de bondad de ajuste:

La Selva $X^2 = 2,96$ 1g.l. $p = 0,08$
 Starke $X^2 = 0,64$ 1g.l. $p = 0,42$
 Rojomaca $X^2 = 2,08$ 1g.l. $p = 0,15$
 Paniagua $X^2 = 2$ 1g.l., $p = 0,16$

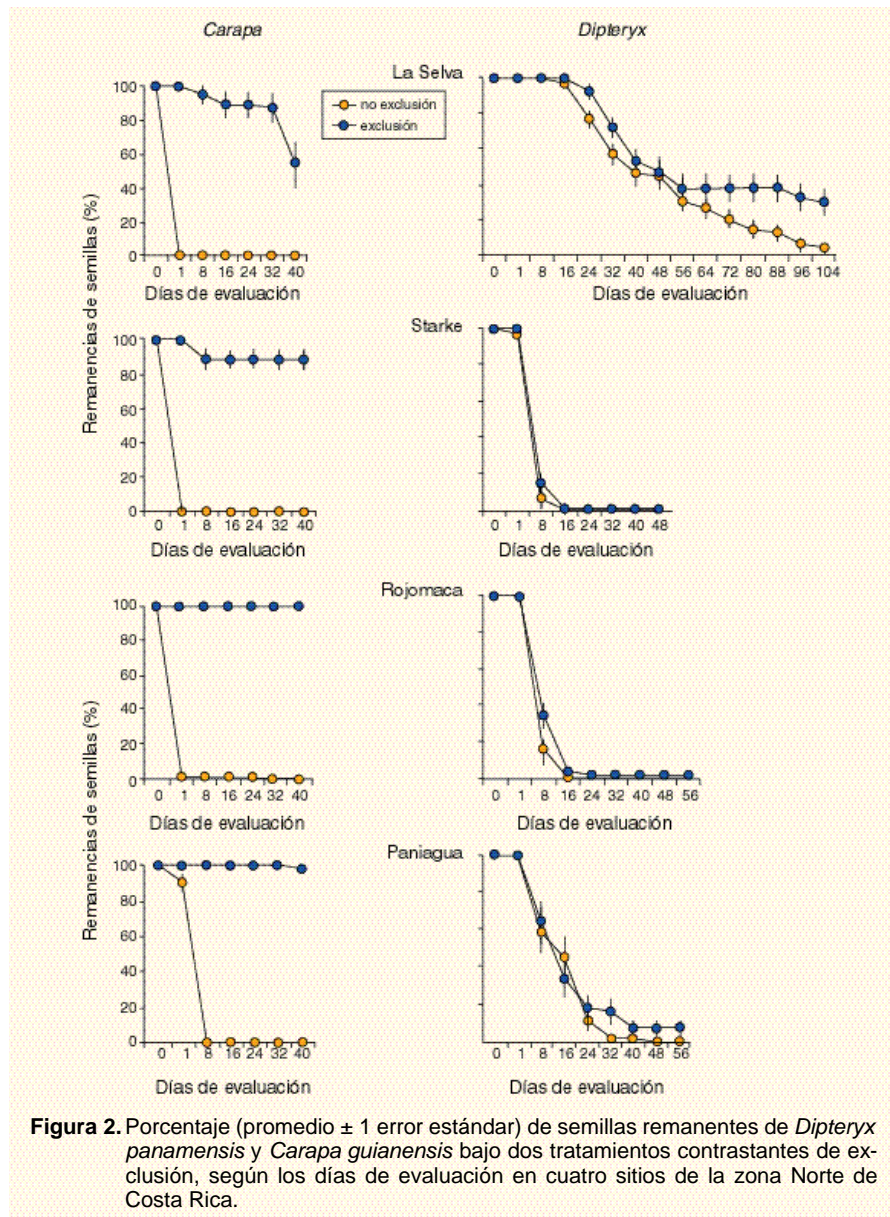


Figura 2. Porcentaje (promedio \pm 1 error estándar) de semillas remanentes de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* bajo dos tratamientos contrastantes de exclusión, según los días de evaluación en cuatro sitios de la zona Norte de Costa Rica.

Las semillas de *C. guianensis* tuvieron una mayor germinación en el tratamiento enterrado en los cuatro sitios de estudio. Esta diferencia fue significativa al comparar los porcentajes de germinación en cada sitio:

La Selva $X^2 = 18,10$ 1gl. $p < 0,01$
 Starke $X^2 = 20,20$ 1gl. $p < 0,01$
 Rojomaca $X^2 = 14,9$ 1gl. $p < 0,01$
 Paniagua $X^2 = 45,2$ 1gl. $p < 0,01$

Las pruebas de bondad de ajuste las frecuencias esperadas fueron calculadas asumiendo una misma probabilidad para las semillas germinadas y no germinadas en ambos tratamientos.

Los resultados de germinación sugieren que *D. panamensis* podría de-

penden, en menor medida, de la dispersión de semillas que realizan las guatusas (*D. punctata*), mientras que la regeneración a partir de semilla de *C. guianensis* podría aumentar con la acción de estos mamíferos.

Discusión

Los altos porcentajes de remoción de semillas encontrados para ambas especies, en el bosque continuo y en los fragmentos, probablemente se debieron a que los sitios estudiados mantienen poblaciones de mamíferos pequeños y medianos (Arias-LeClair 2000). Esto considerando que ambas especies son consumidas por gua-

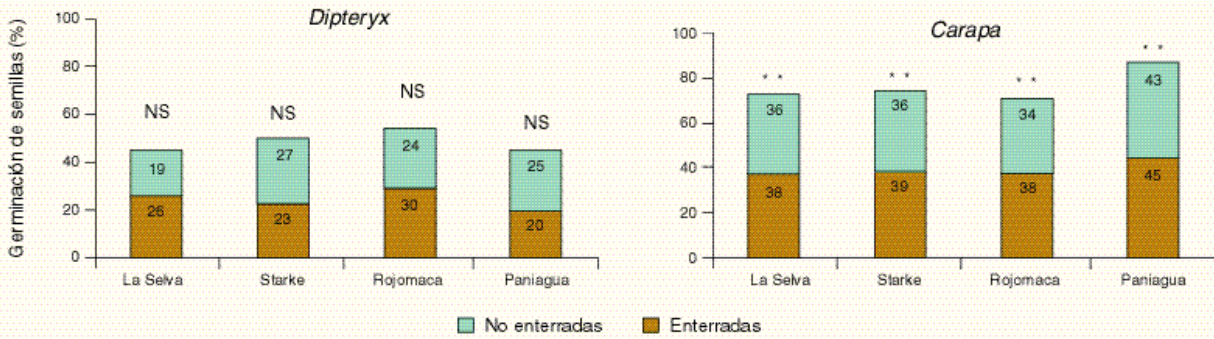


Figura 3. Porcentajes de germinación de semillas de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis*, bajo dos tratamientos (semillas enterradas y no enterradas) en cuatro bosques de la zona Norte de Costa Rica. Sobre las barras se indica si las pruebas de χ^2 fueron o no significativas, NS: $p > 0,05$; *: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$. En las barras se indican los porcentajes de germinación de cada tratamiento en cada sitio.

tusas que son dispersoras de árboles de semilla grande (Mc Hargue y Hartshorn 1983, Peres y Baider 1997, Forget 1993 Y 1996).

A pesar de que en forma general se encontraron muestras de una remoción similar entre tratamientos para *D. panamensis*, se presentó una mayor remoción en exclusión en los bosques fragmentados. Esto no solo demuestra que dichas semillas son consumidas por roedores medianos y pequeños, sino también sugiere que probablemente la alteración del hábi-

tat en los fragmentos propicia una abundancia de roedores pequeños (Arias-LeClaire 2000). Por el contrario, la remoción de semillas de *C. guianensis* fue mayor en no-exclusión en los cuatro bosques estudiados; indica que esta especie es apetecida principalmente por roedores medianos.

Para ambos árboles, y con base en la alta remoción de semillas registrada en los cuatro sitios de estudio, se podría esperar un alto reclutamiento a partir de su semilla, como consecuencia de un alto potencial de dis-

persión. Lo anterior es cierto si se considera que probablemente sitios con poblaciones de guatusas tienen un mayor reclutamiento a partir de semilla, debido a que el enterramiento de los propágulos (o semillas) aumenta la germinación en especies de árboles cuyos frutos o semillas son dispersados por estos roedores (Smythe 1989, Asquith *et al.* 1999, Guariguata *et al.* 2000). Sobre todo si el reclutamiento en los bosques tropicales se favorece en bajas densidades generalmente lejos del adulto coespecífico



Fotos: H. Arias.

Arreglo de los ensayos de germinación de semillas de *D. panamensis* y *C. guianensis*. En primer plano se muestran las semillas de *D. panamensis* en la jaula de germinación y en el recuadro se encuentran las plántulas de *C. guianensis* germinadas en los ensayos.



Fotos: Harold Arias.

La dispersión efectiva y por ende la regeneración exitosa de algunas especies de árboles de semilla grande se ha relacionado con la actividad de las guatusas (Dasyprocta punctata). En primer plano regeneración de D. panamensis y en recuadro C. guianensis

(Coley y Barone 1996, De Steven y Putz 1984, Clark y Clark 1987).

Sin embargo, al comparar el número de semillas germinadas y no germinadas

D. panamensis no mostró que el enterrarla aumente su porcentaje de germinación; similar a lo encontrado por De Steven y Putz en Panamá. Por otro lado, los porcentajes de germinación de las semillas de *C. guianensis* fueron mayores para las semillas enterradas, como los resultados que Forget y Milleron (1991) identificaron para *Virola nobilis* en la Isla de Barro Colorado. Dados los resultados anteriores, se sugiere que la regeneración exitosa de *C. guianensis* en bosques no anegados depende en gran medida de la acción de las guatusas, aunque los resultados señalan que estos mismos mamíferos pueden causar altos porcentajes de mortalidad en semillas y plántulas. De este modo, sería conveniente que las decisiones de manejo consideren el aprovechamiento de esta especie forestal en sitios donde las poblaciones

de roedores presenten un mejor estado de conservación. Además, se debe considerar medidas para aumentar y mantener su hábitat y así evitar la desaparición de estos mamíferos por fragmentación, cacería o erosión genética por aislamiento.

de roedores presenten un mejor estado de conservación. Además, se debe considerar medidas para aumentar y mantener su hábitat y así evitar la de-

saparición de estos mamíferos por fragmentación, cacería o erosión genética por aislamiento.

En el caso de *D. panamensis* los resultados muestran que las semillas de este árbol son más propensas a la depredación por roedores pequeños y a pesar de que el enterramiento por guatusas no produce, aparentemente, una mayor germinación sí podría prevenir su depredación. Por otra parte, la dispersión efectiva de esta especie en los fragmentos fue menor que en el bosque continuo y las distancias de dispersión de esta especie fueron muy bajas. Estos antecedentes podrían sugerir que la regeneración de *D. panamensis*, a partir de semilla en ambientes fragmentados, podría no solo depender de la acción de las guatusas, sino también de otros agentes dispersores. En este sentido Bonaccorso *et al.* (1981) señala que el murciélago *Artibeus lituratus* podría ser un dispersor efectivo de la especie, ya que acarrea las semillas a grandes distancias sin dañar el embrión. 🌳

Harold Arias-Le Claire
 Máster en Manejo y Conservación de
 Bosques Tropicales y Biodiversidad
 Correo electrónico: lecythiscr@yahoo.com

Literatura citada

- Arias-Le Claire, H. 2000. Dispersión de semillas de dos especies arbóreas comerciales diseminadas por vertebrados en bosques fragmentados de Sarapiquí, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 69 p.
- Asquith, N.M.; Terborgh, J.; Arnold, A.E.; Riveros, M. 1999. The fruits the agouti eat: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology* 15:229-235.
- Bonaccorso, F.J.; Glanz, W.E.; Sanford, C.M. 1980. Feeding assemblages of mammals at fruiting *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) trees in Panama: seed predation, dispersal and parasitism. *Revista de Biología Tropical* 28 (1):61-72.
- Chiarrello, A. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation* 89:71-82.
- Clark, D.B.; Clark, D.A. 1987. Population ecology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica* 19(3):236-244.
- Coley, P.D.; Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Reviews in Ecological Systematics* 27:305-335.
- De Steven, D.; Putz, F.E. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panama. *Oikos* 43:207-216.
- Flores, E.M. 1992. *Dipteryx panamensis*. Árboles y semillas del Neotrópico. Museo Nacional de Costa Rica/Herbario Nacional de Costa Rica 1 (1):1-22.
- Flores, E.M. 1994. *Carapa guianensis*. Árboles y semillas del Neotrópico. Museo Nacional de Costa Rica/Herbario Nacional de Costa Rica 3 (2):27-56.
- Forget, P.M. 1993. Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. *Oecologia* (94): 255-261.
- Forget, P.M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 12: 751-761.
- Forget, P.; Milleron, T. 1991. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panamá. *Oecologia* 87:596-599.
- Guariguata, M.; Rosales, A.; Finegan, B. 2000. Seed removal and seed fate in two selectively logged forests with contrasting protection levels. *Conservation Biology* 14(4):1046-1054.
- Mchargue, L.A.; Hartshorn, G.S. 1983. Seed and seedling ecology of *Carapa guianensis*. *Turrialba* 33 (4):399-404.
- Mchargue, L.A.; Hartshorn, G.S. 1991. *Carapa guianensis* (Meliaceae) (Cedro macho, caobilla). In: Janzen, D.H. ed. *Historia natural de Costa Rica*. 2 ed. San José, CR. Edit. Universidad de Costa Rica. p. 209-210.
- Peres, C.; Baider, C. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazil nut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 13:595-616.
- Redford, K.H. 1992. The empty forest. *BioScience* 42 (6):412-422.
- Smythe, N. 1978. The natural history of Central American Agouti (*Dasyprocta punctata*). *Smithsonian Contribution to Zoology*. 257:1-52.
- Smythe, N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica* 21:50-56.