



CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
ESCUELA DE POSGRADO

Dispersión de semillas por mamíferos terrestres en bosques latifoliados del
Atlántico Norte de Nicaragua después del huracán Félix

por

Emily Marie Fung McLeod

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado
como requisito para optar por el grado de

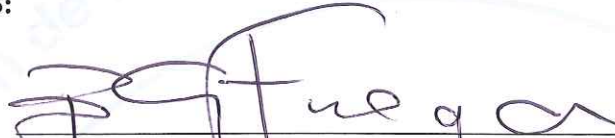
Magister Scientiae en Manejo y Conservación de
Bosques Naturales y Biodiversidad

Turrialba, Costa Rica, 2011

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN
DE BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**


FIRMANTES:



Bryan Finegan, Ph.D.
Consejero Principal




Fernando Casanoves, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



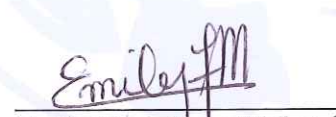
Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Joel Sáenz, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



I. Miley González, Ph.D.
Decano de la Escuela de Posgrado



Emily Marie Fung McLeod
Candidata

DEDICATORIA

A mi familia y amigos por siempre apoyarme en mis nuevas aventuras.

AGRADECIMIENTOS

Primero a todos los de CATIE, mis compañeros y amigos de generación, principalmente aquellos que confiaron en mí para trabajar en un lugar tan remoto y me dieron energías para terminar la fase de campo.

Al proyecto FINNFOR por concederme la beca para realizar la maestría y el trabajo de campo.

A los profesores de mi comité: Bryan Finegan, Fernando Casanoves, Joel Sáenz y Diego Delgado por el apoyo y el invaluable conocimiento que me transmitieron durante el desarrollo de la tesis, así como la compañía en campo.

A Jossué Brenes por todo el apoyo logístico y las palabras de aliento durante el trabajo de campo en la RAAN, Nicaragua.

A los pobladores de las comunidades miskitas de Santa Clara y Miguel Bikam, sin la ayuda de ellos no hubiera sido posible realizar la fase de campo y por permitirme usar sus bosques.

A mis amigos de Centroamérica por aquellas horas de almuerzo y conversaciones interminables que lograron ayudar a hacer la escritura más llevadera y finalmente terminar esta aventura de dos increíbles años de aprendizaje.

CONTENIDO

DEDICATORIA	III
AGRADECIMIENTOS	IV
CONTENIDO	V
RESUMEN	VII
SUMMARY	IX
ÍNDICE DE CUADROS	XI
ÍNDICE DE FIGURAS	XII
1 INTRODUCCIÓN	1
1.1 Objetivos.....	3
1.1.1 <i>Objetivo general</i>	3
1.1.2 <i>Objetivos específicos</i>	3
1.2 Hipótesis	4
1.2.1 <i>Hipótesis específicas</i>	4
2 MARCO REFERENCIAL.....	5
2.1 Bosques Tropicales	5
2.2 Huracanes tropicales.....	6
2.2.1 <i>Impacto del huracán en procesos de regeneración y dispersión</i>	7
2.3 Ecología de semillas	9
2.3.1 <i>Dispersión</i>	9
2.3.2 <i>Depredación y ataques de semillas</i>	13
2.4 Descripción de la especie seleccionada	14
2.4.1 <i>Calophyllum brasiliense (cedro maría, krasa, leche, barillo, leche maría, maría, santa maría, palo de maría, jacareúba)</i>	14
2.5 Pequeños vertebrados terrestres, dispersores y depredadores de semillas	16
2.5.1 <i>Heteromys desmarestianus (Ratón semiespinoso, Spiny Pocket Mouse; depredador y dispersor)</i>	16

2.5.2	<i>Dasyprocta punctata</i> (Guatusa, Cherenga, Ñeque; depredador y dispersor)....	18
2.5.3	<i>Cuniculus paca</i> (Tepezcuintle, Tuza real, Conejo pintado, Paca; depredador y dispersor).....	19
2.5.4	<i>Pecari tajacu</i> (Javelina, pecari de collar, saíno, jabalí, buksa; depredador)....	20
2.6	Efecto de la cacería en los bosques tropicales	21
3	MATERIAL Y MÉTODOS.....	23
3.1	Descripción zona de estudio	23
3.1.1	Comunidades de Santa Clara y Miguel Bikam.....	26
3.2	Metodología.....	27
3.2.1	Pruebas de remoción, dispersión y depredación de las semillas de <i>C. brasiliense</i>	29
3.2.2	Muestreo de mamíferos pequeños y medianos	32
3.2.3	Evaluación del impacto de la cacería en la zona	34
3.2.4	Análisis estadístico	35
4	RESULTADOS	36
4.1	Remoción, dispersión y depredación de semillas	36
4.2	Observación y captura de mamíferos pequeños y medianos	43
4.3	Actividades de cacería en la zona de estudio.....	45
5	DISCUSIÓN	52
5.1	Remoción, depredación y dispersión de semillas	53
5.2	Avistamiento y capturas de mamíferos medianos y pequeños	60
5.3	Presencia de actividades de cacería en la zona de estudio	62
5.4	Implicaciones para el manejo forestal de <i>Calophyllum brasiliense</i> y otras especies dispersadas por roedores, presentes en bosques huracanados	64
6	CONCLUSIONES	68
7	LITERATURA CITADA	71

RESUMEN

Fung-McLeod, E. 2011. Dispersión de semillas por mamíferos terrestres en bosques latifoliados del Atlántico Norte de Nicaragua después del huracán Félix

Palabras clave: dispersión, remoción, depredación, *C. brasiliense*, huracán Félix, RAAN, roedores, guatusa, *Dasyprocta punctata*, ratón semiespinoso, *Heteromys desmarestianus*, bosques tropicales, Santa maría, tepezcuintle, *Cuniculus paca*, cacería y captura de roedores.

Se evaluó la dispersión, remoción y depredación de semillas de *C. brasiliense* en un bosque afectado por el huracán Félix y otro sin perturbación en la Región Autónoma Atlántico Norte de Nicaragua (RAAN), ambos sitios de estudio se encuentran desprovistos de actividades de cacería. Las semillas de *C. brasiliense* fueron sometidas bajo el tratamiento de exclusión/no-exclusión. Cada tratamiento exclusión/no exclusión se repitió diez veces en seis transeptos de 250 metros a lo largo de dos líneas de muestreo de 1 km. Éste diseño se repitió en ambos bosques: huracanado y no huracanado. Se midió el destino (removida y no removida) de cada semilla, la distancia de remoción y se determinó si existió una dispersión efectiva (semillas enterradas y abandonadas). Finalmente, se evaluó la abundancia y riqueza de mamíferos medianos mediante caminatas diurnas y roedores pequeños a través de capturas con trampas Shermann en ambos sitios de estudio.

Los porcentajes de semillas no removidas fueron mayores (70%) en el bosque huracanado en comparación con el bosque sin afectación por el huracán (53%). Así mismo, el porcentaje de semillas no removidas para las semillas excluidas fue alto en ambos bosques, casi del 90% después de 60 días de observación. Hubo una mayor depredación en el bosque no huracanado. Bajo el tratamiento de exclusión el porcentaje de semillas depredadas fue muy bajo (8%) en ambos bosques después de los dos meses de evaluación. El porcentaje de remoción total de semillas fue mayor en el bosque no huracanado. La mayor cantidad de semillas removidas fueron depredadas, con un porcentaje mayor en el bosque no huracanado. Pocas semillas fueron dispersadas efectivamente en ambos bosques, no obstante hubo diferencias entre sitios (16.4% bosque no huracanado y 7% bosque huracanado). Las distancias de remoción fueron significativamente diferentes entre tipos de bosque y entre tratamientos de exclusión- no exclusión, con mayores valores en el bosque no huracanado. Las poblaciones de mamíferos en el bosque no huracanado presentaron una mayor riqueza y la composición no varió mucho entre bosques. En el bosque perturbado se observó una abundancia menor de mamíferos (sólo se capturó un individuo de *Melanomys caliginosus*).

Una abundancia más baja y una riqueza más pobre de mamíferos pequeños y medianos en el bosque huracanado sugiere consecuencias directas (mortalidad durante el huracán) e indirectas (reducción de fuentes alimenticias) del huracán Félix. Los resultados sugieren una mayor presencia y actividad de poblaciones de roedores en el bosque no huracanado. Los resultados de este estudio indican que las semillas de *C. brasiliense* son depredadas principalmente por roedores pequeños; ésta y otras investigaciones sugieren que *Dasyprocta punctata* (guatusa) corresponde al mayor dispersor de la especie. Los bajos niveles de dispersión de *C. brasiliense*

en bosques huracanados podrían resultar en episodios de regeneración menos importantes para el año de estudio. Finalmente, se recomienda planificar el manejo forestal de *C. brasiliense* cuando los valores de dispersión sean mayores y con ello incrementen potencialmente los bancos de regeneración.

SUMMARY

Fung-McLeod, E. 2011. Seed dispersal by terrestrial mammals in hurricane-impacted forests on the Atlantic coastal forests of Nicaragua after 2007 Hurricane Felix.

Key words: seed dispersal, removal, predation, *Calophyllum brasiliense*, 2007 Hurricane Felix, RAAN, rodents, agouti, *Dasyprocta punctata*, spiny pocket mouse, *Heteromys desmarestianus*, tropical forests, Santa Maria, paca, *Cuniculus paca*, hunting, capture-recapture

I evaluated the seed fate of animal-dispersed timber species *Calophyllum brasiliense* in hurricane-impacted forests by 2007 Hurricane Felix in the North Atlantic Autonomous Region (RAAN) of Nicaragua. I quantified the rates of seed removal, seed distance, dispersal and seed predation in both hurricane-impacted and undisturbed forests. Additionally, I assessed the abundance and richness of medium-sized mammals and small rodents (together, terrestrial mammals). Seeds of *C. brasiliense* were either enclosed in wire cages or placed unprotected on the forest soil without exclusion in both disturbed and undisturbed forests. Excluded and non-excluded seeds were paired and placed along six forest transects every ten meters. Three transects were placed every 500 meters on each of two parallel 1-km trails established on each forest type (*i.e.* disturbed vs. undisturbed).

The number of non-removed seeds was higher (70%) in the hurricane-impacted forest when compared to the undisturbed forest (53%). Most removed seeds were predated, and predation was more likely in the undisturbed forest sites. Non-removed seeds was especially high (~90%) in both forest sites for those excluded in wire cages 60 days after initial placement. Predation was higher in the non impacted forest site, although for excluded seeds it was very low (8%) after 60 days after initial placement.

Few seeds were dispersed effectively (*i.e.* removed and abandoned or removed and buried) in both forests, and there were differences between sites (16.4% in the undisturbed forest site and 7% in the hurricane-impacted forest site).

The distance of seed removal was significantly higher in the undisturbed forest site.

Terrestrial mammal composition was similar between forests but mammal richness varied, showing a higher abundance in the undisturbed forest site (*i.e.* where only one individual was captured *Melanomys caliginosus* in the hurricane forest).

A lower abundance and richness of terrestrial mammals in the hurricane-impacted forest site suggests a direct (mortality during the hurricane) and indirect (reduced food sources) effect of Hurricane Felix, especially given the lack of hunting in both forest sites. My results suggest a greater presence and activity of rodent populations in the undisturbed forest site. The results of this study indicate that small rodents are the mainly predators of *C. brasiliense* seeds and also supports previous research suggesting that *Dasyprocta punctata* (agouti) is the main dispersal

agent for *C. brasiliense*. Low levels of seed dispersal of *C. brasiliense* in hurricane-impacted forests in 2011 (year of the study) could result in poor 2012 *C. brasiliense* regeneration. Finally, we recommend managing this species when seed dispersal values are higher and could potentially result in successfully established banks of regeneration.

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Número de semillas de <i>C. brasiliense</i> no removidas en los dos sitios de estudio.....	36
Cuadro 2. Distancias mínimas y máximas a las que fueron encontradas las semillas desde su punto original en cada estación.	41
Cuadro 3. Distancias máximas y mínimas de semillas dispersadas efectivamente en ambos sitios de estudio.	42
Cuadro 4. Animales observados durante cuatro meses de muestreo en dos bosques latifoliados de la RAAN, Nicaragua a través de avistamientos directos e indirectos con huellas, heces y madrigueras.....	45

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Ubicación de la zona de estudio, comunidad de Santa Clara y Miguel Bikam, Región Autónoma Atlántica Norte, en Nicaragua. 24
- Figura 2. Ubicación de la comunidad de Santa Clara y Miguel Bikam donde se establecieron las unidades de muestreo dentro del bosque afectado por el huracán Félix y no afectado. El círculo negro indica el sitio de estudio..... 28
- Figura 3. Esquema del diseño de estudio en donde se realizó el experimento de semillas de *C. brasiliense* y la captura de roedores en el bosque afectado y no afectado por el huracán Félix. Las líneas continuas corresponden a la trocha principal y las intermitentes a las trochas secundarias. 29
- Figura 4. Esquema del experimento de proceso de remoción, dispersión y depredación de semillas de *C. brasiliense* en bosque afectado y no afectado, Exclusión: círculos rellenos, No exclusión: cruz. 30
- Figura 5. Categorías utilizadas para los destinos de las semillas de *C. brasiliense* en las pruebas de remoción, depredación y dispersión de semillas en los sitios de estudio. 32
- Figura 6. Esquema del transecto de captura de roedores en las unidades de muestreo en el bosque perturbado y no perturbado en la RAAN, Nicaragua..... 33
- Figura 7. Esquema de la metodología utilizada para el muestreo de mamíferos medianos y grandes..... 34
- Figura 8. Porcentaje de semillas no removidas en el bosque huracanado y no huracanado durante 60 días de observación en la RAAN, Nicaragua. Véase también el Cuadro 1.37
- Figura 9. Porcentaje de semillas no removidas de *C. brasiliense* en el bosque huracanado (a) y no huracanado (b) bajo dos tratamientos (exclusión, no exclusión) en la RAAN de Nicaragua, durante 60 días de observación. 37
- Figura 10. Porcentaje de semillas depredadas de *C. brasiliense* en el bosque huracanado y no huracanado en la RAAN de Nicaragua, durante 60 días de observación. 38

Figura 11. Porcentaje de semillas depredadas bajo el tratamiento de Exclusión – No exclusión en el bosque huracanado (a) y no huracanado (b) en la zona noreste de Nicaragua durante 60 días de observación.....	39
Figura 12. Porcentaje de remoción total de semillas de <i>C. brasiliense</i> después de 60 días de observación en la RAAN, Nicaragua. La remoción total incluye remoción-abandono, remoción-depredación y remoción-enterradas.	40
Figura 13. Número de semillas removidas de <i>C. brasiliense</i> según su destino en dos bosques latifoliados en la RAAN, Nicaragua. Las diferencias entre bosques fueron significativas en todos los casos (ver texto).	40
Figura 14. Distancias medias y su error asociado a las que son removidas las semillas de <i>C. brasiliense</i> bajo cada tratamiento en los dos sitios de estudio en la RAAN, Nicaragua. Letras distintas indican diferencias significativas.	42
Figura 15. Distancias medias de las semillas removidas y dispersadas bajo el tratamiento de exclusión – no exclusión en los dos bosques de estudio en la RAAN, Nicaragua.	43
Figura 16. Principales motivos de cacería de las dos comunidades de estudio en la zona norte de la RAAN, Nicaragua.....	47
Figura 17. Variedad de animales que son cazados en las comunidades de Santa Clara (bosque huracanado) y Miguel Bikam (bosque no huracanado), en la RAAN, Nicaragua, de acuerdo a las 19 personas entrevistadas.	48
Figura 18. Animales preferidos para la caza según cada persona entrevistada en la comunidad de a) Miguel Bikam (bosque no huracanado) y b) Santa Clara (bosque huracanado) en la RAAN, Nicaragua. Tepezcuintle (<i>Cuniculus paca</i>), Armadillo (<i>Dasyopus novemcinctus</i>), Danta (<i>Tapirus bairdii</i>), Venado (<i>Odocoileus virginianus</i>) y Sajino (<i>Pecari tajacu</i>).	48
Figura 19. Porcentaje de entrevistados que indicaron el número de animales que cazan por semana en la comunidad de Santa Clara y Miguel Bikam, zona norte de la RAAN, Nicaragua.....	49
Figura 20. Número de entrevistados que indicaron la época del año en que prefieren cazar (a) y la presencia o no de vedas (b) en dos comunidades de la RAAN, Nicaragua.	49

Figura 21. Porcentaje de entrevistados que señalaron los sitios donde tienen preferencia para cazar según la distancia de los sitios de cacería a la comunidad en la zona de la RAAN, Nicaragua..... 50

Figura 22. Porcentaje de entrevistados que señalaron los sitios donde acostumbran cazar según cada comunidad consultada, en la zona de RAAN, Nicaragua. 50

Figura 23. Modelo de dispersión de *C. brasiliense* para bosques huracanados y no huracanados en la RAAN de Nicaragua. Los componentes y subcomponentes corresponden a los elementos que constituyen el sistema; las variables son aquellas que fueron medidas en campo y ayudan a entender los procesos presentes en el bosque, los cuales dependiendo de su magnitud modifican los resultados de sobrevivencia de la especie. Las líneas que terminan en círculo indican disminuciones, las flechas aumentos y las intermitentes interacciones. Fuente: modificado de Schupp et al. (2010). 59

1 INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales están sujetos a un amplio rango de disturbios, los cuales varían en duración, intensidad y frecuencia (Chazdon 2003). Estos disturbios pueden ser de origen natural como tormentas, huracanes, deslizamientos, erupciones volcánicas, caída de árboles, entre otros, o de naturaleza humana, siendo éste el principal agente de cambio de ecosistemas naturales (Forman y Gordon 1986, Guariguata 1990, Lugo y Scatena 1995). Disturbios naturales como incendios, deslizamientos y huracanes, tienen implicaciones sobre la estructura y dinámica del bosque (Foster *et al.* 1998, Turner *et al.* 1998). El impacto de estos disturbios dependerá de la intensidad del evento y de condiciones locales como la topografía del sitio, y el estado de vegetación previo al disturbio. La ruta de recuperación del bosque estará influenciada tanto por el grado del impacto de la perturbación, como por una serie de factores bióticos (como la dispersión y polinización) y abióticos, así como del historial del uso del suelo (Zimmerman *et al.* 1995, Everham y Brokaw 1996).

Se han registrado huracanes que han afectado grandes extensiones de bosque en Centroamérica desde hace más de 3000 años y se ha demostrado que éstos forman parte de la dinámica natural de los bosques (Urquhart 2008). Aunque se reconoce el impacto que tienen los huracanes sobre la vegetación, la escala de tiempo a la cual se han investigado es corta con respecto a su periodicidad (Waide 1991a, Weaver 2002). Por otro lado, estudios de fauna y de procesos ecológicos después de huracanes son escasos, por lo que se conoce poco sobre el efecto de estas perturbaciones sobre la fauna, no obstante, se sabe que los huracanes tienen efectos directos e indirectos sobre las poblaciones de animales, los cuales en algunos casos resultan en una disminución drástica en zonas con perturbaciones de gran magnitud, en otras resultan beneficiadas por la perturbación (especies colonizadoras) (Klinger 2006, 2007).

En los ecosistemas tropicales, la dispersión y depredación de semillas constituyen los dos procesos más importantes que contribuyen al reclutamiento, regeneración, estructura espacial y diversidad de la comunidad de plantas (Levey *et al.* 2002). Los mamíferos terrestres han recibido mucho interés en los últimos años como importantes dispersores secundarios y depredadores de semillas en los bosques tropicales, por lo que juegan un papel muy

importante en la dinámica de poblaciones de plantas (Chapman y Chapman 1995, Brewer *et al.* 1999, Schupp *et al.* 2010).

A pesar de estudios realizados después de los huracanes Juana, Gilberto y Hugo sobre comunidades de aves en la isla de Puerto Rico, St. John y las Islas Vírgenes de Estados Unidos (Will 1991), se tiene limitado conocimiento del efecto directo e indirecto de los huracanes sobre algunas comunidades de animales (Klinger 2007). Más aún, se desconoce en su mayoría la relación entre bosques impactados por huracanes y el efecto sobre la dispersión de semillas, lo cual limita las acciones de conservación mediante el manejo forestal sostenible.

Al igual que la deforestación, la destrucción masiva de bosques por perturbaciones naturales abre una oportunidad para cazadores y la extracción de mamíferos, ocasionando una disminución en sus poblaciones y por lo tanto afectando los procesos de remoción y dispersión de semillas (Robinson y Bennett 2004). Por otro lado, los huracanes también ocasionan reducciones en las poblaciones de mamíferos, ya sea de manera directa o indirecta. En la Región Autónoma Atlántica Norte de Nicaragua (RAAN), la cacería es una práctica común y después del Huracán Félix en el 2007 las poblaciones de animales disminuyeron, afectando las oportunidades de cacería y fuentes de alimentación (Ocampo 2010). Debido a ésta interacción entre pérdida de cobertura forestal y perturbaciones antropogénicas, es necesario que estudios poblacionales de mamíferos pequeños y medianos se elaboren simultáneamente con estrategias para identificar y localizar tendencias en la preferencia y cantidad de cacería en la zona.

El presente estudio evaluó el proceso de remoción, dispersión y depredación de semillas de una especie de árbol maderable, *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) en un bosque afectado por el huracán Félix y otro sin afectación en la RAAN de Nicaragua. Además, se estudiaron las poblaciones de mamíferos pequeños y medianos que potencialmente dispersan las semillas de *C. brasiliense*. Simultáneamente se realizaron encuestas para determinar los patrones de cacería que afectan las poblaciones de mamíferos terrestres de la zona.

La importancia de esta investigación reside en 1) comprender el impacto que tienen los huracanes tropicales sobre la dispersión de semillas de una especie forestal maderable, siendo ésta ampliamente comercializada en la zona de estudio, 2) entender el rol de los mamíferos

medianos y roedores terrestres en la dispersión de semillas de *C. brasiliense* en bosques recientemente afectados por huracanes de gran magnitud, 3) entender las perturbaciones que ocurren en el bosque para diseñar estrategias de manejo forestal y 4) evaluar las actividades de cacería en la zona y determinar su relación con las poblaciones de mamíferos medianos y roedores terrestres.

1.1 Objetivos

1.1.1 Objetivo general

Evaluar la dispersión de semillas de *Calophyllum brasiliense* por mamíferos terrestres en bosques latifoliados perturbados y no perturbados por huracanes tropicales en la RAAN, Nicaragua.

1.1.2 Objetivos específicos

1. Cuantificar el proceso de remoción, dispersión y depredación de semillas por mamíferos terrestres de una especie forestal en un bosque impactado por el huracán y otro sin afectación.
2. Determinar la abundancia y composición de mamíferos medianos y roedores terrestres en una zona perturbada por huracanes y otra sin afectación.
3. Evaluar el impacto que tiene la cacería de la zona sobre la abundancia relativa de las poblaciones de mamíferos medianos y roedores.

1.2 Hipótesis

1.2.1 Hipótesis específicas

1. Los sitios más afectados por el huracán sufren una reducción en la presencia de dispersores de semillas, con lo cual se espera que las semillas de *Calophyllum brasiliense* presenten un menor porcentaje de remoción y dispersión en las zonas más afectadas.
2. Los huracanes tienen un efecto sobre la abundancia y composición de mamíferos medianos y roedores terrestres dispersores de semillas en los bosques latifoliados perturbados.
3. Las zonas con mayor actividad de cacería presentarán menor riqueza y abundancia de mamíferos medianos y roedores terrestres dispersores de semillas.

2 MARCO REFERENCIAL

2.1 Bosques Tropicales

Los bosques tropicales presentan uno de los ecosistemas más diversos en el mundo (Gentry 1988). Existen tres grandes bloques de bosque húmedo tropical, distribuidos en América, Asia y África. El más extenso de todos, se encuentra ubicado en el continente americano en la cuenca del río Amazonas (Whitmore 1984), considerado como la reserva más grande del bosque tropical en el mundo (Hartshorn 2003).

El clima de los bosques tropicales se caracteriza por ser poco variable en cuanto a temperaturas de una época a otra, pero si es poco predecible con respecto a las precipitaciones. En la mayoría de las regiones, el clima se compone por una estación seca y otra húmeda, ésta última dada por la presencia de lluvias (Webster 1987).

Los países con mayor extensión de bosques tropicales en América son Brasil, Perú, Colombia, Venezuela, Bolivia y México, dentro del cual Brasil posee aproximadamente 5611070 km² de bosque. Los bosques tropicales de América Latina y el Caribe son considerados como los más importantes del mundo, ya que son los bosques más extensos y presentan la mayor riqueza de especies de flora y fauna en el planeta, haciendo de ellos los ecosistemas de gran complejidad ecológica y biológica. Se estima que los bosques neotropicales cubren aproximadamente el 52% de todos los bosques tropicales existentes en el mundo, lo que corresponde a un total de 9.2 millones de kilómetros cuadrados de bosques (Hartshorn 2003).

No obstante, en muchos lugares estos se encuentran amenazados de extinción o han desaparecido por completo (Terborgh 2004). Al igual que los bosques, muchas de las interacciones ecológicas y biológicas junto con las especies están desapareciendo a una tasa alarmante (Myers 1984). El creciente impacto humano sobre los ecosistemas ha visto la necesidad de crear estrategias de conservación que garanticen un mejor uso de los recursos naturales (Cairns *et al.* 1993). Conocer los cambios que se producen en la composición y funcionamiento del ambiente es fundamental para realizar acciones de manejo de biodiversidad a largo plazo.

2.2 Huracanes tropicales

Los bosques tropicales han sido y son afectados por una serie de disturbios ambientales, incluyendo huracanes (Weaver 1986, 1989, Walker 1991, Reilly 1991), incendios forestales, caída de árboles (Vandermeer *et al.* 2001) y deslizamientos (Sanford *et al.* 1985), los cuales alteran la estructura y composición de las especies, jugando un papel importante en la dinámica de ecosistemas tropicales (Foster y Boose 1992). Históricamente, la costa Atlántica del Caribe ha sido impactada por huracanes tropicales, los cuales atraviesan la costa norte de América del Sur, cruzan por el Caribe, el Golfo de México, pasan por la costa este de Norte América y llegan a la parte norte de Canadá (Neumann *et al.* 1987). Estos generalmente ocurren en los meses de verano, de Julio, Agosto y Septiembre (Weaver 1986). La mayoría de los estudios sobre huracanes tropicales, han evaluado el impacto inmediato del huracán sobre los bosques y su recuperación a corto plazo o estimaciones de los efectos ocasionados por tormentas anteriores, sin embargo, pocos han investigado el proceso de regeneración del bosque a largo plazo (Weaver 1989, Vandermeer *et al.* 1990, 2001, Reilly 1991).

Según estimaciones de Vandermeer *et al.* (1990), la costa caribeña de Nicaragua es afectada por huracanes cada 101 años. El segundo huracán más reciente, conocido como el huracán Juana, golpeó el 22 de octubre de 1988 la zona de Bluefields, ocasionando daños severos con vientos de más de 200 km/hora, afectando de manera muy severa aproximadamente 300,000 a 500,000 hectáreas de selva lluviosa (Yih *et al.* 1991).

El 4 de septiembre del 2007 el huracán Félix impactó severamente gran parte de la Región Autónoma Atlántica Norte (RAAN) de Nicaragua. El recorrido del huracán comenzó el 3 de septiembre, de categoría 4 con vientos fuertes localizados a 307 km al este de Puerto Cabezas. El día siguiente, el huracán Félix entro a territorio Nicaragüense con vientos de hasta 195 km/h, impactando tierra a 15 km de Puerto Cabezas. Esta perturbación, afectó a las comunidades de Awastingni, Butku y Puerto Cabezas principalmente, ocasionando daños severos a las viviendas de la zona, los cultivos y cosechas de los pobladores. Generó problemas en la infraestructura de educación y salud del área, así como en los recursos

naturales de la zona impactada y en las áreas aledañas, en la zona costera y en los macizos forestales (Miranda 2009, Ocampo 2010).

Según la escala de Saffir-Simpson, el huracán Félix fue catalogado de categoría 5, como uno de los fenómenos naturales de mayor efecto, ocasionando problemas ambientales, económicos y sociales en las áreas impactadas (Ocampo 2010). La zona afectada en la RAAN correspondió a 1.16 millones de hectáreas, de las cuales 512165 ha fueron altamente impactadas (INAFOR 2007). No obstante, existe muy poca o ninguna información del efecto que tuvo el huracán Félix sobre los ecosistemas boscosos de la RAAN (Ocampo 2010, Kreimann 2010).

2.2.1 Impacto del huracán en procesos de regeneración y dispersión

El daño ocasionado por el viento es principalmente determinado por factores bióticos como la estructura del bosque, la composición y el estado sucesional, y factores abióticos como la topografía, la posición y orientación del terreno, la geomorfología y la humedad del suelo (Everham y Brokaw 1996). La interacción de estos factores resulta en patrones de disturbio muy complejos en los paisajes boscosos (Boose *et al.* 1994, Lugo y Scatena 1996). Según Boucher *et al.* (1990) en su estudio del efecto del huracán Juana sobre los distintos tipos de bosque de pino y bosque lluvioso latifoliado, se observó que los bosques de pino sufrieron poco impacto por el huracán, en donde la mayoría de los árboles permanecieron en pie, no obstante el rebrote fue mucho menor en comparación con el otro bosque. Por otro lado, los bosques lluviosos presentaron una gran afectación por parte del huracán, en donde la mayoría de los árboles fueron severamente dañados, pero a diferencia de los bosques de pino, éstos presentaron un mayor rebrote, teniendo por lo tanto una mayor sobrevivencia de árboles.

Existen algunos estudios de regeneración del bosque después de huracanes tropicales (Comita *et al.* 2009, Yih *et al.* 1991, Bellingham *et al.* 1994), que muestran cómo el grado de afectación del huracán va a estar definido por los rasgos de vegetación presentes en dicha zona. La altura de los árboles representa un factor importante dentro del impacto que reciben. Los árboles más altos son propensos a mayor daño que árboles de menor tamaño (estratos bajos). Sin embargo, algunos árboles emergentes como el *Dipteryx panamensis*, sobreviven

mejor. Después del huracán Juana, se observó que los árboles grandes de *D. panamensis*, tenían más de la mitad de sus individuos en pie después del impacto. Esta especie se caracteriza por presentar tasas de crecimiento lento y una madera muy densa, lo que podría explicar su resistencia a vientos muy fuertes (Boucher 1990).

Las estrategias de regeneración de los bosques después del impacto de huracanes, varían mucho dependiendo de la vegetación e intensidad del huracán. Un estudio realizado cuatro meses después del paso del huracán Juana en la Región Autónoma Atlántico Sur (RAAS) de Nicaragua, demostró que el bosque siguió básicamente tres estrategias de recuperación: 1) la regeneración se dio en los claros de bosque a partir de las plántulas y propágulos que habían permanecido, 2) la siguiente se observó en el rebrote de troncos de árboles de más de 15 m de altura que habían quedado en pie después del huracán y finalmente, 3) la estrategia observada fue de árboles que fueron derrumbados, en donde cada una de las ramas se convirtió en un nuevo individuo (Luna 2009).

Si en vegetación existe poca información sobre impactos de huracanes, mucho menos hay acerca de las consecuencias que tienen los huracanes tropicales sobre comunidades faunísticas. Según Waide (1991a), el impacto que produce un huracán sobre los ecosistemas terrestres tendrá efectos duraderos sobre la biota del ecosistema en cuestión. Los huracanes tienen influencia sobre procesos básicos que afectan la abundancia y riqueza de las poblaciones de animales de ecosistemas tropicales. Varios investigadores (Askins y Ewert 1991, Lynch 1991, Waide 1991a) estudiaron el efecto que tuvieron los huracanes Juana, Gilberto y Hugo sobre comunidades de aves en la isla de Puerto Rico, St. John y las Islas Vírgenes de Estados Unidos. Observaron cambios principalmente en la abundancia de los gremios tróficos dominantes, reduciéndose significativamente (30 a 70%) las poblaciones de frugívoros y nectarívoros, esto principalmente por la falta de recursos alimenticios (flores y frutos) presentes en el bosque después del huracán. Los omnívoros e insectívoros no demostraron cambios importantes en su abundancia (Will 1991). No se tiene información del efecto del huracán Juana en Nicaragua, no obstante Will (1991) observó que los sitios afectados estuvieron desprovistos de aves durante cuatro meses luego del huracán. Para otros grupos de fauna, como las comunidades de mamíferos, no se conoce el efecto que tienen los huracanes

tropicales. Conocer el impacto que tienen estas perturbaciones naturales sobre depredadores y dispersores de semillas de gran importancia, es fundamental para entender la dinámica de los bosques tropicales ante perturbaciones naturales (Robinson 1996).

2.3 Ecología de semillas

Para lograr entender los patrones de distribución y abundancia de las especies, es esencial conocer la biología reproductiva de las plantas, es decir su producción, dispersión, depredación y germinación de semillas (Grubb 1977). La ecología de semillas pretende esclarecer como las presiones selectivas influyen sobre los procesos de regeneración de las plantas y la manera en cómo la forma, tamaño y las características intrínsecas de las semillas, afectan su modo de dispersión y éxito de germinación (Dalling 2002).

2.3.1 Dispersión

Según Howe y Smallwood (1982), la dispersión se entiende como la partida o salida de la diáspora (fruto o semilla) del árbol madre y depositado en algún lugar del bosque por diversos agentes. En el neotrópico, existe una alta diversidad morfológica de semillas así como de procesos de dispersión. Esta riqueza de variaciones se ha desarrollado como forma de adaptación hacia las distintas presiones selectivas: 1) lograr escapar del ataque de patógenos, herbivoría y depredadores, 2) encontrar sitios más adecuados para la germinación de semillas con el fin de lograr una alta colonización y el establecimiento de plántulas y 3) conseguir una dispersión efectiva y lo más directa posible, logrando que las semillas lleguen a lugares favorables para su germinación y el establecimiento de un plántula. Los tres tipos de adaptación no son excluyentes, no obstante pueden variar dependiendo de la especie y población en cuestión (Howe y Smallwood 1982).

Las ventajas de adaptación de las semillas a las distintas presiones selectivas son explicadas bajo las siguientes hipótesis:

a) Hipótesis de escape

Está basada en la teoría de Janzen (1970) y Connell (1971) la cual dice que la sobrevivencia de semillas es mayor conforme aumenta la distancia desde la planta progenitora, de esta manera disminuye el ataque de patógenos, herbívoros y depredadores de semillas. Se espera por lo tanto, que la probabilidad de germinar, establecerse, sobrevivir y crecer será mayor entre más distante se encuentre del árbol materno (Howe y Smallwood 1982).

b) Hipótesis de colonización

Este argumento consiste en la idea que siempre se dan disturbios naturales en el bosque, lo que genera constantemente nuevos hábitats, los cuales pueden ser colonizados por nuevas especies. El objetivo detrás de esta teoría es que los árboles progenitores dispersen la mayor cantidad de semillas posibles con el fin de encontrar estos claros en el bosque y hallar esos ambientes favorables para la germinación de sus semillas y establecimiento de plántulas. En su mayoría, las especies de plantas que siguen esta hipótesis, generalmente corresponden a aquellas especies que presentan semillas pequeñas y en algunas ocasiones aladas, las cuales pueden ser dispersadas por viento o por animales. Son plantas que ocupan hábitats temporales, se reproducen rápidamente y son desplazadas velozmente por otras especies más competitivas, por lo que son conocidas como especies “fugitivas” (Howe y Smallwood 1982). Ejemplo de estas incluye algunas especies de las familias Asteraceae y Poaceae (zacates).

c) Hipótesis de dispersión dirigida

Las especies encuentran sitios o hábitats favorables que garanticen una mayor probabilidad de supervivencia y colonización, para ello, normalmente tienen agentes bióticos o abióticos que facilitan este proceso. Generalmente es observado en las especies dispersadas por aves, mamíferos y hormigas, las cuales llevan los frutos o semillas a sitios favorables para el establecimiento y crecimiento de las plantas. Ejemplo de esto se da en algunas especies que son dispersadas por hormigas (*Viola odorata* y *Viola hirta*) las cuales depositan las semillas sobre montículos de hormigas, que son suelos ricos en iones y con buena drenación (Howe y Smallwood 1982). Culver y Beattie (1980) observaron que la probabilidad de germinación de

estas dos especies, era mayor para aquellas semillas llevadas a nidos de hormigas que para aquellas depositadas aleatoriamente sobre o bajo la superficie del suelo del bosque.

La dispersión es uno de los eventos iniciales más importantes que limita el reclutamiento de especies de plantas (Wenny 2000). De tal manera, el éxito de regeneración y colonización de sitios nuevos, dependerá de la capacidad de dispersión de sus propágulos (Galindo-González 1998).

Gran parte de las especies de plantas son dispersadas por animales, esto hace que sean procesos muy complejos, al intervenir el comportamiento animal. En muchos de los bosques, más de la mitad de las semillas de árboles son dispersados por animales a diferencia de la dispersión por viento, agua u otras formas (Howe y Smallwood 1982). Los bosques tropicales presentan la misma tendencia, más del 90% de las plantas son dispersadas por animales, principalmente por mamíferos y aves (Gottsberger 1978, Goulding 1980, Kubitzki y Ziburski 1993) a diferencia de los bosques templados (Jordano 1992). A pesar que los mamíferos son considerados dispersores efectivos de frutos y semillas, también pueden tomar el papel como depredadores de las mismas, afectando por lo tanto la regeneración de los bosques.

La dispersión de semillas junto con la depredación constituyen unos de los procesos ecológicos más importantes en la conformación de los bosques tropicales así como en el mantenimiento de la diversidad biológica de los ecosistemas tropicales y la evolución de plantas, dentro de estos procesos, los mamíferos juegan un papel clave (Janzen 1969, 1970; Howe y Smallwood 1982; Fenner 1985). La dispersión por algunos mamíferos terrestres (guatusas, tepezcuintles, ardillas, roedores pequeños), es un ejemplo de dispersión secundaria, referido al camino que siguen las semillas después de alcanzar el suelo (Chambers y MacMahon 1994).

En los bosques tropicales, los roedores han sido el centro de atención de la investigación como dispersores de semillas (Morris 1962, Forget 1990), ya que juegan un papel esencial en el reclutamiento de algunas especies de plantas (Terborgh 1992, Leigh *et al.* 1993). Dentro de los más importantes, se encuentran a los géneros *Dasyprocta* y *Myoprocta*. De acuerdo a un estudio realizado en las Guayanas Francesas, se observó que los roedores lograban dispersar las semillas aproximadamente a 22.4 m de distancia desde la planta progenitora o del sitio donde

encontraban las semillas, no obstante, las semillas también fueron ubicadas a 5 m de distancia, donde seguidamente eran enterradas (Forget 1990). De acuerdo a la hipótesis propuesta por Janzen (1970) y Connell (1971), las semillas que fueron dispersadas a mayores distancias tendrán un menor porcentaje de mortalidad y mayor probabilidad de germinación, sin embargo, aquellas semillas removidas a una menor distancia (5 m), también tendrán una alta probabilidad de germinación, ya que al ser enterradas disminuye el ataque de patógenos, roedores o insectos.

Algunos roedores pequeños como los del género *Heteromys* y *Proechimys* también son importantes dispersores secundarios dentro de los bosques tropicales (Brewer y Rejmánek 1999, Hoch y Adler 1997, Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998), no obstante, a pesar de ser animales muy abundantes, se conoce poco sobre el papel que juegan en la germinación y en el destino de las semillas (Janzen 1982, Hoch y Adler 1997, Robinson y Redford 1986).

A pesar que la dispersión de semillas es tradicionalmente conocida como el movimiento desde la planta madre (Howe y Smallwood 1982), se conoce muy poco del destino que tienen las semillas dentro de los ecosistemas (Estrada y Coates-Estrada 1986). En los últimos veinte años, se ha producido una enorme cantidad de artículos de dispersión de semillas (Mack 1995, Wenny y Levey 1998, Fragoso y Huffman 2000, Levey *et al.* 2002, Alves-Costa y Eterovickb 2007, Klinger 2010). Se cree que esta creciente producción, se debe a la importancia que se le ha atribuido a la dispersión de semillas como proceso crítico dentro muchas cuestiones ecológicas; para lograr entender la dinámica y estructura de poblaciones de plantas (Schupp y Fuentes 1995). Dentro de muchas de estas publicaciones, se ha utilizado el término de dispersión efectiva, el cual se entiende como el “número de nuevos adultos producidos por las actividades del dispersor” (Schupp 1993). No obstante, se cree que la dispersión por sí sola es efectiva, es decir, no solo las semillas están siendo dispersadas, también la dispersión de semillas está resultando en el establecimiento exitoso de nuevos individuos (Schupp *et al.* 2010).

La guatusa (*Dasyprocta punctata*) es conocido como un efectivo dispersor de semillas. Esta especie suele alimentarse de muchas semillas de plantas, logrando cosecharlas y enterrarlas, para luego consumirlas. El entierro de semillas ayuda a la sobrevivencia de las semillas, reduciendo la depredación de consumidores terrestres como escarabajos y mamíferos, así

mismo, ayuda a reducir la desecación, aumenta la germinación y mejora la colonización de las especies (Sork 1985, Forget 1990, 1991). Un estudio realizado en Panamá demostró la importancia del agouti en la dispersión de *Virola nobilis*. Se observó que al enterrar las semillas, aumentaba la germinación y establecimiento de las mismas, las cuales eran primeramente dispersadas por aves y mamíferos arbóreos (Howe y Vande Kerckhove 1981).

2.3.2 Depredación y ataques de semillas

La depredación también influye en la dinámica de los bosques tropicales y en el reclutamiento de las especies de plantas (Connell 1971, Janzen 1970, Hubbell 1980, McCanny 1985). Muchos animales se alimentan de las semillas, consumiéndolas completamente. Otros, principalmente los roedores caviomorfos, cumplen el papel de dispersores y depredadores de semillas, ya que tienden a removerlas y las llevan a madrigueras, las entierran en el suelo o las esconden bajo la hojarasca para luego ser removidas y posteriormente consumidas. Muchas veces olvidan las semillas que fueron enterradas y de esta manera, ayudan a su dispersión, aumentando las posibilidades de sobrevivencia (Fleming 1975).

En el estudio realizado por Janzen y Vázquez-Yanes (1991), se observó una alta mortalidad de semillas en la mayoría de las especies de árboles del bosque tropical. A pesar que las semillas presentan una cubierta dura que las protege, más de la mitad del 90% de las especies, fueron depredadas por vertebrados y atacadas por hongos e insectos, dentro de estas se encontraban *Scheelea zonensis* (palma) (Bradford y Smith 1977), *Dipteryx panamensis* (almendro de montaña) (De Steven y Putz 1984), *Phytelephas aequatorialis* (palma de tagua) (Johnson *et al.* 1995) y *Virola surinamensis*, que son consumidas a pesar de presentar taninos que se interpretan como protección contra depredadores (Howe *et al.* 1985). Las semillas pueden ser depredadas en todos los estadios, en la planta antes de desarrollarse completamente, después de su desarrollo sin ser dispersadas, o después de la dispersión por aves, mamíferos o viento. El momento en que las semillas son depredadas influye en el patrón de distribución espacial de las plántulas (Beckman y Muller-Landau 2007). Al darse antes de la dispersión, afecta directamente al número de semillas que se producen, de tal manera, influye en la distancia a la cual las semillas son dispersadas, ya que al haber una mayor depredación, las semillas tendrán menos probabilidad de dispersarse lejos del árbol madre, reduciendo la posibilidad de

colonizar sitios favorables para la germinación (Dirzo y Domínguez 1986). Por otro lado, podría ocasionar una reducción en el número de dispersores que visitan los árboles, al haber una menor producción, menos visitas obtendrá (Dirzo y Domínguez 1986).

Los roedores caviomorfos tienden a dispersar semillas de todo tamaño, incluyendo a *Calophyllum brasiliense*. Se ha observado que muchas especies arbóreas tropicales presentan semillas que parecen haber sido adaptadas a germinar a pesar de haber sido comidas parcialmente (Harms *et al.* 1997).

Son pocos los estudios realizados en bosques tropicales que investigan en conjunto todo el proceso, desde la producción, dispersión, depredación y germinación de semillas (Wenny 2000). Por lo tanto, para lograr entender la relación y la importancia de los dispersores de semillas y sus depredadores en la dinámica de bosques tropicales, es esencial estudiar todas las etapas que conllevan al reclutamiento de las especies de plantas.

2.4 Descripción de la especie seleccionada

La especie utilizada para esta investigación, *Calophyllum brasiliense*, fue seleccionada de acuerdo a una serie de características que la hace de interés para el estudio. Es una especie de importancia comercial para la zona, posee una madera de alta calidad y dureza (Flores 1992), lo que la hace de gran relevancia dentro de la industria forestal. Además, posee semillas de gran tamaño, lo que la hace de importancia en los bosques tropicales, ya que son consumidas y dispersadas por una gran cantidad de animales, principalmente mamíferos medianos y pequeños, incluyendo roedores.

2.4.1 *Calophyllum brasiliense* (cedro maría, krasa, leche, barillo, leche maría, maría, santa maría, palo de maría, jacareúba)

C. brasiliense es un árbol emergente del dosel de los bosques, perteneciente a la familia Clusiaceae (Jiménez-Madrigal *et al.* 2011). Se distribuye desde México a lo largo de Centroamérica y el norte de Suramérica y las Antillas, de Cuba a Jamaica y Trinidad y Tobago. Prefiere las tierras bajas e inundables de bosques húmedos primarios y secundarios

viejos, desde el nivel del mar hasta 1700 msnm. Es una especie común cerca de sitios ribeños y suelos profundos, presente en zonas con temperatura promedio de 20 a 28 °C y precipitación mayor a 2000 mm anuales. Es una especie moderadamente tolerable a la sombra. Prefiere suelos ricos en hierro y aluminio pero pobres en fósforo y potasio. Se encuentra en las zonas bajas de colinas costeras, o en áreas planas con cercanía a cursos de agua. Puede desarrollarse en zonas que presentan inundaciones estacionales, no obstante, su crecimiento es menor (Cordero *et al.* 2003). Es una especie que suele ser abundante y en algunos sitios forma rodales (Amazonia) (Jiménez-Madrigal *et al.* 2011).

Alcanza una altura promedio de hasta 40 m y un DAP (diámetro altura del pecho) de 1.5 m. (Cordero *et al.* 2003). Esta especie no se propaga vegetativamente, se reproduce exclusivamente de semillas (Scarano *et al.* 1997). En Centroamérica la floración se da en enero, abril y de agosto a diciembre y la fructificación entre febrero y abril y de octubre a diciembre (Jiménez-Madrigal *et al.* 2011). Las flores son pequeñas blancas a amarillentas con inflorescencias racimosas y los frutos son bayas globosas verdes de 1.5 a 2.5 cm de diámetro, presentan una sola semilla por fruto de forma ovoide, de 1.7 a 2.2 cm de largo y ancho, de color pardo, sin endospermo y de testa gruesa (Cordero *et al.* 2003). Las flores son principalmente polinizadas por abejas de la familia Halictidae. La floración y fructificación de *C. brasiliense* aparenta ser supra-anual y de eventos irregulares. Los eventos supra-anales y de patrones irregulares suelen ser poco comunes en especies neotropicales de esta familia (Newstrom y Frankie 1994), sin embargo, es una característica importante en los árboles del Sureste Asiático de donde es originalmente la familia Clusiaceae y donde se encuentran el mayor número de especies (Stevens 1980).

Los frutos son consumidos por una gran variedad de animales, entre ellos mamíferos pequeños y medianos como guatusas, tepezcuintles, ardillas, roedores pequeños, aves y varias especies de murciélagos (Cordero *et al.* 2003). En el sureste de Brasil, Fischer y Dos Santos (2001), encontraron que los murciélagos de la familia Phyllostomidae, entre ellos *Artibeus lituratus*, *A. obscurus*, *Carollia perspicillata* y *Pygoderma bilabiatum*, eran los dispersores primarios de las semillas de *C. brasiliense*. Por otro lado, las semillas también presentan el síndrome de dispersión por agua, donde son llevadas y depositadas río abajo (Marques y Joly 2000). Los frutos tienen la capacidad de flotar y recorrer largas distancias, por lo que se cree que esta

característica le ha permitido a la especie colonizar muchos sitios a lo largo del Neotrópico. Según las características de la especie, *C. brasiliense* presenta una alta adaptabilidad para germinar y sobrevivir en zonas inundadas, ya que las semillas y plántulas son adaptadas a estos sitios (Oliveira-Filho y Ratter 1995).

Es considerada una especie de alto valor comercial en la zona de la RAAN, como en el resto de su distribución geográfica. Generalmente es utilizada para proyectos de reforestación y su madera es explotada y comercializada en el Amazonas (Alencar *et al.* 1981). La madera es moderadamente pesada, con un peso específico básico de 0.45 a 0.72 g/cm³, es una madera estable al entrar en contacto con la tierra y agua, y con buenas propiedades mecánicas (Cordero *et al.* 2003).

La madera de *C. brasiliense* es considerada una de las maderas de mayor interés forestal, ya que al ser tan versátil, puede ser utilizada para una infinidad de usos. Actualmente es utilizada para la construcción de exteriores e interiores, durmientes de ferrocarriles, estructuras de puentes, ventanas y puertas, partes de molinos, mangos para herramientas, carpintería en general. Además es utilizado para elaborar artículos de artesanía. Por otro lado, las semillas son utilizadas como combustible durante la preparación de alimentos, al ser una semilla tan aceitosa, esta es consumida por varios animales del bosque y por ganado. El aceite de las semillas también es utilizado para curar enfermedades cutáneas (Sánchez 1995). La pulpa es considerada buena para la elaboración de papel (Cordero *et al.* 2003).

2.5 Pequeños vertebrados terrestres, dispersores y depredadores de semillas

2.5.1 *Heteromys desmarestianus* (Ratón semiespinoso, Spiny Pocket Mouse; depredador y dispersor)

Este roedor se encuentra distribuido desde Veracruz y Oaxaca en México, a través de América Central, llegando al Noroeste de Colombia, desde tierras bajas hasta 2400 msnm. Es común y abundante en bosques tropicales de montaña y pluvial, en bosques de crecimiento secundario y

bosques secos. Prefiere sitios con abundantes palmas y en tierras bajas escoge sitios de bosque primario húmedo (Reid 2009).

Presenta un pelaje espinoso en la parte dorsal, áreas laterales de color más claro, en ocasiones con una franja lateral color naranja (generalmente en tierras bajas secas). Partes ventral y patas de color blanco o amarillento y cola larga bicolor, ligeramente peluda. Es una especie que presenta dimorfismo sexual, los machos son de mayor tamaño que las hembras, los cuales pesan un tercio más (83 g vs. 62 g) (Reid 2009).

La familia Heteromyidae, la cual pertenece este roedor, se caracteriza por presentar en sus mandíbulas, bolsas externas forradas de piel (abasones), en las cuales guardan las semillas que suelen recolectar. Según estudios realizados en la Finca La Selva en Costa Rica, se alimenta principalmente de granos y semillas de las palmeras *Welfia georgii*, *Socratea durissima*, *Euterpe macrospadix*, *Geonoma* spp., *Iriartea gigantea* además de otras semillas como *Meliosma* spp, *Pentaclethra macroloba* y *Virola sebifera*, así mismo, consume frutos e insectos (Fleming 1974a, Timm *et al.* 1989). Tienden a enterrar las semillas en el suelo o esconderlas dentro de madrigueras. Generalmente es una especie silenciosa en el bosque, no obstante, se ha observado que los adultos en cautiverio suelen ser animales escandalosos, produciendo sonidos chillantes.

La densidad poblacional es de 10 a 18 ha por año, la cual puede variar, sin embargo suele ser bastante estable durante el año. Los rangos de hogares, suelen traslaparse entre distintos individuos. La época reproductiva dura aproximadamente 10-12 meses y las hembras suelen tener 5 camadas al año, con 3.5 crías por camada. Presenta un ámbito de hogar relativamente pequeño, de 0.08 a 0.20 ha, el cual suele desplazarse tanto dentro como fuera de él. Suele hacer madrigueras dentro del suelo o en ocasiones a nivel del suelo o en troncos huecos. Se caracteriza por ser un animal que recolecta gran cantidad de semillas, las cuales entierra dentro o cerca de su madriguera, o en zonas aledañas a su territorio (Fleming 1974b, Flemming y Brown 1975). El ratón semiespinoso es considerado una especie de gran importancia en los bosques tropicales, ya que juega un papel relevante en el funcionamiento de éstos, tomando un papel de dispersor y en ocasiones depredador de semillas, de esta manera generando presiones selectivas tanto bióticas como abióticas en ecosistemas tropicales (Fleming 1991).

2.5.2 *Dasyprocta punctata* (Guatusa, Cherenga, Ñeque; depredador y dispersor)

Es considerada una especie relativamente grande, color café-naranja, con una espalda larga, redondeada y piernas delgadas. El color puede variar completamente de amarillo a naranja con tonos oscuros. Se distribuye desde Chiapas y Tabasco en México a través de la Península de Yucatán y Centroamérica hasta el sur de Bolivia y norte de Argentina, desde tierras bajas hasta 2400 msnm. Es considerado el roedor *caviomorfo* más común en bosques tropicales lluviosos. Al igual que el chanco de monte, es una especie muy cazada por su succulenta carne, haciéndola poco abundante en zonas donde sufre mucha presión por esta actividad, así mismo, sus poblaciones pueden ser reducidas en zonas con hábitat en buen estado, por lo que se encuentra en el Apéndice III de CITES. Ocurre en todos los bosques tropicales de Mesoamérica y en plantaciones (Reid 2009).

Es un mamífero diurno, iniciando su actividad temprano en la mañana y continuando por momentos durante el día entero, en ocasiones ha sido observado durante la noche, y es fácilmente perturbado. Descansa en troncos vacíos, debajo de raíces o en vegetación enmarañada. Se alimentan principalmente de semillas y frutas, no obstante, en ocasiones de escasez de frutas, ingiere pequeñas cantidades de material vegetal y hongos (Smythe 1978).

Las guatusas se caracterizan por su patrón disperso de enterrar las semillas, suelen enterrarlas en distintos lugares, generalmente a una profundidad de 2-4 cm en el suelo y en la hojarasca. En ocasiones, se olvidan de algunas de ellas, por lo que son considerados buenos dispersores de plántulas, incluyendo el guapinol (*Hymenaea courbaril*) y el almendro (*Dipteryx panamensis*). Suelen comer en sitios oscuros y llevan sus frutas y semillas a comederos bien protegidos (Smythe 1991).

Los agoutis viven en parejas estables, los cuales no se separan hasta que uno de ellos muere. La hembra tiene de 1 a 2 crías, que cuidan hasta que tienen 4-5 meses de edad, cuando ya se vuelven independientes (Smythe 1978). La densidad poblacional varía según el sitio, en Panamá, se observó una densidad de una pareja por hectárea, no obstante, en la región de

Tikal en Guatemala, se presentó un animal por hectárea, mientras que en Costa Rica, se encontró una guatusa cada 3.9 ha (Rodríguez y Vaughan 1985).

2.5.3 Cuniculus paca (*Tepezcuintle, Tuza real, Conejo pintado, Paca; depredador y dispersor*)

Las partes superiores son de color pardo-rojizo, con una fila de puntos blancos a lo largo del cuerpo y partes de abajo de tono blanco. Se distribuye en la costa Atlántico desde San Luis de Potosí a Chiapas en México, a través de la Península de Yucatán y Centroamérica hasta Paraguay y el sur de Brasil, desde tierras bajas hasta 2000 msnm (Reid 2009).

Al igual que la guatusa es una especie muy cazada por su carne, haciéndola ausente en algunos sitios y muy común y ampliamente distribuida en otros, por lo que se encuentra en el Apéndice III de CITES. Ocurre en bosques tropicales lluviosos, secos, bosques secundarios y jardines. Es un animal asociado al agua, por lo que suele encontrarse en áreas inundadas, humedales y a lo largo de pequeñas quebradas. Es abundante en pequeñas franjas de bosques riparios y en zonas agrícolas. Son animales estrictamente nocturnos y en raras ocasiones se observa pocas horas después del atardecer. Generalmente es más activo en noches muy oscuras, donde camina silenciosamente por el bosque. Si es avistado por algún cazador, éste se mantiene quieto por varios minutos, lo que lo hace un blanco fácil para cazadores. Muchas veces cuando las pacas son sorprendidas por depredadores, corren velozmente hacia el agua y se consumen completamente (Smythe 1991).

Se alimenta al igual que la guatusa de semillas, frutas y plantas juveniles. No obstante, a diferencia de las guatusas pueden morder semillas más duras. Es una especie monógama y territorial. Normalmente se observa un individuo alimentándose en el bosque, aunque en ocasiones se encuentra la pareja ingiriendo frutos debajo de árboles. Generalmente es una especie silenciosa, no obstante al alterarse, puede producir ladridos profundos y fuertes (Smythe 1991, Reid 2009).

2.5.4 Pecari tajacu (*Javelina, pecari de collar, saíno, jabalí, buksa; depredador*)

Es una especie de mediana a grande en los trópicos, con una cabeza grande y triangular, cuerpo robusto y patas delgadas. Se caracteriza por presentar un collar color crema que va desde los hombros hasta el pecho y un pelaje tosco gris-café. Presenta una glándula de almizcle grande, en la parte trasera debajo de la cola, lo que produce un olor muy fuerte. Generalmente este olor ayuda a detectar al animal en el campo. Es similar al cerdo y al pecarí de labios blancos, no obstante este es menos común. Se distribuye desde el suroeste de Estados Unidos, a través de México y Centroamérica llegando al noroeste de Perú y norte de Argentina, desde tierras bajas hasta 3000 msnm (Reid 2009, SOWLS 1991).

Es un mamífero que puede adaptarse a sitios perturbados por el ser humano, lo cual perjudica su estado poblacional, por lo que se encuentra en Apéndice II de CITES en sitios donde suele ser muy cazado. En zonas donde no sufre presión por la cacería, es una especie ampliamente distribuida y común. Se encuentra en bosques tropicales lluviosos (puede habitar bosques primarios), caducifolios, sitios semiáridos y bosques de arbustos (Reid 2009).

El pecarí de collar es una especie muy social; conforman grupos de 3 a cerca de 30 individuos, los cuales suelen dormir juntos en la noche, con el fin de conservar el calor. Son animales diurnos o nocturnos dependiendo del sitio que habitan. Se ha observado que en sitios donde suelen ser muy cazados son estrictamente nocturnos. En horas muy calientes del día, suelen descansar en madrigueras abandonadas, cavernas o debajo de troncos caídos. Caminan silenciosamente por el bosque, pero cuando son sorprendidos producen ladridos agudos y huyen nerviosamente por el bosque. Presentan un ámbito de hogar de aproximadamente 118 ha (Mc Coy *et al.* 1990), no obstante utilizan una pequeña porción de esta al día. Generalmente tienen 1-4 crías al año, usualmente dos (Schweinsburg y SOWLS 1972).

Se alimentan de tubérculos, raíces, bulbos, frutas y rizomas de muchas plantas, no obstante, come principalmente frutas y semillas, las cuales incluye, palmas, higos, guácimo y zapote. En estaciones donde no encuentra frutas, suele alimentarse de invertebrados. En zonas muy secas,

puede comer hojas de cactus, y en zonas de mayor altitud como robledales, ingieren bellotas. En sitios agrícolas, se alimentan de maíz, melón, calabaza y frijoles.

2.6 Efecto de la cacería en los bosques tropicales

Los bosques tropicales se encuentran constantemente amenazados por presiones antrópicas. La destrucción del bosque, fragmentación de hábitat, incendios forestales, contaminación, agricultura, extracción de madera y cacería de fauna (Corlett 2007), los cuales alteran tanto la composición como estructura, procesos y oferta de servicios ecosistémicos de los bosques (Redford 1992, Poulsen *et al.* 2002).

Existen dos maneras en que los bosques pueden ser desprovistos de fauna, de forma directa o indirecta. La manera indirecta consiste en la destrucción de fauna a través de actividades humanas, que no necesariamente inciden directamente en los animales. La deforestación del bosque es la principal causa de alteración de las comunidades de fauna tropical, ya que la pérdida de hábitat por la fragmentación, disminuye la abundancia de importantes poblaciones de mamíferos y aves dispersoras de semillas (Cordeiro y Howe 2001, Dunn 2004). No obstante, muchas veces se observan hábitats completamente sanos desprovistos de fauna, esto ocurre generalmente en especies migratorias como tortugas marinas, aves y chanchos de monte (*Tayassu pecari*), en donde uno de los ecosistemas que habitan, puede estar severamente dañado, ocasionando problemas o la desaparición de fauna en otro ecosistema aparentemente “saludable”. La extracción de madera, es otra forma indirecta de disminución de animales, en donde la perturbación ocasionada por la tala de madera, puede remover árboles frutales importantes para la dieta de animales, así como sitios de anidación para aves, reduciendo por lo tanto la fauna existente en el bosque. A pesar de eso, se conoce poco sobre el efecto de la ausencia de frutos sobre la fauna (Redford 1992).

Por otro lado, la matanza directa de animales (cacería) en el bosque corresponde a la manera directa. En muchas partes de América Latina, la vida silvestre junto con el pescado, constituyen la fuente proteica más importante dentro de la subsistencia de las comunidades indígenas (Ojasti 1993, Milner-Gulland *et al.* 2003). Cada año, los cazadores matan aproximadamente 60 millones de animales del Neotrópico (Redford 1992, Peres 2000). Las

especies que son más cazadas incluyen monos, roedores caviomorfos, pecaríes, dantas y venados. Estos animales suelen ser depredadores y dispersores de semillas, lo que su disminución en el ecosistema, afecta la dinámica de los bosques, la germinación de plántulas y dispersión de semillas (Redford y Robinson 1987, Dirzo 2001, Wright 2003).

En conclusión, la fragmentación del bosque y la cacería ilegal son dos de los factores que más influencia tienen sobre las comunidades de mamíferos de los bosques tropicales (Wright 2003). En un estudio realizado en las tierras bajas caribeñas de Costa Rica, se evaluó el efecto que tenía la fragmentación del bosque y la cacería en la remoción y depredación de semillas de siete especies forestales, en dos sitios de estudio, uno actualmente protegido y conectado a un parque nacional y el segundo, sin protección ni conexión al parque; las dos zonas de estudio, habían presentado en el pasado actividades de extracción selectiva de madera. Los investigadores observaron en general un mayor porcentaje de dispersión de semillas en el bosque protegido, lo que indicó como se mencionó anteriormente, que la disminución de animales, ya sea por procesos de fragmentación o cacería, tendrá consecuencias en la dinámica de comunidades vegetales (Guariguata *et al.* 2000, 2002).

3 MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 Descripción zona de estudio

La Región Autónoma Atlántica Norte (RAAN) de Nicaragua, se encuentra en la parte noreste del país, con una extensión territorial de 33105.98 km² y una altitud de 0 a 500 msnm (Figura 1). Es considerada una de las regiones con mayor extensión de bosque en el país, con una superficie aproximada de 1384065 km², conformado por bosques latifoliados y de coníferas (Miranda 2009). De acuerdo a las Zonas de Vida de Holdridge, el área es representada por extensos bosques húmedos y muy húmedos tropicales basales (Holdridge 1987). Comprende temperaturas y precipitaciones propias de los ecosistemas tropicales húmedos con promedios anuales desde 24-27 °C en zonas planas y de 23-25 °C en áreas montañosas. Posee dos estaciones bien marcadas, la época lluviosa con una duración de 8-9 meses, siendo Julio el mes más lluvioso, y una estación menos lluviosa correspondiente a los meses de Febrero y Marzo, con precipitaciones que fluctúan entre 2500 y 3500 mm anuales (Holdridge 1967).

La topografía de la zona comprende principalmente relieves planos, seguido de terreno quebrado, ondulaciones fuertes y en menor cantidad topografía escarpada. La zona plana corresponde al 61.9% del área total, con pendientes menores a 15%, las zonas quebradas pertenecen al 23% con pendientes de 30 a 50%; pendientes mayores a 50% corresponden a topografía escarpada y en menor proporción (4%) representa el relieve fuertemente ondulado.

El 54% de la Costa Caribe está representada por esta región y corresponde al 26.48% del territorio nicaragüense. La RAAN limita al norte con Honduras, al sur con la Región Autónoma Atlántica Sur (RAAS), al este con el mar Caribe y al oeste con los departamentos de Jinotega y Matagalpa (CRAAN 2004).

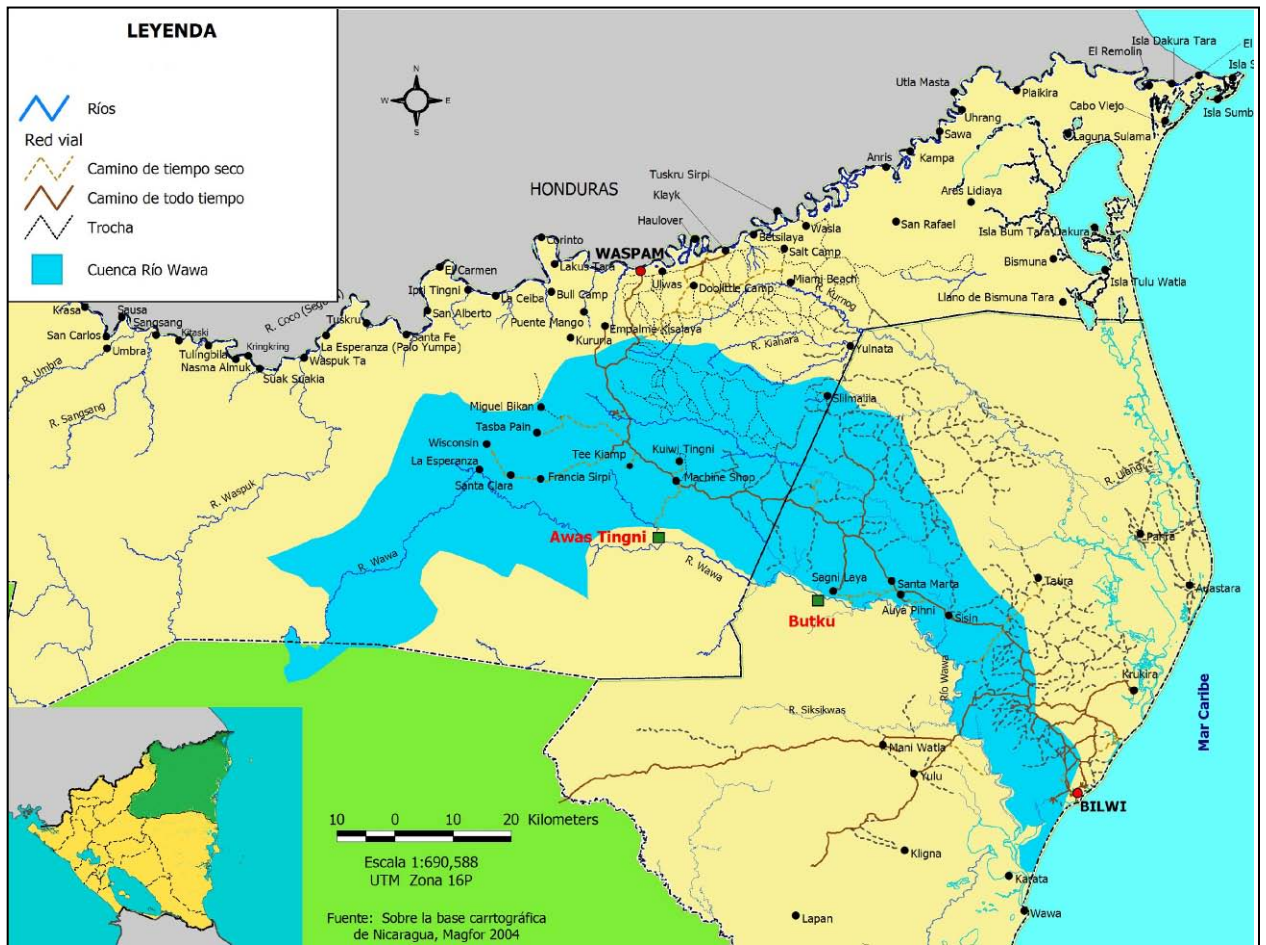


Figura 1. Ubicación de la zona de estudio, comunidad de Santa Clara y Miguel Bikam, Región Autónoma Atlántica Norte, en Nicaragua.

La RAAN presenta tres eco-regiones principales (Dinerstein *et al.* 1995). El primero, al noreste del municipio de Puerto Cabezas, se encuentra la sabana conformada por pino (*Pinus caribea*), el cual se extiende hasta el municipio de Waspam. El segundo, se extiende al sureste conformado por bosque de pino asociado con bosque latifoliado, donde comprende la cuenca del río Wawa. El tercero, se extiende al oeste con los bosques latifoliados hasta el margen izquierdo del río Kukalaya, donde se ubica la vegetación pantanosa y los manglares en el litoral (CRAAN 2004).

La RAAN está administrativamente compuesta por siete municipios que corresponden a Waspam, Puerto Cabezas, Rosita, Bonanza, Waslala, Siuna y Prinzapolka, los cuales se rigen

por el Consejo y Gobierno Regional. La principal ciudad de la zona es Bilwi, la cual pertenece al municipio de Puerto Cabezas (Figura 1). La zona está habitada por aproximadamente 314,000 personas, con una densidad poblacional de 9.5 habitantes por kilómetro cuadrado. Presenta una alta diversidad de etnias, comprendida por 42% de mestizos, 40% miskitus, 10% creoles y 8% de mayagnas (McClean y Williamson 2010). Las organizaciones comunitarias presentes en la zona son: La Directiva Comunal formada por el Consejo de ancianos, la iglesia, Organizaciones de mujeres, de maestros, juveniles, la Comisión de demarcación territorial (TA) y la Comisión para el mantenimiento de las escuelas.

La zona geográfica de la RAAN pudo haber sido cultivada y transformada por las actividades productivas de poblaciones humanas sedentarias y agrarias desde hace 4000 años (Bush y Colinvaux 1994). Al igual que en Honduras, Costa Rica y Panamá, la parte Atlántica de Nicaragua (dominada por suelos desgastados como los oxisoles y ultisoles) fueron cultivados con sistemas cíclicos de corta de bosque y siembra de cultivos como tubérculos y granos básicos (Díaz-Gutiérrez y Ruiz-Calderón 2008). Después de una sucesión de cultivos éstas tierras (usualmente no mucho más grandes que 5-10 ha) se les permitía la regeneración del bosque como una forma de restituir los nutrientes removidos con los aprovechamientos de alimentos (Denevan 1992). La regeneración de árboles era controlada (Peters 2000) y se manejaban mezclas de árboles útiles para madera, producción de frutos, medicinales, entre otros (Denevan 1992). La influencia exacta de éstas prácticas en los bosques de hoy son en gran parte desconocidas, pero recientemente, la literatura ha encontrado cada más evidencia del gran impacto de las poblaciones humanas en los bosques del Atlántico Centroamericano.

Después del huracán Félix, la RAAN sufrió severas secuelas y daños considerables, afectando principalmente los ámbitos económicos, sociales y ambientales. El 76% de la cobertura boscosa sufrió fuertes daños ocasionados por el huracán (PNUD 2008). Las zonas intensamente afectadas, presentan altos indicadores de pobreza, llegando a alcanzar una pobreza extrema y marginación en los sitios más vulnerables. Es considerada entre las zonas más pobres del país y con menor índice de desarrollo humano. Así mismo, la producción de pequeños y medianos agricultores, tanto agrícolas como piscícolas, sufrió una alta caída. Económicamente, el efecto del huracán Félix sobre la RAAN, ocasionó pérdidas de

aproximadamente 716.31 millones de dólares, lo que equivale a más del 14.4% del PIB del 2006 (PNUD 2008).

Debido al impacto ocasionado en la zona, actualmente la economía del área se encuentra en un proceso de transformación y desarrollo en la mayoría de los ámbitos productivos. Al ser una zona con alta dependencia de sus recursos naturales, se pretende diversificar hacia actividades que garanticen mayores oportunidades a corto, mediano y largo plazo (McClean y Williamson 2010).

3.1.1 Comunidades de Santa Clara y Miguel Bikam

La presente investigación se realizó en los meses de Mayo a Julio del 2011, específicamente en los bosques que pertenecen a las comunidades de Santa Clara (14°25'10.5"N y 84°08'39.4" O; zona perturbada por el huracán) y Miguel Bikam (14°34'20"N y 84°09'064"O; zona sin perturbación).

Ambas comunidades se encuentran en el noroeste de la ciudad de Puerto Cabezas, en la cuenca del río Wawa, ubicado al sur del municipio de Waspam en la RAAN. Administrativamente, pertenecen al municipio de Waspam, habitadas principalmente por la etnia miskita. La comunidad de Santa Clara está conformada por aproximadamente 85 familias con un promedio de 5-7 personas, mientras que la comunidad de Miguel Bikam, presenta aproximadamente 165 familias, de similar tamaño.

Sánchez-Correa (en preparación) describió los suelos del sitio de muestreo en el bosque huracanado como "...planicies aluviales, pendientes aproximadas del 2% o menores y suelos con un nivel freático de aproximadamente 30 cm y fácilmente saturables. La estructura del suelo es débil a fuerte, macizo-porosa, con cierta plasticidad en algunos sectores, presenta agregados sueltos, bloques angulares y subangulares, manchas grises y anaranjadas que indican escaso drenaje (imperfectamente a pobremente drenados), en algunos casos capas de piedra meteorizada de color rojo, textura franco arcillolimoso. Según la tabla Munsell, la mayoría de estos suelos presenta colores en la gama 10YR con algunos moteados grises y anaranjados y algunas manchas rojas indicadoras de concreciones de hierro. El análisis químico para esta zona muestra suelos muy ácidos, con bastante aluminio, pobre en bases y

fósforo”. El mismo autor también realizó la descripción de los suelos del bosque no huracanado y los caracterizó como “...suelos con pendientes promedio del 8%, terreno ondulado (laderas) y buen drenaje. Son suelos residuales, en los cuales la erosión ha sido el proceso dominante, con presencia de piedras, estructura moderada granular, bloques subangulares finos y textura franco arcillosa. Según la tabla Munsell estos suelos presentan un color 10YR 3/3 sin manchas. El análisis químico muestra suelos ligeramente ácidos, con alto contenido de bases, pobres en fósforo y menor contenido de aluminio.”

3.2 Metodología

El estudio se realizó en los meses de Mayo a Julio del 2011. Para la ubicación de las unidades de muestreo, se utilizó como guía el mapa de Estimación de Daños del Huracán Félix- Área de Bosawás/RAAN realizado por el INAFOR (2007) con el fin de encontrar un sitio fuertemente afectado por el huracán Félix y otro sin afectación (Figura 2). El sitio de estudio utilizado como zona de alta afectación concuerda con el área designada como altamente afectado en el mapa, sin embargo, la zona utilizada de poca o ninguna perturbación que aparece en el mapa como afectación media, clasificación que no corresponde con lo observado en el terreno. En este estudio, la zona considerada como altamente afectada fue aquella con más del 75% de árboles derribados y sin afectación, con pocos o ningún árbol caído (INAFOR 2007).

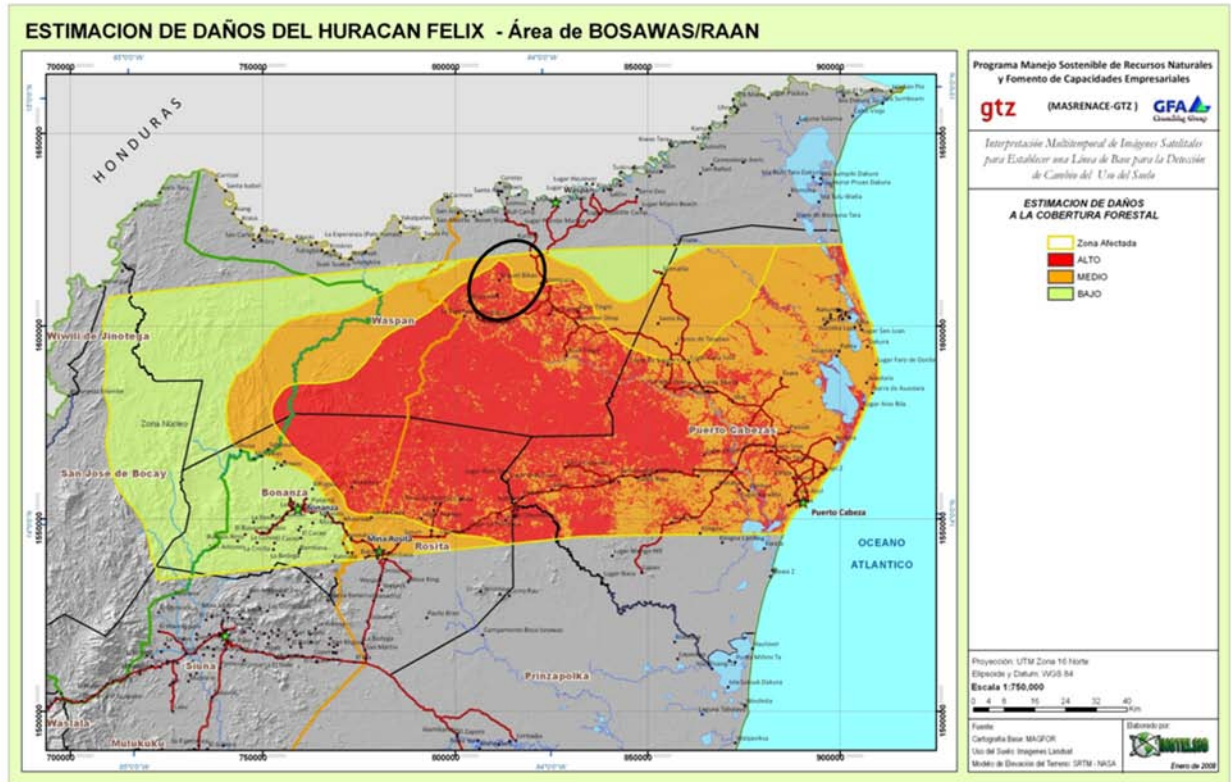


Figura 2. Ubicación de la comunidad de Santa Clara y Miguel Bikam donde se establecieron las unidades de muestreo dentro del bosque afectado por el huracán Félix y no afectado. El círculo negro indica el sitio de estudio.

En cada sitio de estudio se establecieron dos trochas principales de 1 km cada uno, distanciadas entre sí por 600 m, y a cada 500 m en la trocha principal, se abrieron tres trochas secundarias de 200 m cada una. En total, en cada bosque se utilizaron seis transectos de 200 m y dos senderos principales de 1 km (Figura 3).

En cada una de las unidades de muestreo se realizó:

- 1) Pruebas de remoción, dispersión y depredación de las semillas de *C. brasiliense*.
- 2) Muestreo de mamíferos pequeños (roedores) y medianos.
- 3) Evaluación del efecto de la cacería en la zona.

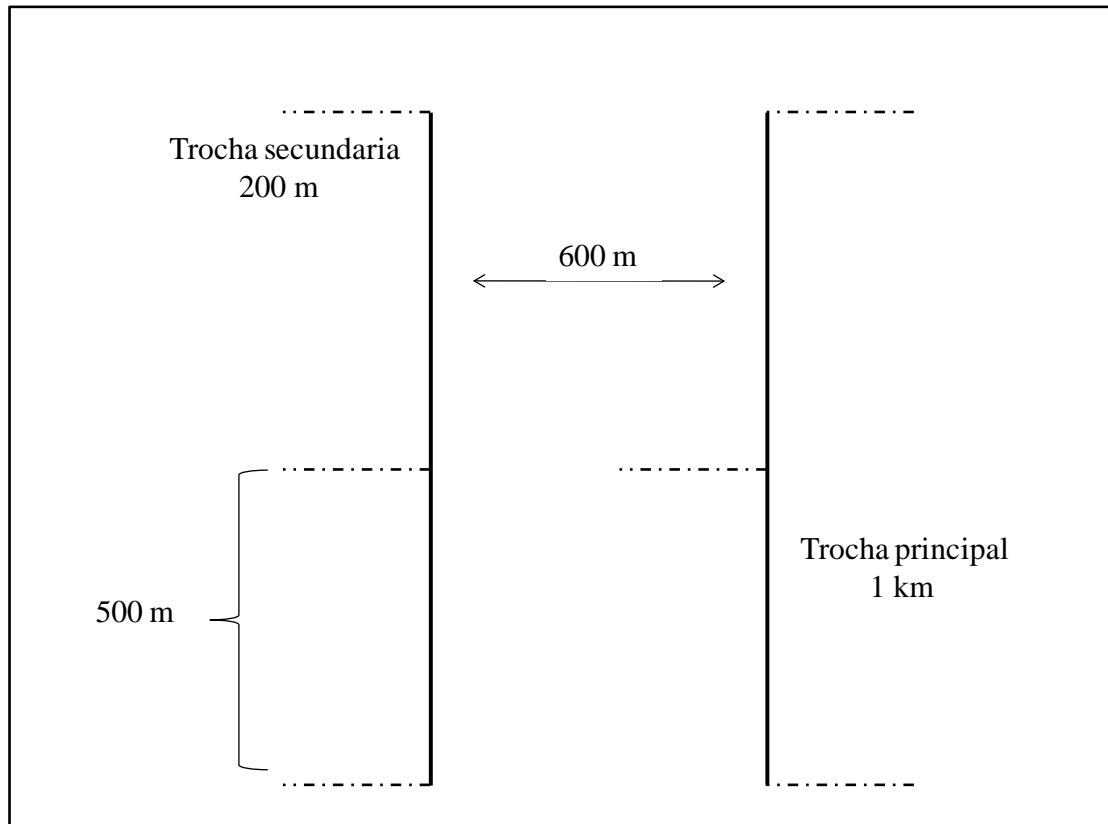


Figura 3. Esquema del diseño de estudio en donde se realizó el experimento de semillas de *C. brasiliense* y la captura de roedores en el bosque afectado y no afectado por el huracán Félix. Las líneas continuas corresponden a la trocha principal y las intermitentes a las trochas secundarias.

3.2.1 Pruebas de remoción, dispersión y depredación de las semillas de *C. brasiliense*

En cada sitio de estudio, se utilizó la metodología de Exclusión/ No Exclusión empleada por Guariguata *et al.* (2002), que consiste en colocar en un mismo sitio, un conjunto de semillas en dos condiciones distintas: la de *Exclusión*, con semillas protegidas por una malla, con el fin de excluir mamíferos medianos y grandes (*Dasyprocta punctata*, *Cuniculus paca*, *Pecari tajacu* y *Tapirus bairdii*; > 1 kg), y la de *No Exclusión*, un grupo de semillas no protegidas; esta última para ver el proceso de remoción, dispersión y depredación por mamíferos en general. Para las estaciones de *No exclusión*, se colocó una estaca en el sitio donde se encontraban las semillas no enjauladas para identificar el sitio exacto. Las semillas utilizadas

fueron recolectadas del Cerro Biltignia en la Reserva de Bosawás en febrero del 2011. Se colocaron en total 600 semillas sin endocarpo en cada tipo de bosque.

El ensayo consistió en colocar en cada transecto lateral del bosque afectado y no afectado, diez pares de grupos de semillas con exclusión/ no exclusión (distanciados 2 m), cada grupo de semillas (estación) se situó a 10 m de distancia, teniéndose 10 estaciones por transecto y 60 grupos de semillas (excluidas y no excluidas) por sitio de estudio (cada grupo de 5 semillas es considerada una unidad experimental). Se buscaron condiciones topográficas y de dosel similares y se evitaron sitios de borde con agricultura o ríos y pendientes fuertes (Figura 4). Las jaulas fueron construidas con una malla galvanizada, con dimensiones de 1 m de altura, 0.70 m de diámetro y con una abertura en la parte superior para permitir la entrada de pequeños roedores.

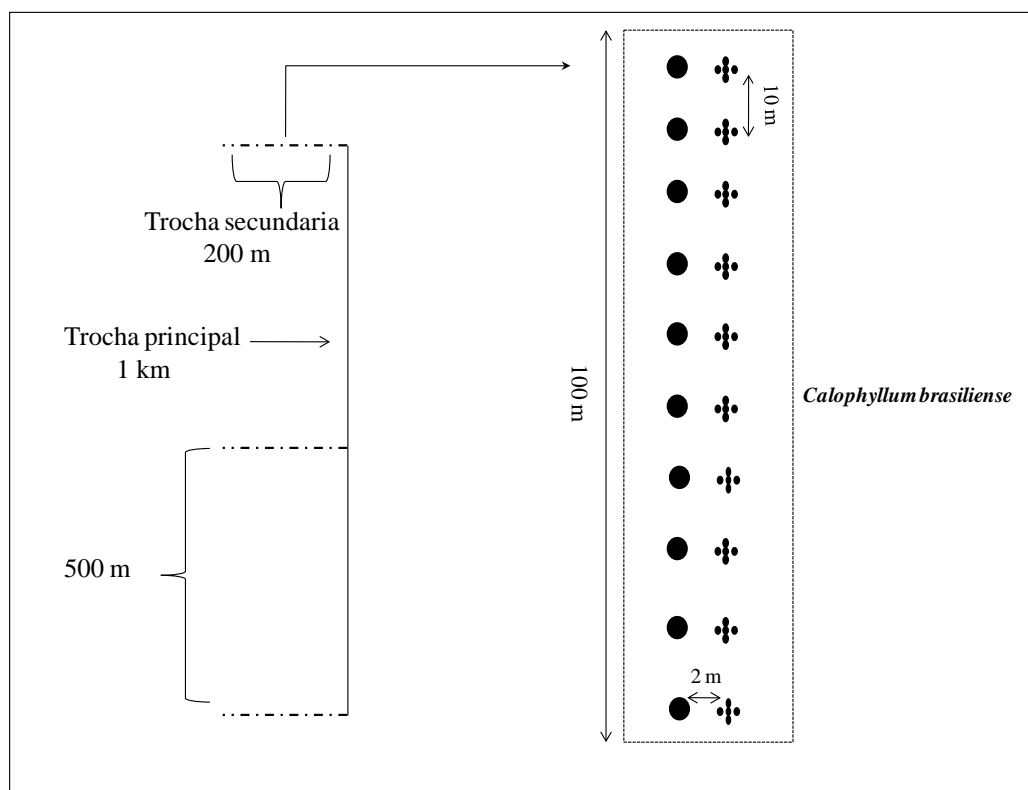


Figura 4. Esquema del experimento de proceso de remoción, dispersión y depredación de semillas de *C. brasiliense* en bosque afectado y no afectado, Exclusión: círculos rellenos, No exclusión: cruz.

Con el fin de determinar el proceso de remoción, la distancia y la ubicación de las semillas dispersadas, se utilizó la metodología utilizada por Forget (1990), la cual consiste en adherir microfibras de nylon de 50 a 60 m de largo a las semillas de los dos tratamientos (exclusión/no exclusión). Esta técnica permitió conocer el destino exacto de las semillas, si éstas fueron removidas, depredadas, enterradas (dispersadas). Con la ayuda de una cinta métrica, se cuantificó la distancia a la que las semillas fueron removidas, dispersadas, depredadas o dejadas en el camino.

En este estudio, la *dispersión* se refiere al desplazamiento de toda semilla desde su punto original, en este caso la estación, que posteriormente es encontrada entera sobre el suelo, enterrada en el suelo, bajo hojarasca o en una madriguera en un rango mínimo de 10 m de distancia (Foster y Delay 1998).

Las estaciones fueron revisadas a los 30 y 60 días en cada sitio, con el fin de obtener una medición por época (seca y lluviosa). Las semillas fueron clasificadas en las siguientes categorías: **1) Removidas:** 1.1) Removidas-Depredadas, 1.2) Removidas-Abandonadas y 1.3) Removidas-Enterradas y **2) No removidas:** 2.1) No removidas-Depredadas y 2.2) No removidas-Intactas (Figura 5). Dentro de la categoría de las semillas removidas, las abandonadas y enterradas (bajo el suelo del bosque u hojarasca) fueron consideradas como semillas dispersadas efectivamente. En estos últimos dos movimientos, se midió la distancia desde la estación al destino final de las semillas.

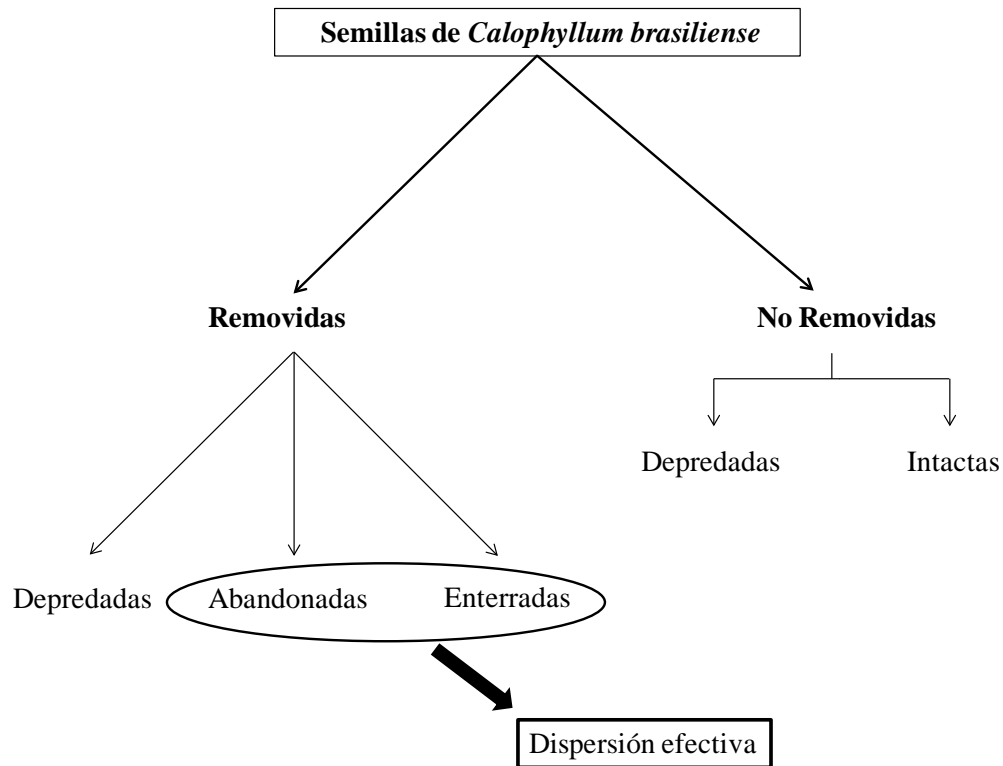


Figura 5. Categorías utilizadas para los destinos de las semillas de *C. brasiliense* en las pruebas de remoción, depredación y dispersión de semillas en los sitios de estudio.

3.2.2 Muestreo de mamíferos pequeños y medianos

Para la captura de mamíferos pequeños (roedores) se utilizaron trampas Sherman, las cuales fueron ubicadas en los transectos principales (1 km). Se utilizaron 100 trampas en cada bosque posicionadas en 20 grupos a lo largo de la trocha principal. En cada grupo se ubicaron 5 trampas distanciadas 5 m entre sí, dejando 50 m de distancia entre cada grupo de trampas (Figura 6).

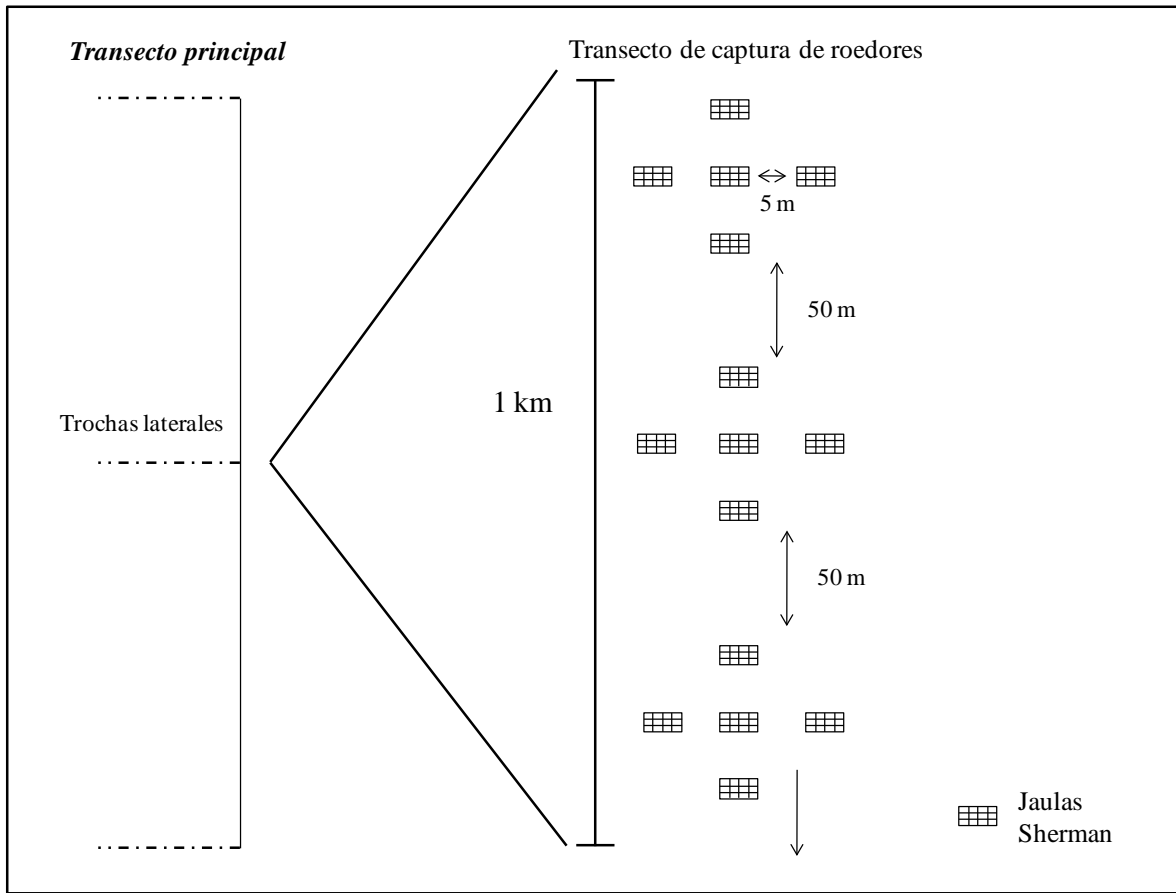


Figura 6. Esquema del transecto de captura de roedores en las unidades de muestreo en el bosque perturbado y no perturbado en la RAAN, Nicaragua.

La captura de roedores se condujo por 6 noches consecutivas durante el mes de Abril de 2011. Cada trampa fue cebada con una mezcla de avena, mantequilla de maní y vainilla (Vanasco *et al.* 2003). Las trampas fueron cubiertas con una capa de hojarasca del suelo del bosque y eran revisadas una vez por día (en la mañana). Cada individuo atrapado fue identificado a nivel de especie, sexado y marcado con un código de identidad. Para la identificación de mamíferos, se utilizó la “Guía de Mamíferos de América Central y Sureste de México” de Reid (2009).

Para determinar la abundancia y composición de mamíferos de mayor tamaño en los dos bosques latifoliados, se establecieron transectos. Esta metodología consistió en caminar transectos de aproximadamente 1000 m de largo, observando todos los animales presentes en el bosque a ambos lados del transecto. Este método conocido como transecto de ancho

variable, que está determinado por la distancia a la cual se visualizó los animales de este estudio (distancia de avistamiento) (Figura 7) (Plumptre y Reynolds 1994, White 1994), así mismo, se observó la presencia indirecta de mamíferos a través de huellas, excretas o madrigueras. Nuevamente los mamíferos y huellas fueron identificados usando Reid (2009).

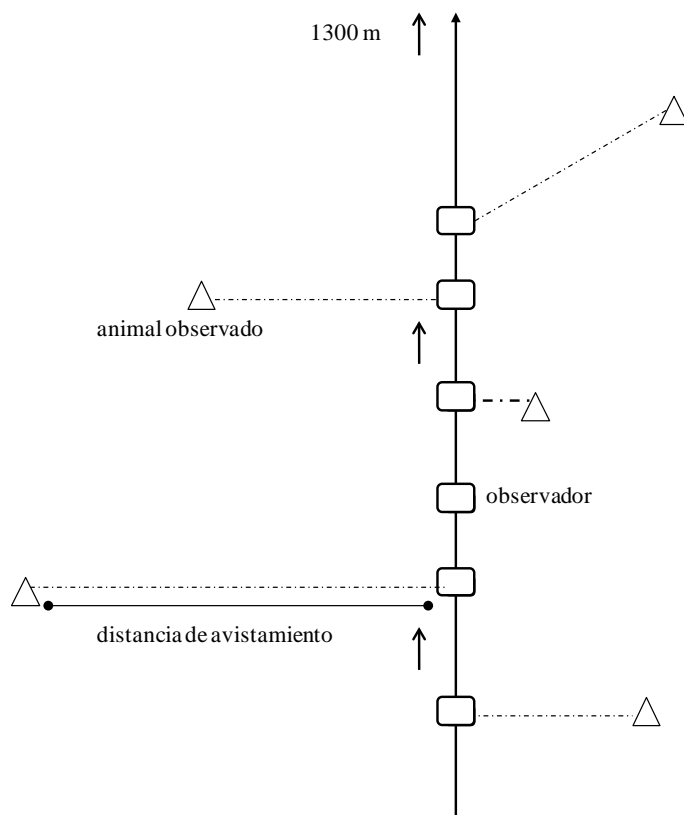


Figura 7. Esquema de la metodología utilizada para el muestreo de mamíferos medianos y grandes.

3.2.3 Evaluación del impacto de la cacería en la zona

Con el fin de conocer la presencia de actividades de cacería en ambas comunidades y cómo afectan estas las poblaciones de mamíferos medianos y pequeños, se realizaron encuestas a los pobladores de las comunidades indígenas aledañas a las zonas de estudio. Para ello, los cuestionarios tuvieron preguntas referentes a la preferencia de los cazadores y de sus familias:

- 1) información general del cazador y su familia,
- 2) preferencia de animales cazados,
- 3) épocas

y frecuencia de cacería, 4) zonas de cacería y 5) cambios después del huracán Félix. Con esta información recolectada y las observaciones y capturas de mamíferos medianos y pequeños, se pretendió esclarecer si las poblaciones de fauna presentes eran resultado del efecto del huracán o de la cacería y por ende entender las consecuencias que tenían estos resultados sobre la dispersión de semillas de *C. brasiliense* en la zona de estudio.

3.2.4 Análisis estadístico

Con el objetivo de cuantificar los procesos de remoción, dispersión y depredación de semillas en los sitios de estudio, se tomó cada grupo de semillas dentro de la estación (excluidas – no excluidas con cinco semillas por grupo) como grupos independientes para los análisis estadísticos (i. e. cada grupo de 5 semillas fue considerado una unidad experimental). Para determinar si existió asociación entre los tipos de bosque (afectado y no afectado) y los niveles del factor exclusión (con y sin exclusión), se realizaron análisis de Tablas de Contingencia, usando para probar hipótesis el estadístico Chi cuadrado máximo verosímil. Además, para evaluar las diferencias entre los tipos de bosque, tratamiento y época respecto a la distancia máxima a la que fue removida una semilla dentro del grupo de cinco semillas, se realizó un análisis de varianza trifactorial para un diseño completamente aleatorizado a través de la teoría de los modelos lineales generales y mixtos. Esto permitió modelar la falta de homogeneidad de varianzas. Todos los análisis fueron realizados con un nivel de significancia ≤ 0.05 usando el programa InfoStat 2011 (Di Rienzo *et al.* 2011). Los resultados de los avistamientos y capturas de mamíferos medianos y pequeños, así como de las entrevistas, fueron analizados a través de estadística descriptiva.

4 RESULTADOS

4.1 Remoción, dispersión y depredación de semillas

El porcentaje de semillas no removidas de *C. brasiliense* al final de los 60 días de estudio, fue significativamente mayor en el bosque huracanado que en el no huracanado (Cuadro 1, Figura 8). Así mismo, mientras que el porcentaje de semillas no removidas para las semillas excluidas fue alto en ambos bosques, casi del 90% después de 60 días de observación, las semillas con el tratamiento de no excluidas presentaron una mayor remoción en ambos bosques (χ^2 MV-G2= 127.1, gl=3, p<0.0001 para el bosque no huracanado, χ^2 MV-G2= 63.99, gl=3, p <0.0001 para el bosque huracanado), la mayor remoción de semillas de sitios sin exclusión se dio en los primeros 30 días de observación en el bosque no huracanado, llegando a casi un 80%, a diferencia de lo observado en el bosque huracanado, donde fue menor a los primeros 30 días de observación (~50%) (Figura 9).

Cuadro 1. Número de semillas de C. brasiliense no removidas en los dos sitios de estudio.

Bosque	No rem	Remov	No rem%	Remov%	Total	χ^2 MV-G2	gl	P
Huracanado	163	69	70.26	29.74	100	14.99	1	0.0001
No Huracanado	126	112	52.94	47.06	100			

*No rem: semillas no removidas, Remov: semillas removidas (depredadas o llevadas de un sitio a otro).

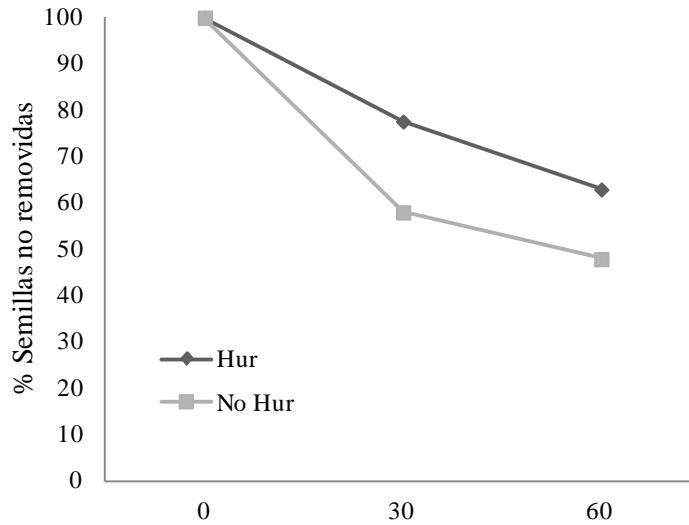


Figura 8. Porcentaje de semillas no removidas en el bosque huracanado y no huracanado durante 60 días de observación en la RAAN, Nicaragua. Véase también el Cuadro 1.

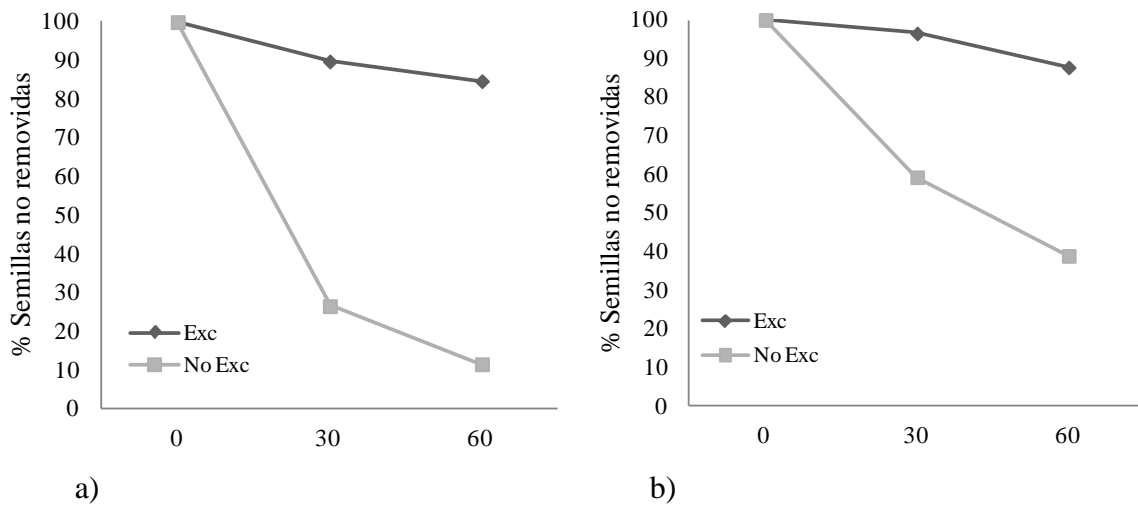


Figura 9. Porcentaje de semillas no removidas de *C. brasiliense* en el bosque huracanado (a) y no huracanado (b) bajo dos tratamientos (exclusión, no exclusión) en la RAAN de Nicaragua, durante 60 días de observación.

Por otro lado, el porcentaje de semillas no removidas-depredadas, también varió entre cada bosque, siendo significativamente mayor en el bosque no huracanado ($\chi^2_{MV-G2} = 3.77$, $gl=1$, $p < 0.052$) (Figura 10), así mismo, en ambos bosques, la depredación de semillas aumentó con el tiempo.

El porcentaje de semillas depredadas bajo el tratamiento de exclusión- no exclusión fue distinto para cada bosque de estudio (bosque huracanado: $\chi^2_{MV-G2} = 33.17$, $gl=3$, $p < 0.0001$, bosque no huracanado: $\chi^2_{MV-G2} = 51.21$, $gl=3$, $p < 0.0001$). El porcentaje de semillas depredadas bajo el tratamiento de exclusión fue muy bajo, no superando el 8% en ambos bosques después de los dos meses de evaluación. A diferencia de lo ocurrido para las semillas no excluidas, donde se observó un aumento en las semillas depredadas en ambos bosques a lo largo del tiempo (Figura 11).

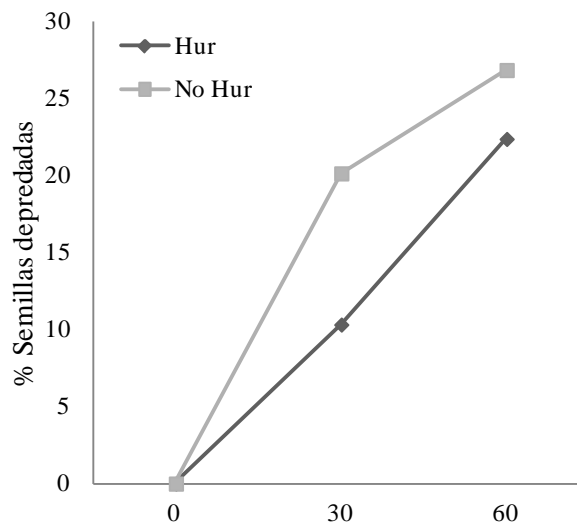


Figura 10. Porcentaje de semillas depredadas de C. brasiliense en el bosque huracanado y no huracanado en la RAAN de Nicaragua, durante 60 días de observación.

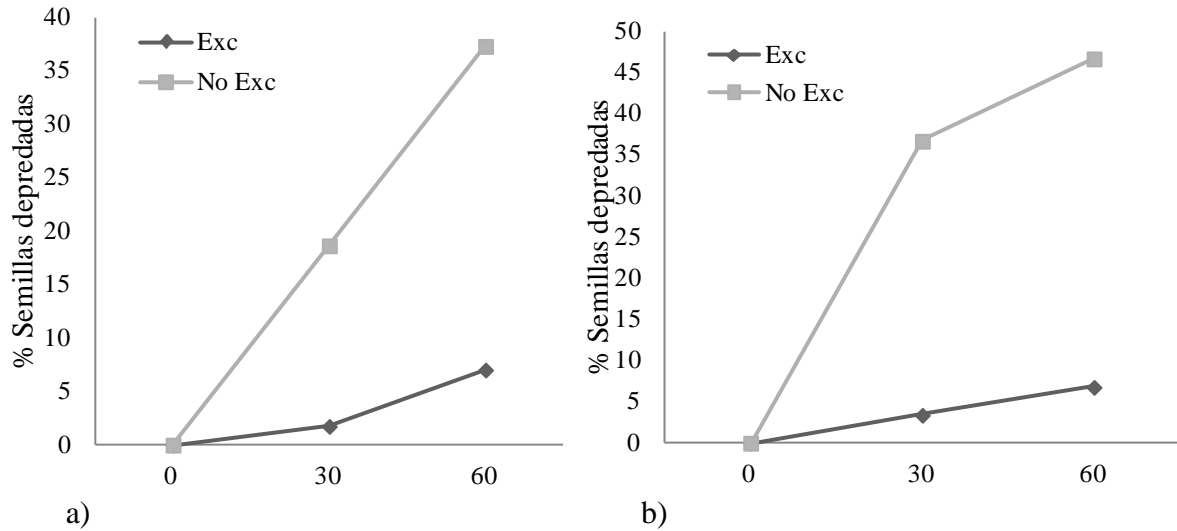


Figura 11. Porcentaje de semillas depredadas bajo el tratamiento de Exclusión – No exclusión en el bosque huracanado (a) y no huracanado (b) en la zona noreste de Nicaragua durante 60 días de observación.

Con respecto a la remoción total de semillas, el porcentaje de remoción varió entre bosques (χ^2 MV-G2= 23.63, gl=3, $p < 0.001$). A los 30 días de observación, se observó en el bosque no huracanado casi el doble del porcentaje de remoción que en el huracanado. En ambos bosques, la remoción de semillas aumentó con el tiempo, no obstante esta diferencia se redujo al finalizar los 60 días de observación (Figura 12).

El número de semillas removidas y abandonadas varió entre cada bosque (χ^2 MV-G2= 4.99, gl=1, $p=0.0255$), siendo éste mayor en el bosque no huracanado. La categoría con mayor remoción de semillas fueron las removidas y depredadas, en donde al igual que el destino anterior fue distinto y mayor en el bosque no huracanado (χ^2 MV-G2= 7.54, gl=1, $p=0.006$). Dentro de ésta categoría, se observó que en el bosque huracanado el 1% del total de las semillas fueron removidas y llevadas debajo de hojarasca o troncos caídos para ser depredadas, en el bosque no huracanado este porcentaje llegó a casi 3%. El número de semillas removidas y dispersadas también varió significativamente entre sitios, siendo mayor en el bosque no huracanado (Figura 13).

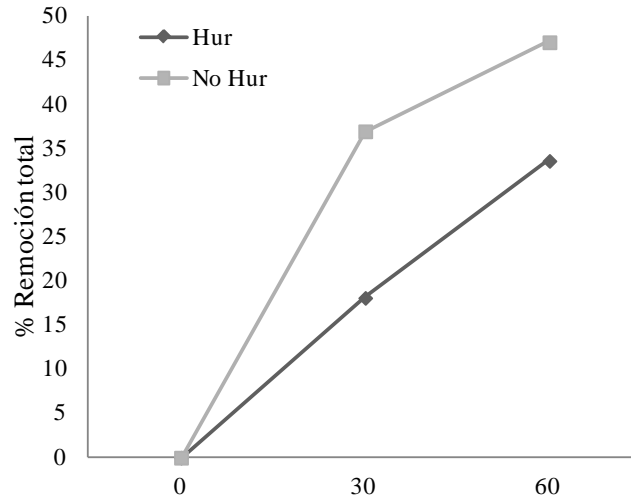


Figura 12. Porcentaje de remoción total de semillas de *C. brasiliense* después de 60 días de observación en la RAAN, Nicaragua. La remoción total incluye remoción-abandono, remoción-depredación y remoción-enterradas.

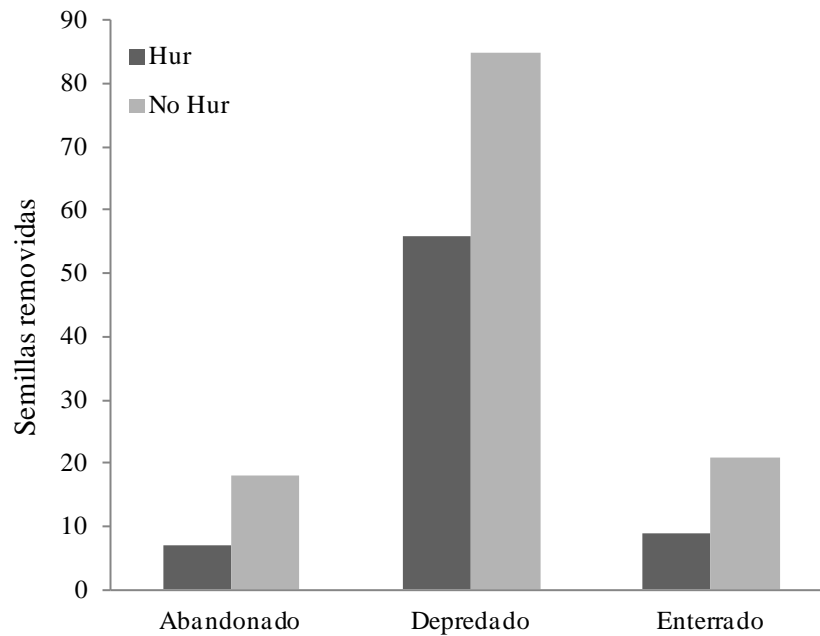


Figura 13. Número de semillas removidas de *C. brasiliense* según su destino en dos bosques latifoliados en la RAAN, Nicaragua. Las diferencias entre bosques fueron significativas en todos los casos (ver texto).

Referente a las distancias a las que fueron removidas las semillas desde su punto inicial (estación) y luego diseminadas en otros sitios con otros destinos (abandonadas, depredadas o

enterradas), se encontraron diferencias significativas entre tipos de bosque ($F=31.05$, $p<0.0001$) y entre tratamientos de exclusión- no exclusión ($F=54.37$, $p<0.0001$), siendo el promedio y la distancia máxima, mayor en el bosque no huracanado (Cuadro 2), además, solo se encontró una interacción significativa entre bosque y tratamiento ($F= 13.74$, $p <0.0002$). La Figura 14 muestra la interacción doble presente, donde se nota que para el tratamiento exclusión, no hay diferencias entre bosque huracanado y no huracanado, no obstante, bajo el tratamiento no exclusión, si se observan diferencias significativas entre ambos bosques. A su vez, dentro del bosque huracanado se observa variación en las distancias de remoción entre los tratamientos de exclusión- no exclusión, en el no huracanado, estas diferencias se magnifican. Específicamente hablando de las distancias de las semillas que fueron removidas y luego enterradas (dispersadas efectivamente), se observó que en el bosque no huracanado las distancias fueron mayores bajo el tratamientos de no exclusión (Cuadro 3). Sin embargo, en el bosque huracanado las semillas bajo el tratamiento de exclusión no fueron removidas del todo (Figura 15). Se observó una pequeña cantidad de semillas (0.6%) del total en ambos bosques, que fueron removidas y subidas a los árboles, a alturas entre 0.4 a 4.30 m, donde fueron depredadas.

Cuadro 2. Distancias mínimas y máximas a las que fueron encontradas las semillas desde su punto original en cada estación.

Bosque	Tratamiento	n	Promedio (m)	D.E.	Mín (m)	Máx (m)
Huracanado	Excluido	7	0.04	0.51	0.1	1.5
	No Excluido	53	0.59	1.2	0.1	3.82
No Huracanado	Excluido	13	0.32	2.63	0.2	7.4
	No Excluido	87	2.01	2.99	0.12	15

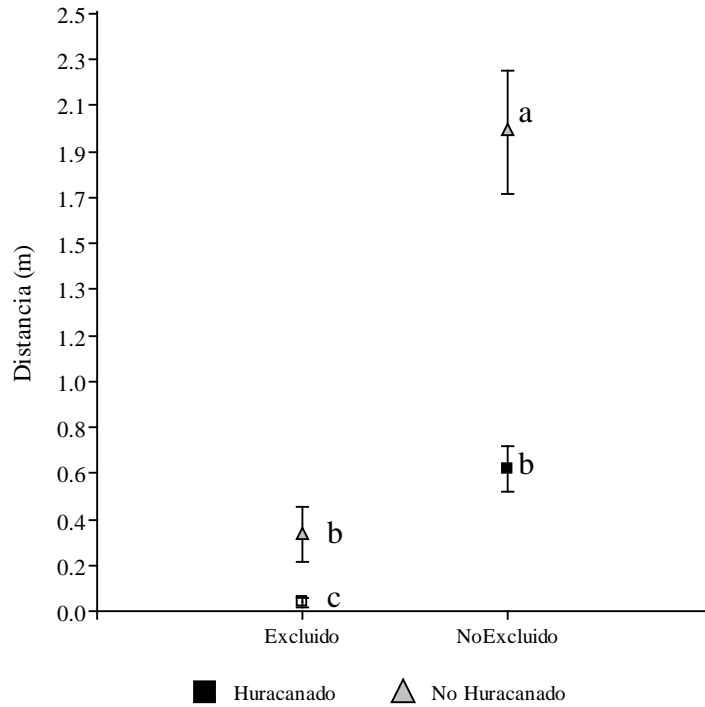


Figura 14. Distancias medias y su error asociado a las que son removidas las semillas de *C. brasiliense* bajo cada tratamiento en los dos sitios de estudio en la RAAN, Nicaragua. Letras distintas indican diferencias significativas.

Cuadro 3. Distancias máximas y mínimas de semillas dispersadas efectivamente en ambos sitios de estudio.

Bosque	Tratamiento	n	Promedio (m)	D.E.	Mín (m)	Máx (m)
Huracanado	No Excluido	15	0.87	1.1	0.25	3.4
No Huracanado	Excluido	2	7.4	0	7.4	7.4
	No Excluido	27	3.14	3.65	0.12	12.6

*Valores obtenidos de los datos originales, tomando la distancia de dispersión efectiva de cada semilla.

No hubo remoción de semillas bajo el tratamiento exclusión en el bosque huracanado que fueran dispersadas efectivamente (enterradas) (Ver Figura 14).

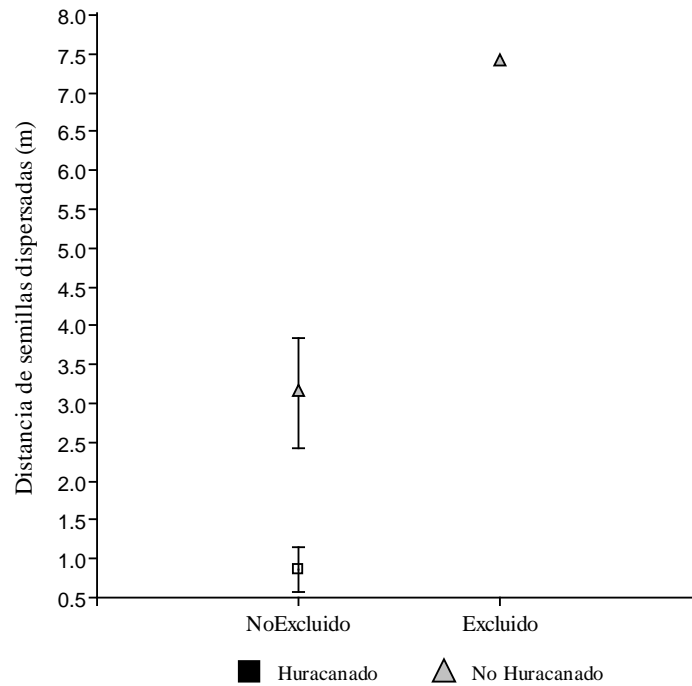


Figura 15. Distancias medias de las semillas removidas y dispersadas bajo el tratamiento de exclusión – no exclusión en los dos bosques de estudio en la RAAN, Nicaragua.

4.2 Observación y captura de mamíferos pequeños y medianos

Los resultados de los avistamientos de mamíferos pequeños y medianos incluyen las noches de captura de pequeños roedores y las observaciones directas e indirectas efectuadas durante las caminatas estrictas para tal propósito y los recorridos realizados durante la revisión de semillas. Se obtuvieron muy pocos resultados en ambos muestreos, lo que imposibilitó el análisis estadístico. En el bosque huracanado (Santa Clara) se recorrieron aproximadamente 50 km más las 6 caminatas estrictas en cada sendero principal de 1 km de longitud, mientras que en el bosque utilizado como testigo (Miguel Bikam) se recorrieron 48 km más 7 caminatas estrictas.

El número de especies registradas de manera directa e indirecta fue de 13 en total, siendo que en el bosque huracanado se encontraron 8 y en el no huracanado 11 (Cuadro 4). En ambos bosques la especie más observada de forma indirecta (por huellas, heces y madrigueras) fue *Dasypus novemcinctus* (armadillo). En el bosque no huracanado, los animales con más

observaciones fueron el *Dasybus novemcinctus* (armadillo) y el *Pecari tajacu* (sajino), mientras que en el bosque huracanado los animales con más avistamientos fueron también el *Dasybus novemcinctus* (armadillo) y *Allouata palliata* (mono congo). En los dos sitios de estudio se observaron monos, tanto el congo como el cariblanco, lo que se debe a que son animales sociales y muy visibles; en el caso del mono congo, conviven en grupos grandes de 10-20 o más y poseen un grito muy potente que puede oírse a grandes distancias (aproximadamente 1 km). No obstante, otras especies presentes en la zona como el tepezcuintle o roedores pequeños, a diferencia de otros animales de fácil avistamiento, son de difícil detección por sus hábitos nocturnos.

La captura de roedores pequeños varió entre el bosque huracanado y el bosque control, siendo que en el primero solo se capturó un individuo de una especie, *Melanomys caliginosus* (familia Muridae), mientras que en el segundo se capturaron en total siete individuos distribuidos en tres especies (Cuadro 4). En ambos bosques se encontraron muchos cultivos de maíz, arroz, plátano y yuca cercanos a la zona de estudio, lo que pudo haber influido en la baja captura de roedores. Así mismo en el bosque huracanado, se observó en comparación con el bosque no huracanado, que la visibilidad en éste era muy reducido, en muchas ocasiones no se podía ver a más de 2 m desde los senderos, lo que pudo haber ocasionado una disminución en la observación de animales en este bosque. La visibilidad era menor probablemente a causa de la caída de muchos árboles efecto del huracán. No obstante en el bosque no huracanado a pesar de ser un bosque bastante cerrado, la visibilidad dentro del bosque era mayor que el anterior.

Cuadro 4. Animales observados durante cuatro meses de muestreo en dos bosques latifoliados de la RAAN, Nicaragua a través de avistamientos directos e indirectos con huellas, heces y madrigueras.

Especie	Nombre común	Familia	BH #ind	BNH #ind
<i>Dasyopus novemcinctus</i>	Armadillo	Dasyopodidae	8	12
<i>Pecari tajacu</i>	Sajino	Tayassuidae	5	10
<i>Tapirus bairdii</i>	Danta	Tapiridae	2	8
<i>Allouata palliata</i>	Mono congo	Cebidae	7	-
<i>Cebus capucinus</i>	Mono cariblanco	Cebidae	-	8
<i>Dasyprocta punctata</i>	Guatusa	Dasyproctidae	3	7
<i>Cuniculus paca</i>	Tepezcuintle	Agoutidae	2	6
<i>Eira barbara</i>	Tolomuco	Mustelidae	1	-
<i>Potos flavus</i>	Kinkajou	Procyonidae	-	2
* <i>Marmosa zeledoni</i>	Zorro pelón	Didelphidae	-	4
* <i>Melanomys caliginosus</i>	Rata de campo	Muridae	1	3
* <i>Heteromys desmarestianus</i>	Rata semiespinosa	Heteromyidae	-	4
* <i>Sigmodontomys alfari</i>	Rata de monte	Muridae	-	1
Número de especies			8	11
Total especies			13	

BH: Bosque huracanado, BNH: Bosque no huracanado.

*Animales capturados con las trampas Shermann.

4.3 Actividades de cacería en la zona de estudio

El 100% de los entrevistados fueron hombres con una edad promedio de 40.6 años, los cuales indicaron que en promedio viven 7.1 personas por hogar, de las cuales solo una persona por casa se dedica a la actividad de cacería. Todos los entrevistados fueron consultados para conocer el motivo de la cacería en la zona. El 100% de las personas (19) contestaron que cazan para autoconsumo, mientras que el 65% por motivo de venta dentro de la comunidad y el 5% mencionaron que cazan como deporte (Figura 16). Los 19 cazadores fueron consultados para conocer las especies de animales que son cazadas en la zona y cuáles son las presas preferidas (Figura 17 y Figura 18). En ambos sitios, los cazadores tienen una amplia variedad de animales los cuales utilizan como alimento; en la comunidad de Miguel Bikam (aledaña al bosque no huracanado), los entrevistados mencionaron a 12 especies de cacería. Por otro lado, la comunidad de Santa Clara caza muchas de las mismas especies que en

Miguel Bikam, sin embargo, también mencionaron a otros tres animales que son únicamente cazados en esta comunidad: pato de montaña, garrobo y mono Congo (Figura 18). Con respecto a los principales animales preferidos por los cazadores, ambas comunidades mencionaron al tepezcuintle como el primordial animal de cacería. No obstante, en Miguel Bikam además del tepezcuintle, el 50% de los entrevistados tienen preferencia por el armadillo y 30% por la danta. Mientras que en la comunidad de Santa Clara, el 56% de las personas prefieren cazar venado (*Odocoileus virginianus*) y el 33% armadillo y sajino.

Por otra parte, los entrevistados fueron consultados para conocer la cantidad de animales que cazan por persona. Gran parte de los cazadores entrevistados (95%) en ambas comunidades, señalaron que cazan entre 1 a 5 animales por semana. Indicaron que suelen salir a cazar solo una vez por semana, en donde si tienen suerte cazan más de un animal. Por otro lado, muy pocas personas entrevistadas (5%) respondieron que cazan entre 5 a 10 animales por semana (Figura 19).

Un aspecto importante es conocer el comportamiento que tienen los cazadores en el momento de cazar, cuando encuentran adultos con crías, de esta manera se puede inferir como se encuentran las poblaciones. El 84% de los cazadores contestaron que solo cazan los adultos, no obstante hicieron énfasis que cuando se encuentran un adulto con cría muy pequeña no cazan ninguno de los dos. Por otro lado, el 16% de las personas no tienen preferencia a la hora cazar, por lo que cazan tanto adultos como crías.

Con respecto a las épocas de cacería, gran parte de los entrevistados (68%) señalaron que cazan todo el año, mientras que en menor cantidad 21% cazan en la estación seca y 11% durante la época lluviosa (Figura 20 a). Al ser ésta la única fuente de proteína a la que tienen acceso los miskitos de estas dos comunidades, se esperaría que cazen a lo largo de todo el año, lo cual podría tener fuertes implicaciones sobre la disminución de poblaciones de mamíferos en la zona. Otro factor que puede jugar un papel importante en mantener a las poblaciones de mamíferos estables son las épocas de veda. Según las entrevistas, la época de veda no suelen ser una decisión por comunidad sino personal; por lo tanto, se observó que la mayoría de las personas en ambas comunidades no presentan épocas de veda. En la comunidad de Miguel

Bikam, el 60% de los entrevistados contestaron que no tienen épocas de veda, mientras que en la comunidad de Santa Clara, se presentó un porcentaje más elevado (89%) de los entrevistados que no realizan vedas (Figura 20 b).

En cuanto a los sitios de preferencia de cacería con respecto a la cercanía o lejanía de los bosques a las comunidades, el 84% respondió que prefiere cazar en zonas cercanas mientras que el restante 16% en sitios alejados (Figura 21). Las zonas cercanas se refieren en éste estudio a áreas de 0 a 5 km y lejanas de 5 a 10 km desde la comunidad al sitio de cacería. Así mismo, se consultó a los 19 cazadores cuáles son los sitios que prefieren ir a cazar. En el bosque huracanado, ocho personas entrevistadas mencionaron que se trasladan al bosque latifoliado en búsqueda de alimento, tres cazadores cazan en los pinares cercanos a las comunidades y únicamente dos, busca alimento en las áreas de cultivo. No obstante, muchos de los cazadores visitan varios sitios de cacería. Por otro lado, la mayoría de los entrevistados de la comunidad de Santa Clara (6), escogen cazar en los cultivos; cinco entrevistados en el bosque latifoliado y dos cazadores prefieren cazar en los pinares y bosque ripario (Figura 22).

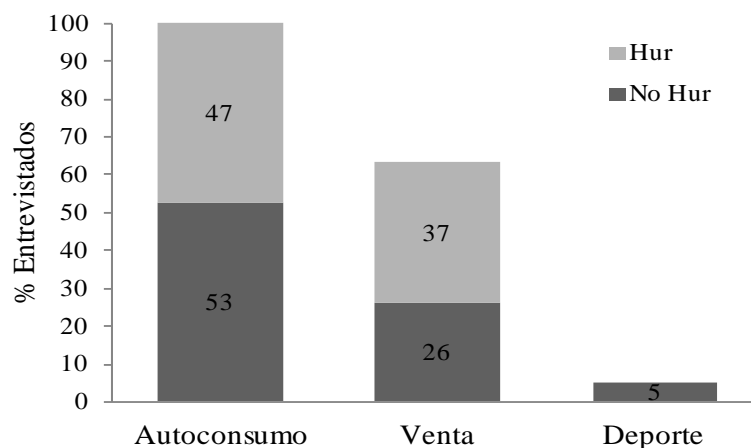


Figura 16. Principales motivos de cacería de las dos comunidades de estudio en la zona norte de la RAAN, Nicaragua.

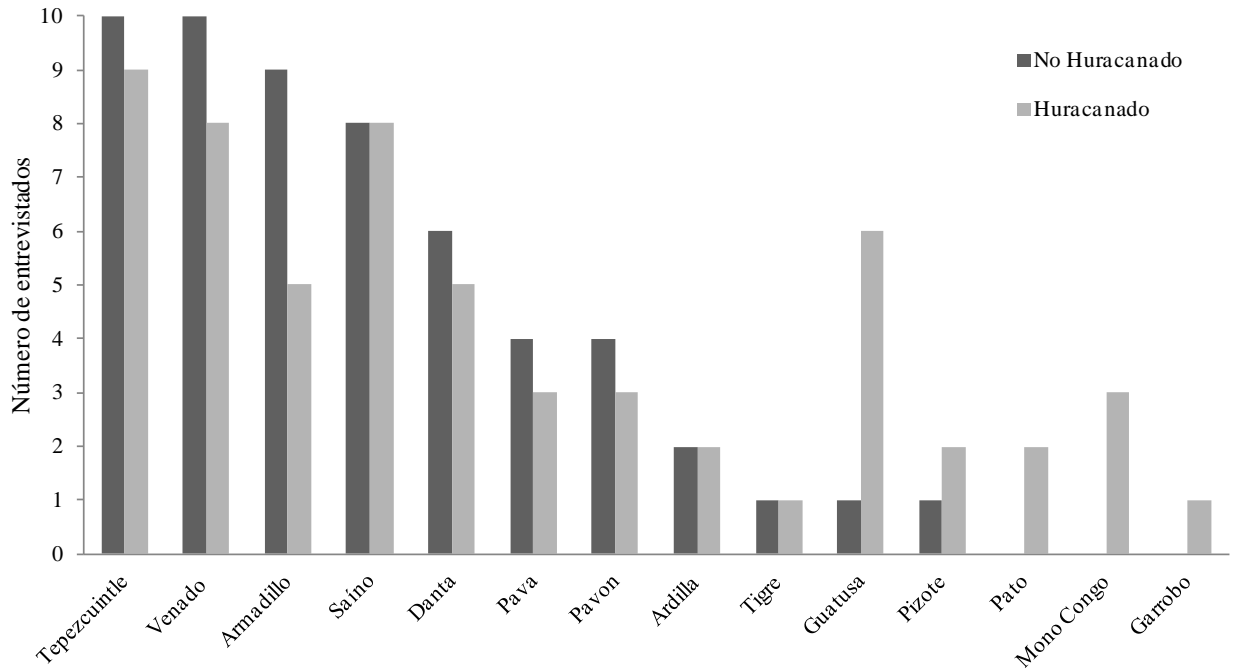


Figura 17. Variedad de animales que son cazados en las comunidades de Santa Clara (bosque huracanado) y Miguel Bikam (bosque no huracanado), en la RAAN, Nicaragua, de acuerdo a las 19 personas entrevistadas.

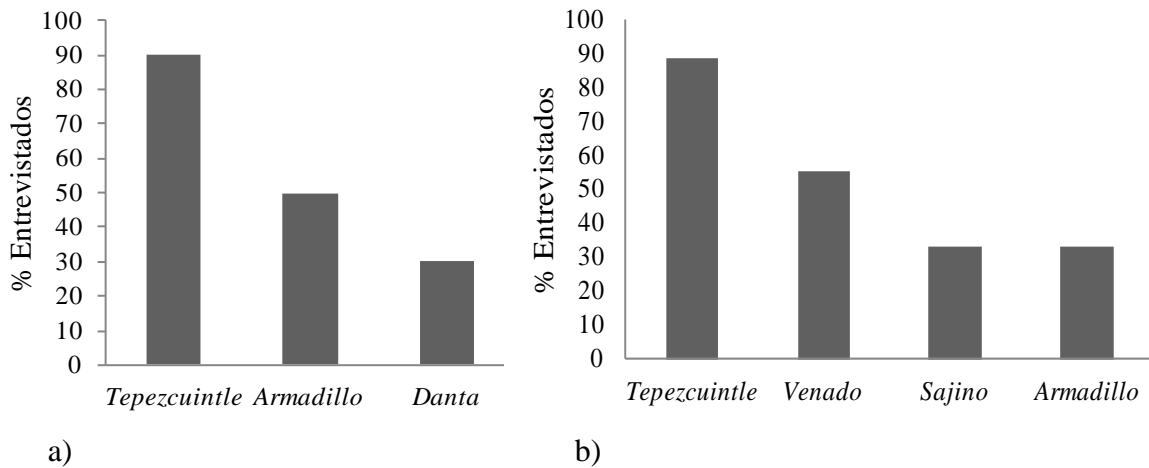


Figura 18. Animales preferidos para la caza según cada persona entrevistada en la comunidad de a) Miguel Bikam (bosque no huracanado) y b) Santa Clara (bosque huracanado) en la RAAN, Nicaragua. Tepezcuintle (*Cuniculus paca*), Armadillo (*Dasypus novemcinctus*), Danta (*Tapirus bairdii*), Venado (*Odocoileus virginianus*) y Sajino (*Pecari tajacu*).

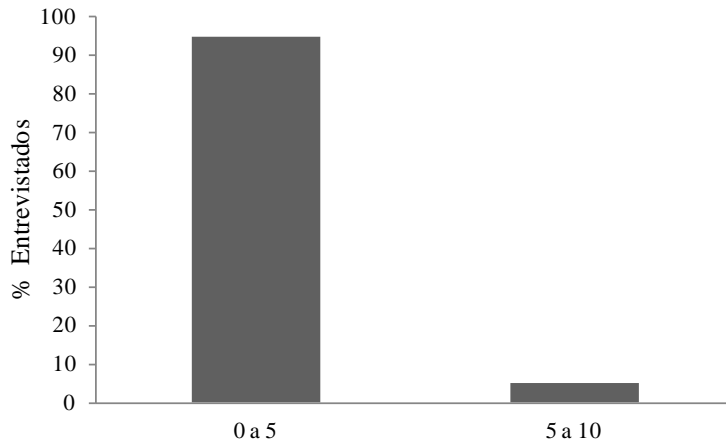


Figura 19. Porcentaje de entrevistados que indicaron el número de animales que cazan por semana en la comunidad de Santa Clara y Miguel Bikam, zona norte de la RAAN, Nicaragua.

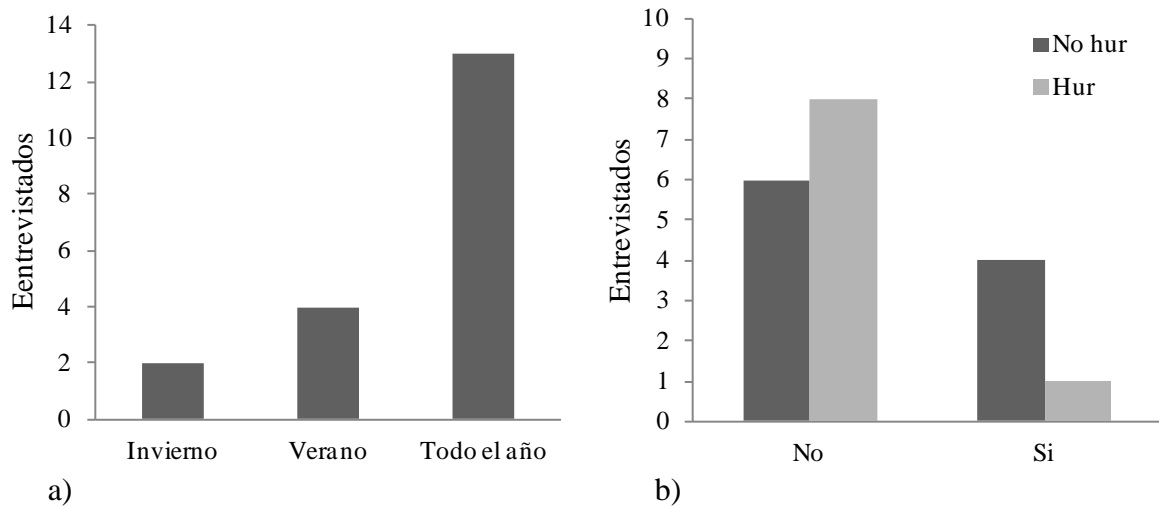


Figura 20. Número de entrevistados que indicaron la época del año en que prefieren cazar (a) y la presencia o no de vedas (b) en dos comunidades de la RAAN, Nicaragua.

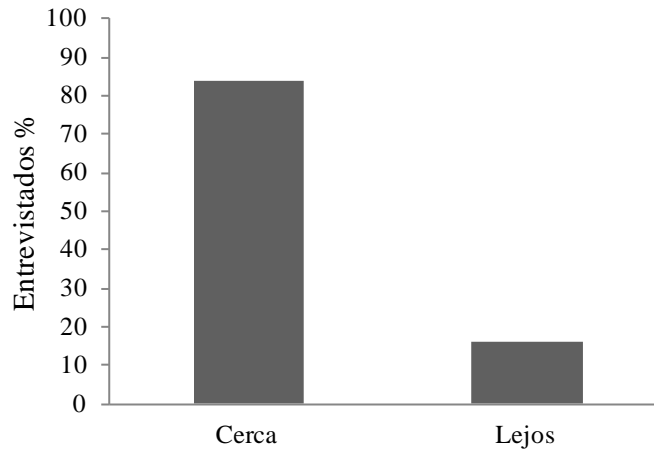


Figura 21. Porcentaje de entrevistados que señalaron los sitios donde tienen preferencia para cazar según la distancia de los sitios de cacería a la comunidad en la zona de la RAAN, Nicaragua.

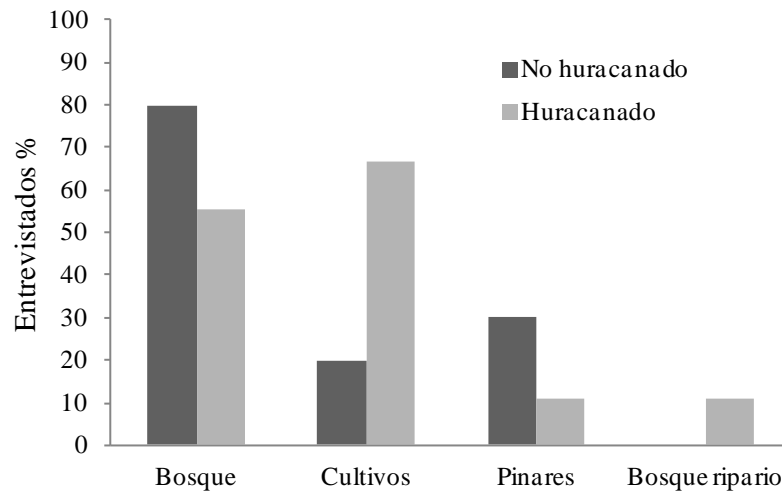


Figura 22. Porcentaje de entrevistados que señalaron los sitios donde acostumbran cazar según cada comunidad consultada, en la zona de RAAN, Nicaragua.

Con el fin de conocer los efectos que había tenido el huracán Félix sobre las poblaciones de animales en la zona, los encuestados fueron consultados acerca de cambios que habían observado en los animales tanto de abundancia como de comportamiento. Así mismo, se consultó a cada entrevistado acerca de cambios de hábitos que habían tenido los cazadores después del huracán. Con respecto a los cambios observados en la cantidad de animales

después del huracán, el 100% de los entrevistados señalaron que la cantidad de animales que se observaban en el bosque bajó drásticamente; además, 12 personas contestaron haber observado una reducción en la cantidad de animales que se encontraban en las zonas de cultivos. Relacionado a los cambios de hábitos que presentó cada persona luego del huracán, el 95% de los entrevistados recalcó haber cambiado sus costumbres de cacería, mencionaron que después de la perturbación cazaban mucho menos, ya que era más difícil de encontrar animales; solo una persona mencionó que cazaba con la misma frecuencia que antes del huracán. En cuanto a la respuesta que tuvieron los animales después del huracán, las 19 personas entrevistadas tuvieron respuestas similares, las cuales se resumen en que muchos de los animales murieron inmediatamente, luego de pocos días de haber pasado el huracán, se observaban muchos animales en las vecindades de las comunidades buscando alimento y finalmente los animales que sobrevivieron y tenían la capacidad de migrar huyeron a buscar recursos en bosques lejanos.

5 DISCUSIÓN

Los resultados de esta investigación respaldan las hipótesis propuestas, donde se esperaba que los procesos de remoción, depredación y dispersión fueran menores en el bosque afectado por el huracán Félix, debido a la disminución de mamíferos medianos y pequeños. Así mismo, se encontraron evidencias que las comunidades de mamíferos era diferentes en los sitios de estudio y finalmente, los resultados obtenidos a través de las entrevistas realizadas en las comunidades, sugieren que los mamíferos dispersores encontrados en el bosque huracanado, son resultado del efecto del huracán más que de la actividad de cacería, ocasionando que el huracán ocasione una reducción en los procesos de dispersión.

Los disturbios naturales como huracanes, incendios, deslizamientos e inundaciones pueden tener efectos directos sobre comunidades de animales, como consecuencia de la mortalidad de individuos de las especies, incluso en algunos ocasiones muchas especies pueden llegar a eliminarse del todo, no obstante, la recuperación de efectos directos suele ser relativamente rápida. Por otro lado, estos disturbios también pueden ocasionar efectos indirectos y tener consecuencias a largo plazo, en donde los cambios se dan principalmente en la vegetación, generalmente los recursos alimenticios son reducidos o eliminados completamente como consecuencia de la muerte de árboles (Klinger 2006, Beck *et al.* 2004, Briani *et al.* 2004, Klinger 2007). Existen muchas investigaciones sobre la recuperación de aves (Weaver 1986, Waide 1991a, Will 1991, Wiley *et al.* 1993, Wunderle 1995, Wunderle 1999, Powlesland 2004, Tossas 2006), reptiles (Woolbright 1991, Reagan 1991, Schoener *et al.* 2003), e invertebrados (Covich *et al.* 1991, Lugo *et al.* 2000) después de huracanes, pero la información sobre mamíferos es escasa (Waide 1991ab, Klinger 2006, 2007).

Los resultados de esta investigación indican que cuatro años después del Huracán Félix, los bosques en la RAAN de Nicaragua parecen demostrar que no han podido recuperar los procesos de dispersión presentes en bosques cercanos no perturbados.

5.1 Remoción, depredación y dispersión de semillas

La dispersión de semillas es el resultado del almacenamiento de semillas excedentes y no consumidas por roedores con comportamiento *scatter-hoarding*¹. Aún cuando los recursos alimenticios son escasos, los roedores almacenan semillas para su consumo futuro (Forget y Milleron 1991, Vanderwall *et al.* 2001). Una vez almacenadas bajo tierra, algunas de éstas semillas son “olvidadas” o no consumidas, y se les presenta la posibilidad de germinar. En este estudio, se reporta una dispersión mayor en bosques no huracanados en comparación con bosques huracanados.

Por otro lado, la remoción de semillas es un indicación directa de la presencia y actividad de poblaciones de mamíferos pequeños y medianos (Forget y Milleron 1991, Asquith *et al.* 1997, Holl y Lulow 1997, Gorchov *et al.* 2004, Martinez-Sanchez 2004, Xiao *et al.* 2003, Klinger 2010). Este estudio encontró una mayor remoción de semillas de *Calophyllum brasiliense* en el bosque no afectado por el huracán Félix. Ésta mayor remoción puede atribuirse a una mayor presencia y actividad de poblaciones de dispersores encontrados (Sánchez-Rojas *et al.* 2004, Galindo-González *et al.* 2009; Klinger y Rejmánek 2009). Por lo tanto, los resultados de este estudio indican que las semillas de *C. brasiliense* son depredadas principalmente por roedores pequeños, al igual que otras semillas: *Hymenaea courbaril* (Gorchov *et al.* 2004), *Dipteryx panamensis* en (De Steven y Putz 1984, Asquith *et al.* 1997), *Vouacapoua americana* (Forget 1990) y *Virola nobilis* (Forget y Millerón 1991).

Investigaciones que evalúan los procesos de dispersión y depredación de semillas de especies tropicales, son realizados con el fin de entender estos mecanismos en fragmentos de bosques, bosques continuos y bosques manejados (Guariguata *et al.* 2000, 2002; Cole 2009 y Donatti *et al.* 2009), además, estudian el efecto de la defaunación sobre estos procesos. Al haber pocos estudios referentes al efecto de huracanes sobre poblaciones de mamíferos pequeños y medianos (Powlesland 2004, Klinger 2006; 2007; 2010), se podría comparar los resultados de esta investigación con estudios que miden el efecto de la defaunación, tomando aquellos sitios defaunados (generalmente bosques fragmentados) como bosques huracanados, donde la

¹ Scatter-hoarding: en inglés, es el comportamiento de enterrar semillas en el suelo del bosque o debajo de hojarasca.

disminución o eliminación de mamíferos podría ser similar a los parches de bosque. Por lo tanto, en estudios de fragmentación, se observó que la depredación y dispersión de semillas fue mayor en bosques continuos (Guariguata *et al.* 2000, Gorchov *et al.* 2004, Moran *et al.* 2009) donde hay mayor presencia de mamíferos dispersores y depredadores de semillas, similar a lo ocurrido en el bosque no huracanado en la RAAN de Nicaragua. Por otro lado, Martínez-Sánchez (2004), Wong *et al.* (1998) y Guariguata *et al.* (2002), observaron una remoción de semillas similar en bosques fragmentados que en continuos. Una explicación a esto es que los bosques continuos, también pueden ser vistos como parches grandes de bosque por lo que comparten fauna similar a los fragmentos pequeños, así mismo, los fragmentos pequeños podrían estar relativamente cerca a los bosques continuos, por lo que la fauna podría ser muy parecida o hasta compartida. Sin embargo, los resultados de este estudio indican una abundancia faunística distinta al bosque no huracanado y demuestran valores de remoción de semillas diferentes en cada sitio.

Pese a lo anterior, los porcentajes de remoción encontrados en este estudio son relativamente bajos cuando se comparan con otras investigaciones. Los valores de remoción encontrados en el bosque huracanado fueron de ~30% y ~50% en el no huracanado, en otros estudio, se han reportado valores de 87% bosque continuo y 83% en fragmentos de bosque en el sureste de México (Martínez-Sánchez 2004) y de ~ 90% en los bosques de Costa Rica (Guariguata *et al.* 2002). Sin embargo al no haber estudios relacionados con huracanes y roedores, es difícil determinar si la remoción fue baja o no y cómo afectaría esto en la dispersión, regeneración y establecimiento de árboles.

Martínez-Sánchez (2004) menciona que la tasa de remoción de semillas es un buen indicador de la depredación de semillas ya que la velocidad con que es removido el alimento podría indicar una diferencia en la actividad o en la abundancia de la fauna entre sitios. En general, en el presente estudio la remoción se incrementó con el tiempo pero éste aumento difirió entre bosques. La respuesta inicial de los dispersores a la disponibilidad de semilla fue más “lenta” en bosques huracanados. En estos bosques, la remoción fue baja y constante para ambas mediciones. Por el contrario, en el bosque no huracanado hubo una remoción súbita y alta de semillas en los primeros 30 días que luego disminuyó. La primera revisión de semillas concordó con la estación seca, periodo en el cual parece existir una disminución drástica en la

producción de frutos y semillas en el bosque (Guariguata *et al.* 2002). Una disminución en la producción de semillas debido a la estación seca puede tener impactos distintos en el bosque huracanado y no huracanado. Puede argumentarse que en el bosque huracanado, los pocos árboles remanentes, fructifiquen o no, son incapaces de proveer suficiente recurso para mantener las poblaciones de mamíferos. En este bosque, un recurso alimenticio ya insuficiente (i.e. pocos árboles productores) e intensificado por una estación seca sometería a más presión cualquier recurso alimenticio disponible. Por ejemplo, en un estudio realizado en Belize, Barone (1998), observó que la producción de frutos cesó por más de dos años después del huracán, probablemente porque la mayoría de los árboles que estaban todavía en pie, invirtieron la mayor parte de su energía en producción de hojas. Sin embargo, la respuesta lenta en la remoción de semillas parece indicar que las poblaciones de dispersores se encuentran aún en niveles críticos incluso por debajo de la capacidad de producción de frutos que tienen los pocos árboles remanentes. La baja abundancia de roedores presentes se alimentan de los pocos recursos que existen, pero las poblaciones permanecen todavía muy diezmadas.

Por el contrario, en bosques no huracanados, la respuesta a una disponibilidad de semillas fue súbita, probablemente porque existió poblaciones de mamíferos en el sitio y bajo presión por la falta de frutos dada la época seca, dando como resultado una remoción alta. Ésta hipótesis parece consolidarse cuando los porcentajes de remoción disminuyeron en la segunda medición, en el inicio de la época lluviosa, la cual coincide con una mayor producción de semillas y frutos. Esto coincide con el estudio de Guariguata *et al.* (2002) realizado en Costa Rica, donde observó que al haber escasez de recursos, la depredación o remoción fue mayor.

Los mismos mecanismos que causan una mayor remoción en bosques no huracanados parecen fomentar una depredación mayor en éstos. Ya que generalmente, una mayor remoción casi siempre implicará una depredación (Asquith *et al.* 1997, Guariguata *et al.* 2002).

La evidencia parece indicar que aquellas semillas removidas y luego depredadas fueron consecuencia de poblaciones de roedores pequeños. Según la literatura (De Mattia *et al.* 2004, Brewer y Rejmánek 1999, Brewer 2001, Cole 2009) los roedores pequeños a diferencia de los medianos, depredan más las semillas (Mendoza y Dirzo 2007). En un estudio realizado en el

sur de Costa Rica (De Mattia *et al.* 2004), observaron que conforme disminuía las comunidades de mamíferos medianos y la abundancia de roedores pequeños aumentaba, la depredación de semillas de árboles también aumentaba. Este fenómeno podría explicar el mayor porcentaje de depredación de semillas de *C. brasiliense* en el bosque no huracanado, ya que a diferencia del bosque huracanado, la abundancia de roedores pequeños fue mayor.

Una de las especies de roedores que podría considerarse como depredador de semillas es *Heteromys desmarestianus* (ratón semiespinoso), la cual ha sido encontrada en muchos estudios como principal depredador de semillas de especies como *Dypterix panamensis* y de *Astrocaryum mexicanum* (Guariguata *et al.* 2002, Brewer 2001), no obstante, en muchas ocasiones también entierra las semillas (Klinger 2010). Existen además otras especies de pequeños y medianos roedores que principalmente juegan el papel de depredadores de semillas, como *Melanomys* y *Zygodontomys* (De Mattia *et al.* 2004), especies encontradas en el bosque no huracanado. Por otro lado, las ardillas también juegan un papel importante en la remoción y depredación de semillas. Un estudio realizado en el sur de Brasil (Fischer y Dos Dantos 2001), encontró una alta depredación de semillas de *C. brasiliense* por parte de ardillas (*Sciurus aestuans*), similar a lo observado en los bosques de la RAAN, donde se encontraron hilos entre las ramas de los árboles a alturas entre 0.4 a 4.30 m, lo que indica la presencia de estos mamíferos.

Por otro lado, las distancias a las cuales fueron removidas las semillas depredadas fueron en general muy cortas (< 3 m) coincidiendo con lo encontrado por Gorchov *et al.* (2004), con semillas de *Hymenaea courbaril*. Más aún, las investigaciones de Forget y Millerón (1991) y de Guariguata *et al.* (2002), muestran que sólo mamíferos de mayor tamaño (p.e. *Dasyprocta punctata*) son capaces y más probables de remover semillas a mayores distancias. Otro tipo de evidencia que parece indicar que son roedores pequeños los encargados de remover y depredar las semillas encontradas en este estudio, es que la mayoría de éstas semillas se encontraron debajo de troncos, debajo de hojarasca profunda, entre ramas caídas de árboles, o en cavidades de árboles donde sólo roedores pequeños podrían permanecer. Finalmente, el tamaño de las semillas de *C. brasiliense* (1.7-2.2 cm de largo) permiten ser depredadas por roedores pequeños, a diferencia de semillas grandes como *Carapa guianensis* las cuales son casi

exclusivamente depredadas por mamíferos medianos (guatusas y tepezcuintles) (Guariguata *et al.* 2002).

La distancia de dispersión a partir de un grupo de semillas o de un árbol semillero es según algunos estudios proporcional a la probabilidad de sobrevivencia mediante la germinación y el establecimiento de plántulas (Janzen 1970 y Connell 1971). La dispersión (entierro) por sí sola puede no fomentar la regeneración si las semillas se ubican en condiciones no óptimas (Vanderwall *et al.* 2001). La distancia de dispersión es también vital para las posibilidades de sobrevivencia. Los datos muestran que las distancias de dispersión son mayores en el bosque no huracanado en comparación con el bosque huracanado. Específicamente, las distancias medias de dispersión fueron más del triple que en el bosque huracanado (0.87 versus 3.14 m).

La diferencia de dispersión de semillas que se presentó en ambos bosques puede deberse a la diferencia en abundancia de animales dispersores. Es difícil determinar con exactitud cuáles son los principales animales dispersores de *C. brasiliense*, no obstante, con la información obtenida de distancias de dispersión e información de otros estudios con semillas de tamaño similar podría sugerirse que las guatusas (Agoutidae) realizan la mayor dispersión. Según Asquith *et al.* (1991), los roedores Dasipróctidos (guatusas y tepezcuintles) corresponden a los principales dispersores de semillas grandes, ya que suelen enterrarlas en el suelo, generalmente en micrositios favorables para el reclutamiento, a diferencia de roedores pequeños, que suelen enterrar las semillas en sitios menos favorables para la germinación, debajo de hojarasca o del árbol madre (Forget *et al.* 2001, Jansen *et al.* 2004). En el bosque Amazónico Peruano, se estudiaron las distancias de dispersión de *Hymenaea courbaril*, semilla de tamaño similar a *C. brasiliense*, en donde se reportaron distancias medias de dispersión similares a aquellas encontradas en este estudio (Gorchov *et al.* 2004). En Venezuela, Asquith *et al.* (1999) reportó distancias cortas de dispersión realizadas por agouties de *H. courbaril*, así como en Costa Rica (Hallwachs 1986). Distancias cortas de dispersión también fueron encontradas en la Isla de Barro Colorado para *Gustavia superba* (Lecythidaceae) por *Dasyprocta punctata* (Forget 1990) y en la Guyana Francesa para *Vouacapoua americana* (Fabaceae) realizados por *Dasyprocta leporina* y *Myoprocta exilis* (Forget 1990). No obstante, Asquith *et al.* (1991), también encontró semillas removidas y enterradas por agoutis a cientos de metros. Por lo que podría concluirse que los agoutis

dispersan semillas generalmente a cortas distancias, sin embargo, dependiendo de las condiciones del sitio y de las variaciones espaciales y temporales de los recursos alimenticios disponibles, podrían dispersar semillas a largas distancias, aumentando el éxito de regeneración de las plantas.

A pesar que se han observado una amplia gama de distancias de dispersión de semillas, ¿Cómo sabemos cuál es la distancia mínima necesaria para tener una dispersión efectiva y una alta probabilidad de germinación? En un estudio realizado en Panamá, De Steven y Putz (1984), observaron que las semillas de *Dipteryx panamensis* fueron dispersadas a 10, 20, 50 y 100 metros de distancia desde el árbol semillero y observaron que la probabilidad de germinación no varió significativamente entre distancias, ya que todas las semillas fueron redescubiertas y depredadas. Por lo tanto, podríamos concluir que aunque según algunos estudios la distancia a la cual una semilla es alejada del árbol madre ayuda a aumentar la probabilidad de germinación (Teoría Janzen y Connell), éste no es el único factor que hay que considerar para tener una dispersión efectiva. Se conoce que *C. brasiliense* es una especie generalista, ya que se encuentra en varios ecosistemas neotropicales, desde humedales, en bosques ribereños (Oliveira-Filho y Ratter 1995), pantanos y en zonas sin inundaciones y con inundaciones temporales (Fischer y Dos Santos 2001). Por lo tanto, es difícil saber si las distancias de dispersión en este estudio (en promedio 3 m) pueden considerarse dispersión efectiva; es necesario conocer también las condiciones de micrositio donde están germinando las semillas y si estas son favorables o no para la especie.

A diferencia de lo ocurrido por las semillas removidas y luego depredadas, en este estudio la depredación por sí sola, se consideró como aquellas semillas que fueron depredadas en la estación. Este proceso fue mayor en el bosque no huracanado, lo que concuerda con los resultados anteriores y demuestra que al haber una mayor abundancia de mamíferos medianos y pequeños, la depredación va ser mayor. No obstante, las semillas que fueron depredadas probablemente también hayan sido consumidas por otras especies de mamíferos como el *Tapirus bairdii*. (danta) y *Pecari tajacu* (sajinos) ya que estos animales no presentan el comportamiento de mover las semillas de un sitio a otro, sino consumirlas en el lugar donde las encuentran. Esta alta depredación de semillas en el bosque no huracanado, concuerda con

los resultados encontrados en los muestreos y observaciones de animales, donde la abundancia de mamíferos medianos y grandes es mayor que en el bosque huracanado.

Finalmente, con el fin de conocer a fondo los patrones de regeneración de bosques tropicales afectados por huracanes, se necesitan más investigaciones de crecimiento, reproducción y procesos de dispersión de muchas especies (Clark y Clark 1992). *Calophyllum brasiliense* es conocida como una especie común de dosel, de gran importancia para las comunidades afectadas por el huracán Félix, no obstante, se conoce poco de su respuesta ante huracanes. La Figura 23 muestra el modelo en el que se encuentra la especie en bosques huracanados y no huracanados de la RAAN, Nicaragua.

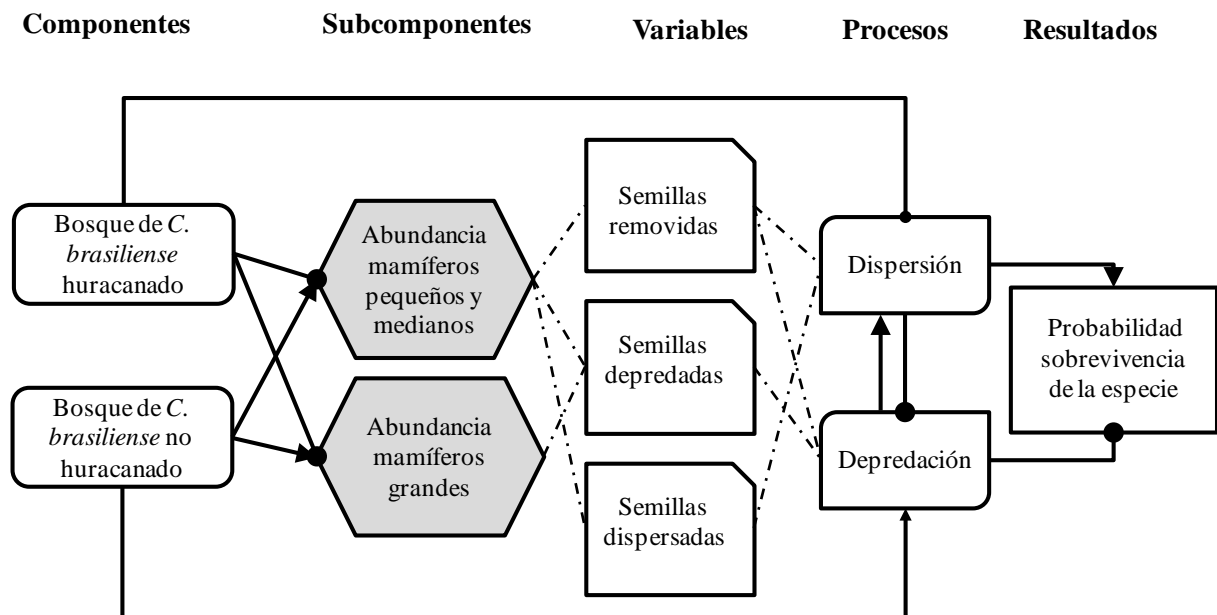


Figura 23. Modelo de dispersión de *C. brasiliense* para bosques huracanados y no huracanados en la RAAN de Nicaragua. Los componentes y subcomponentes corresponden a los elementos que constituyen el sistema; las variables son aquellas que fueron medidas en campo y ayudan a entender los procesos presentes en el bosque, los cuales dependiendo de su magnitud modifican los resultados de sobrevivencia de la especie. Las líneas que terminan en círculo indican disminuciones, las flechas aumentos y las intermitentes interacciones. Fuente: modificado de Schupp et al. (2010).

5.2 Avistamiento y capturas de mamíferos medianos y pequeños

Los resultados de captura de roedores pequeños muestran una disminución drástica en la abundancia, riqueza y un cambio en su composición en el bosque huracanado con respecto al bosque no huracanado. De forma similar, los avistamientos directos o indirectos de la presencia de mamíferos medianos en el campo indican que sus poblaciones también son muy reducidas en comparación con bosques no huracanados. En cuanto a roedores pequeños, sólo se encontró un individuo de *Melanomys caliginosus* en 600 trampas/noche en el bosque huracanado. También, según observaciones indirectas, las poblaciones de mamíferos medianos de siete especies fueron menores en el bosque huracanado. En general los resultados muestran una disminución severa de las poblaciones de mamíferos pequeños y medianos después del huracán Félix, un cambio en la composición de las poblaciones y una recuperación *lenta* cuatro años después del huracán.

Para evaluar estos resultados es útil observar otros estudios sobre la respuesta de poblaciones de mamíferos ante perturbaciones de gran escala. Por ejemplo, algunas investigaciones evaluaron los efectos de la fragmentación sobre la riqueza y abundancia de mamíferos pequeños y medianos (Guariguata *et al.* 2000, 2002), otros buscaron comprender la historia natural de las especies o la dinámica de sus poblaciones (González-M y Alberico 1993, Mares y Ernest 1995) y pocos estudian los efectos de perturbaciones naturales sobre cambios en la composición y estructura de las poblaciones (Klinger 2006), especialmente sobre aves, reptiles e invertebrados (Schoener *et al.* 2004, Powlesland *et al.* 2004, Waide 1991).

Por ejemplo, un estudio sobre la respuesta de poblaciones de roedores a perturbaciones de huracanes e inundaciones en Belice demostró una alta mortalidad de individuos inmediatamente después de la perturbación (Klinger 2006). En dicho estudio se evidenció que la dominancia de *Heteromys desmarestianus* (87% de los individuos pre-huracán Iris, 2001) se precipitó súbitamente luego del evento. Sin embargo, se notó un “rebote” de la población tres años después del huracán Iris cuando su abundancia se triplicó. Por otro lado, los efectos de fragmentación de los bosques tropicales ocasionan procesos de defaunación; similar a lo que ocurre después de huracanes. En un estudio de fragmentación en Costa Rica, se capturaron 6.3 individuos por cada 100 trampas/noche (Navarrete 1998), con tres especies en tres familias

(Heteromyidae, Dasyproctidae y Echimididae) en seis meses de muestreo. Los resultados de ambos estudios difieren de lo observado en el bosque huracanado de la RAAN, donde se capturó únicamente un individuo de una especie (*Melanomys caliginosus*), después de cuatro años de haber afectado el huracán.

No obstante, ninguno de los estudios de fragmentación o del efecto de perturbaciones (huracanes e inundaciones) han provisto evidencia de un impacto tan masivo sobre las poblaciones de roedores pequeños como el observado en el bosque huracanado en Nicaragua. Aunque no se tenían datos pre-huracán Félix sobre las poblaciones de roedores en el sitio, parece ser que luego de cuatro años del evento no se han observado “rebotes” o re-poblaciones súbitas de especies de roedores adaptados a perturbaciones severas. El efecto de Félix, dado por la diferencia en las poblaciones con el bosque no huracanado, parece haber impactado las poblaciones de roedores, y muy posiblemente, también para las poblaciones de mamíferos medianos. No obstante, los resultados encontrados también pudieron haber sido a causa del poco tiempo de muestreo realizado o que la época de muestreo coincidió con algún evento demográfico (migración o reproducción).

Sin embargo, a pesar que los resultados de los avistamientos y capturas de mamíferos indican que las poblaciones de mamíferos pequeños y medianos se encuentran muy diezmadas, los datos de la remoción de semillas muestran que si existe fauna en la zona, pero en menor cantidad que el bosque sin perturbación (49% de semillas removidas en el bosque no huracanado versus 27% en el bosques huracanado). Esta fauna por lo tanto, es dependiente de las especies de árboles que consiguieron recuperarse (principalmente el proceso de polinización) después del huracán y producir suficiente alimento para mantener las poblaciones de mamíferos medianos y pequeños.

De esta manera, la estructura forestal post-huracán determina en gran medida los recursos alimenticios de los cuales dispondrán las poblaciones de mamíferos y roedores. Klinger (2006) observó que después de tres meses de haber pasado el huracán (en el 2001) únicamente el árbol *Spondias mombin* (Anacardiaceae) produjo frutos (*i.e.* los cuales fueron periodos de fructificación masivos, especialmente un pico en el año 2002). Después del pico de producción del 2002, la producción de frutos de *S. mombin* cesó precipitadamente. Sólo hasta

el 2004, otros árboles y las especies de lianas comenzaron a producir frutos. En la RAAN, a pesar de haber pasado casi 4 años de haber afectado el huracán Félix en los bosques, se encontraron pocas especies fructificando, entre estas: *Hymenaea courbaril*, *Viola koschnyi*, *Symphonia globulifera*, *Carapa guianensis* y *Brosimum alicastrum* (*i.e.* éstas especies juntas corresponden al 24% de todos los árboles en pie después del huracán [21 árboles/ha], datos de Sánchez-Correa en preparación), pero esto puede ser un efecto de la época en la cual se llevó el monitoreo, otras especies pueden fructificar en otra época del año. Por ejemplo, otras especies comunes en categoría de fustal son: *Zuelania guidonia*, *Hirtella trianda*, y *Terminalia amazonia* (40% de todos los individuos en pie [37 árboles/ha], datos de Sánchez-Correa en preparación). Con excepción de *T. amazonia* (*i.e.* anemócora), éstas especies también son atractivas para roedores pequeños y mamíferos medianos. Adicionalmente, existe evidencia indirecta que permite suponer presencia y actividad de dispersión por parte de roedores pequeños. Las especies más abundantes en la regeneración fueron *Vochysia guatemalensis*, *V. ferruginea*, *Calophyllum brasiliense* y *Symphonia globulifera*. Las primeras dos son anemócoras mientras que las últimas dos poseen semillas aptas para la dispersión por roedores y mamíferos medianos, por lo que su presencia puede confirmar actividad de dispersión en el bosque huracanado.

5.3 Presencia de actividades de cacería en la zona de estudio

La información obtenida durante las entrevistas permite observar que las zonas de bosque donde se realizó la investigación no son áreas visitadas por los cazadores de la comunidad, ya que en ambos sitios (*i.e.* bosque huracanado y no huracanado): i) las parcelas quedaban entre seis a siete kilómetros de las comunidades (fuera del rango de 3-4 kilómetros preferido por los cazadores), ii) las parcelas están ubicadas lejos de áreas agrícolas (no preferible por algunos cazadores ya que usualmente colectan cultivos agrícolas en el mismo viaje) y iii) durante las entrevistas hubo consenso explícita de los cazadores de evitar la caza en los sitios donde se ubicaron las parcelas de estudio. Dado que en general estas zonas no son utilizadas para la caza de mamíferos medianos y roedores pequeños, puede argumentarse que los efectos en los cambios de sus poblaciones entre el bosque huracanado y no huracanado puedan deberse principalmente al efecto del huracán.

En zonas de bosque más cercanas a las comunidades existe cacería tanto intensiva como extensiva (especialmente en los pinares adyacentes a los bosques latifoliados). Los principales animales afectados son los vertebrados de mayor tamaño (depredadores de semillas), ya que presentan una serie de características que los vuelven más vulnerables; se encuentran en densidades menos abundantes, tienen ciclos de vida más largos y son los preferidos por la cacería, ejemplo de esto son los sajinos y agoutis, los cuales suelen reducir en abundancia en zonas de cacería (Corlett 2007, Peres y Palacios 2007). Por el contrario, los mamíferos más pequeños (roedores) son menos perseguidos por lo que se vuelven menos vulnerables a la cacería ya que se encuentran en altas densidades y presentan ciclos de vida cortos y rápidos (Peres 2001, Cardillo *et al.* 2005). Los resultados de las entrevistas permitieron encontrar estas mismas tendencias en ambas comunidades bajo estudio, donde se observó que los principales animales afectados por la cacería fueron mamíferos grandes y medianos: venados, dantas, sajinos, guatusas, tepezcuintles y en algunas ocasiones felinos grandes; dejando por fuera a mamíferos pequeños.

La cacería sobre mamíferos grandes y medianos por lo tanto, tendrá fuertes consecuencias en la dinámica de los ecosistemas tropicales (Redford 1992, Wright 2003), ya que éstos realizan la dispersión efectiva de semillas de gran tamaño, servicios ecosistémicos únicos dentro de los bosques (Núñez-Iturri1 y Howe 2007, Beckman y Muller-Landau 2007). Por lo tanto, la disminución de estos mamíferos resultará en la reducción de la disponibilidad y calidad de los servicios ecosistémicos de dispersión y depredación de semillas grandes (Peres y Palacion 2007, Beckman y Muller-Landau 2007), teniendo como consecuencia la disminución de éstas especies (Asquith *et al.* 1997; Guariguata *et al.* 2000, 2002; Wright y Duber 2001). Por ende, pueden ocasionar variaciones en los patrones de dispersión y depredación de semillas y en el reclutamiento de plántulas (especialmente en aquellas especies de semillas grandes que dependen de vertebrados de mayor tamaño), al ocurrir esto, se genera una disminución en la diversidad de especies de árboles y por lo tanto, cambios en la composición de especies, los cuales afectan la estructura de los bosques (Núñez-Iturri1 y Howe 2007, Dirzo *et al.* 2007).

5.4 Implicaciones para el manejo forestal de *Calophyllum brasiliense* y otras especies dispersadas por roedores, presentes en bosques huracanados

Los procesos fenológicos de floración y fructificación determinan cuándo y cuántas semillas se producen. Dado que *C. brasiliense* florece y fructifica en épocas específicas del año, esto tiene implicaciones sobre las poblaciones de mamíferos dispersores (Wright 2003). Por ejemplo, las poblaciones de *C. brasiliense* en América Central, fructifican en dos épocas; a finales de la época seca (mayo, junio y julio) y a finales de la época lluviosa (octubre a enero) (Cordero *et al.* 2003). Fructificar a finales de la época seca, coincide en algunos lugares con un periodo de escasez de recursos alimenticios para los mamíferos (Cordero *et al.* 2003). Fructificar durante la época de menor precipitación implica un gasto energético mayor pero disminuye la competencia por dispersión con otras especies de árboles (Janzen 1967). Se sabe que existen variaciones en los patrones fenológicos entre poblaciones de *C. brasiliense* a latitudes y sitios distintos. Las poblaciones en México presentan una floración de junio a julio y una fructificación de octubre a diciembre (Butterfield 1995), en Costa Rica, las poblaciones florecen en enero, abril y de agosto a diciembre y fructifican entre febrero y abril y de octubre a diciembre (Jiménez-Madrigal 2011). Según Fischer y Dos Santos (2001), las poblaciones de *C. brasiliense* en el Atlántico de Brasil producen flores en noviembre y luego de diciembre a febrero y frutos de julio a setiembre y de enero a marzo; en este mismo estudio se encontró que los bosques inundados y no inundados del sureste de Brasil, producían una cantidad variable de frutos en épocas diferentes. A pesar que en el Atlántico Nicaragüense no existen estudios fenológicos publicados de *C. brasiliense* ni antes ni después de huracanes, su floración y fructificación debe ser similar al resto de la zona Atlántica de Centroamérica.

En Borneo, el género *Calophyllum* regenera abundante y episódicamente después de periodos de fructificación masiva (Cannon *et al.* 2007). Entre estos periodos de fructificación masiva supra-anales, la especie fructifica en mucho menor cantidad y anualmente (Cannon *et al.* 2007). Estudios fenológicos han reportado que los individuos de *C. brasiliense* tienden a sincronizar sus fructificaciones y aumentar la cantidad de semillas producidas considerablemente. No solo los individuos de *C. brasiliense* pueden fructificar al unísono cada

año pero también se ha reportado que ocurren fructificaciones masivas cada 41 meses (3.4 años) (Newstrom y Frankie 1994, Cannon *et al.* 2007).

La ecología de *C. brasiliense* y la recurrencia de huracanes y/o inundaciones en la RAAN permiten comprender el comportamiento de la especie en cuanto a su regeneración natural. A parte de la ocurrencia de huracanes clase 4 cada 101 años, otros huracanes de menor grado afectan los bosques de la RAAN aún más frecuentemente. Estos eventos en su conjunto forman un régimen de perturbación de viento que moldea los bosques en el tiempo. La regeneración de *C. brasiliense* parece aprovechar estos eventos para regenerar en grandes números y alcanzar el dosel (Fischer y Dos Santos 2001). Esta capacidad es provista por su tolerancia a la sombra en forma de regeneración y sus rápidos crecimientos al haber disponibilidad de luz (Piotto y Montagnini 2003). *C. brasiliense* fructifica masivamente en periodos supra-anales (Cannon *et al.* 2007) y esto le permite escapar de la depredación de sus semillas por mamíferos grandes. Es muy probable que el éxito de *C. brasiliense* en bosques huracanados e inundados se base en la capacidad de saciar a los depredadores de semillas y, al mismo tiempo, aprovechar las perturbaciones de gran escala para regenerar en grupo vigorosamente.

Para el manejo forestal sostenible, parece sensato inducir la regeneración natural de *C. brasiliense* mediante simular el tipo de perturbaciones que ocurren naturalmente. Ya que la predictibilidad de los huracanes es baja, y más aún de los eventos más extremos (usualmente modifican con mayor severidad los bosques), las intervenciones silviculturales se ejecutan para manejar el bosque en escalas de tiempo adecuadas para la regeneración de las especies. Incluir eventos naturales en el manejo es necesario en zonas de alto impacto, pero puede realizarse manteniendo una diversidad alta de estructuras forestales a la escala de paisaje que le de resiliencia a los bosques como un todo.

En el caso de huracanes e inundaciones, ambas perturbaciones afectan dos estratos distintos del bosque: las inundaciones afectan el sotobosque mientras que los huracanes afectan el dosel. Una combinación de ambas podría aumentar la concentración de *C. brasiliense* en el sotobosque y promover su establecimiento hacia el dosel. En este caso es prudente aprovechar los eventos supra-anales de fructificación para asegurarse una regeneración efectiva. En

términos prácticos se pueden recomendar los sistemas de *dosel protector* (“shelterwood” en inglés; Finegan y Sabogal 1998). Estos sistemas están diseñados para promover la regeneración de especies que permanecen en el sotobosque esperando una perturbación de dosel (Smith *et al.* 1997). Básicamente el sistema se compone de tres cortas: i) la corta de regeneración: cuando se busca fomentar la fructificación de árboles y establecer su semilla en el sotobosques; si ya existe la regeneración en el sitio esta corta puede obviarse, ii) la corta de liberación: se eliminan la mayoría de los árboles de dosel que impiden el crecimiento de la regeneración de *C. brasiliense*. Esto resultará en una exposición alta de luz que fomentará el crecimiento de *C. brasiliense* así como de otras especies de árboles y arbustos; sin embargo al tener un sistema radical ya desarrollado y al ser más competitivas se espera que *C. brasiliense* domine un rodal también rico en muchas otras especies, iii) la corta final de todos los individuos de dosel restantes se realiza cuando la regeneración de *C. brasiliense* está establecida y tiene potencial de alcanzar el dosel. El resultado de este sistema es un bosque con árboles de edades homogéneas, muy similar a los bosques que emergen después de perturbaciones a gran escala como los huracanes.

En el caso de que no exista regeneración de *C. brasiliense* presente puede fomentarse si fuese necesario, aunque parece más prudente que el manejo coincida con los eventos de fructificación masivos. En el caso de que quiera cambiarse la composición del estrato del sotobosque (simular una inundación) pueden eliminarse la regeneración de otras especies presentes. Estas prácticas son usualmente costosas y muchas veces no muy efectivas por lo que se recomienda aprovechar los eventos naturales para la repoblación de *C. brasiliense* en el bosque.

A nivel de paisaje, el sistema de dosel protector se aplica en un mosaico de edades e intensidades para cultivar distintas especies comerciales. Dada la importancia de los polinizadores y dispersores para la función ecológica del bosque y la dispersión misma de las especies comerciales es necesario tomar medidas para la protección de sus poblaciones. Dentro de los sistemas silviculturales las *reservas* juegan un rol particularmente importante en bosques tropicales (Miller *et al.* 2006). Las reservas son árboles individuales con un valor ecológico específico (e.g. con cavidades para el anidamiento de aves y otros mamíferos arbóreos o son especies escasas de lento crecimiento). Sin embargo las reservas pueden ser

también grupos de árboles o partes de ecosistemas importantes para el funcionamiento del bosque. Por ejemplo, los bosques riparios son reservas importantes, al igual que rodales de especies del género *Brosimum* y *Ficus* que proveen de alimento a muchas especies de fauna (Norden *et al.* 2009).

En términos de manejo, las reservas deben preservarse para asegurar la polinización y la dispersión de semillas cuando los bosques son regenerados sin plantaciones (Miller *et al.* 2006). Las reservas pueden variar en tamaño y en estructura pero buscan mantener una parte del bosque intacta y que esté inmersa en el nuevo bosque regenerado a partir de especies forestales con valor comercial. En el caso de roedores pequeños las reservas buscan proteger áreas de madrigueras o túneles subterráneos. La complejidad estructural del bosque debe ser suficiente para permitir la construcción de éstos hábitats. En el caso de los mamíferos medianos, una complejidad estructural a escala de paisaje puede también favorecer su dieta al proveer de especies de árboles y palmas de distintas especies y pertenecientes a distintas etapas de desarrollo del bosque. Por ejemplo, en el sitio de estudio la palma *Bactris gasipaes* (pejibaye) crece en bosques jóvenes y es una fuente potencial de alimento para los mamíferos medianos. Reservas de ésta especie pueden asegurar el recurso alimenticio para éstas poblaciones y así favorecer indirectamente la dispersión de semillas de especies comerciales en áreas de bosque en manejo (Hanson *et al.* 2006).

6 CONCLUSIONES

1. En general la cantidad de semillas remanentes (intactas) de *C. brasiliense* fue mayor en el bosque huracanado que en el no huracanado, donde fue un poco más del 50%. Esto se debió probablemente a una mayor abundancia de mamíferos dispersores y depredadores de semillas en el bosque sin afectación.
2. Los porcentajes de semillas removidas bajo los tratamientos de exclusión – no exclusión variaron significativamente en ambos bosques. Siendo que la cantidad de semillas que permaneció dentro de las jaulas de exclusión fue bastante alta en ambos sitios a diferencia de lo encontrado con las semillas sin exclusión.
3. La evidencia parece indicar que aquellas semillas removidas y luego depredadas fueron consecuencia de una mayor abundancia de poblaciones de roedores pequeños. Según la literatura, los roedores pequeños a diferencia de los medianos, depredan más las semillas. Por otro lado, a pesar que se encontraron especies de roedores pequeños capaces de remover semillas “excluidas” (*Heteromys desmarestianus*, *Melanomys caliginosus* y *Sigmodontomys alfari*) la depredación de semillas bajo el tratamiento exclusión en ambos bosques fue muy bajo.
4. Los porcentajes de remoción total de semillas fueron mayores en el bosque no huracanado. Además en este último, se observó una mayor tasa de remoción de semillas en los primeros 30 días de muestreo, contrario a lo observado en el bosque huracanado, donde la respuesta inicial de los animales fue más “lenta”. La primera revisión de semillas (a los 30 días) concordó con la estación seca, periodo en el que hay una escasez de frutos y semillas en el bosque.
5. Las semillas removidas tuvieron tres destinos: abandonadas, depredadas o enterradas. Los tres destinos presentaron tasas mayores dentro del bosque no huracanado y la categoría con superior número de remoción de semillas fueron las removidas y depredadas.

6. Aunque los porcentajes de semillas dispersadas encontradas fueron relativamente bajos comparados con otros estudios, a nivel de sitio se encontró que la dispersión fue mayor en el bosque no huracanado, lo que se puede deducir que el potencial de dispersión es mayor en el bosque sin afectación.
7. Con respecto a las distancias que fueron removidas las semillas de *C. brasiliense*, se encontraron diferencias significativas entre bosques y entre tratamientos (exclusión- no exclusión), siendo que las mayores distancias de semillas removidas encontradas fueron en el bosque no huracanado.
8. De las semillas que fueron removidas y depredadas, se encontró una pequeña cantidad que fueron subidas a los árboles a alturas entre 0.4 a 4.30 m, lo que podría indicar que las semillas de *C. brasiliense* también son depredadas por ardillas.
9. Según la información de distancias de dispersión obtenida y con ayuda de otras investigaciones, podría sugerirse que *Dasyprocta punctatas* (guatusa) corresponde al mayor dispersor de semillas de *C. brasiliense*, tomando en cuenta que las guatusas son consideradas las principales dispersores de semillas de gran tamaño.
10. Según las observaciones, capturas de mamíferos medianos y pequeños y las entrevistas de cacería realizadas, la abundancia y riqueza de animales fue mayor en el bosque no huracanado, lo que sugiere haberse dado un efecto del huracán sobre las poblaciones de mamíferos en el bosque huracanado.
11. Después del huracán Félix, las poblaciones de fauna disminuyeron drásticamente en los sitios altamente impactados por la perturbación, por lo que los cazadores de la zona fueron forzados a disminuir sus actividades de cacería.
12. Los resultados de las entrevistas indican que no hay actividad de cacería en la zona de estudio, por lo que se puede argumentar que los efectos en los cambios de las

poblaciones de mamíferos medianos y pequeños entre el bosque huracanado y no huracanado se deben, precisamente, como consecuencia del huracán.

7 LITERATURA CITADA

- Alencar, JC; Fernandes, NP; Loureiro, AA. 1981. Desenvolvimento de árvores nativas em ensaios de espécies. 2. Jacareúba (*Calophyllum angulare* A. C. Smith). *Acta Amazonica* 11: 357–370.
- Alves-Costa, CP; Eterovickb, PC. 2007. Seed dispersal services by coatis (*Nasua nasua*, Procyonidae) and their redundancy with other frugivores in southeastern Brazil. *Acta Oecologica* 32: 77-92.
- Andersen, DC; Wilson, KR; Miller, MS; Falck, M. 2000. Movement patterns of riparian small mammals during predictable floodplain inundation. *Journal of Mammalogy* 81: 1087–1099.
- Askins, RA; Ewert, DN. 1991. Impact of Hurricane Hugo on bird populations on St. John, U.S. Virgin Islands. *Biotropica* 23(4a):481-487.
- Asquith, NM; Wright, SJ; Clauss, MJ. 1997. Does mammal community composition control recruitment in Neotropical forests: Evidence from Panama. *Ecology* 78(3): 941–946.
- Barone, J.A. 1998. Effects of light availability on leaf production in a moist tropical forest in central Panama. *Journal of Tropical Ecology*. 14: 309–321.
- Beck, H; Gaines, MS; Hines, JE; Nichols, JD. 2004. Comparative dynamics of small mammal populations in treefall gaps and surrounding understorey within Amazonian rainforest. *Oikos* 106:27–38.
- Beckman, N; Muller-Landau, HC. 2007. Differential effects of hunting on pre-dispersal seed predation and primary and secondary seed removal of two Neotropical tree species. *Biotropica* 39:328-339.
- Bellingham, PJ; Tanner, EVJ; Healey, JR. 1994. Sprouting of Trees in Jamaican Montane Forests, after a Hurricane. *Journal of Ecology* 82 (4): 747-758
- Bonaccorso, FJ; Glanz, WE; Sanford, CM. 1980. Feeding assemblages of mammals at fruiting *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) trees in Panama: seed predation, dispersal and parasitism. *Rev. Biol. Trop.* 28 (1): 61-72.

- Boose, ER; Foster, DR; Fluet, M. 1994. Hurricane impacts to tropical and temperate forest landscapes. *Ecological Monographs* 64(4):369-400.
- Boucher, D. 1990. Growing back after hurricanes. *Bioscience* 40: 163-166.
- Boucher, D; Vandermeer, J; Yih, K; Zamora, N. 1990. Contrasting hurricane damage in tropical rainforest and pine forest. *Ecology* 71 (5): 2022-2024.
- Bradford, DF; Smith, CC. 1977. Seed predation and seed number in *Scheelea* palm fruits. *Ecology* 58: 667-673.
- Brewer, SW. 2001. Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *OIKOS* 92: 245–255
- Brewer, SW; Rejmánek, M. 1999. Small rodents are significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science* 10: 165- 174.
- Briani, DC; Palma, ART; Vieira, EM; Henriques, RPB. 2004. Post-fire succession of small mammals in the Cerrado of central Brazil. *Biodiversity and Conservation* 13:1023–1037.
- Brokaw, NVL. 1982. The Definition of Treefall Gap and Its Effect on Measures of Forest Dynamics. *Biotropica*. 14: 158-160.
- Bustamante, R; Grez, AA. 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ciencia y Ambiente* 11(2): 58-63.
- Bush, MB; Colinvaux, PA. 1994. Tropical forest disturbance: paleoecological records from Darien, Panama. *Ecol.* 75: 1761–1768.
- Butterfield, RP. 1995. Promoting biodiversity: Advances in evaluating native species for reforestation. *Forest Ecology and Management* 75(1-3): 111-121.
- Cairns, J; McCormick, PV; Niederlehner, BR. 1993. A proposed framework for developing indicators of ecosystem health. *Hydrobiologia* 263(1):1-44.
- Cannon, CH; Curran, LM; Marshall, AJ; Leighton, M. 2007. Beyond mast-fruiting events: Community asynchrony and individual dormancy dominate woody plant

- reproductive behavior across seven Bornean forest types. *Current Science* 93 (11): 1558-1566.
- Cardillo, M; Mace, GM; Jones, KE; Bielby, J; Bininda-Emonds, O; Sechrest, W; Ormel, CD; Purvis, A. 2005. Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science* 309: 1239-1241.
- Chambers, JC; Mac Mahon, JA. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 263-292.
- Chapman, CA; Chapman, LJ. 1995. Survival without dispersers seedling recruitment under parents. *Conservation Biology* 9 (3): 675-678.
- Chazdon, RL. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:51-71.
- Clark, DA; Clark, DB. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecol. Monog.* 62(3): 315-344.
- Cole, RJ. 2009. Postdispersal Seed Fate of Tropical Montane Trees in an Agricultural Landscape, Southern Costa Rica. *Biotropica* 41(3): 319–327.
- Comita, LS; Uriarte, M; Thompson, J; Jonckheere, I; Canham, CD; Zimmerman, JK. 2009. Abiotic and biotic drivers of seedling survival in a hurricane-impacted tropical forest. *Journal of Ecology* 97 (6): 1346-1359.
- Connell, JH. 1971. On the role of enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. 298-312 P. In den Boer, PJ; Gradwell, GR. eds. *Dynamics of populations*. Center for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen, The Netherlands.
- Cordeiro, NJ; Howe, HF. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conserv. Biol.* 15: 1733-1741.
- Cordero, J; Boshier, DH; Barrance, A; Beer, J; Boshier, DH; Chamberlain, J.; Cordero, J.; Detlefsen, G; Finegan, B; Galloway, G; Gómez, M; Gordon, J; Hands, M; Hellin, J; Hughes, C; Ibrahim, M; Kass, D; Leakey, R; Mesén, F; Montero, M; Rivas, C;

- Somarriba, E; Stewart, J; Pennington, T. 2003. Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas. Oxford Forestry Institute (RU). CATIE, Turrialba, CR. 1079 P.
- Corlett, RT. 2007. The impact of hunting on the mammalian fauna of tropical Asian forests. *Biotropica* 39:292-303.
- Covich, AP; Crowl, TA; Johnson, SL, Varza, D; Certain, DL. 1991. Post-Hurricane Hugo increases in atyid shrimp abundances in a Puerto Rican montane stream. *Biotropica* 23: 448-454
- CRAAN (Consejo Regional Autónomo Atlántico Norte). 2004. Estrategia de desarrollo forestal. Región Autónoma del Atlántico Norte. Managua, NI. 56 p.
- Culver, DC; Beattie, AJ. 1980. The fate of *Viofa* seeds dispersed by ants. *Am. J. Bot.* 67:710-14.
- Dalling, JW. 2002. Ecología de semillas. In Guariguata, MR; Kattan, GH. eds. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Ed. LUR. Cartago, CR. 691 P.
- De Mattia, EA; Curran, LM; Rathcke, BJ. 2004. Effects of small rodents and large mammals on Neotropical seeds. *Ecology* 85:2161–2170.
- Denevan, WM. 1992. The Pristine Myth: The Landscape of the Americas in 1492. *Annals of the Association of American Geographers* 82(3): 369-385.
- De Steven, D; Putz, FE. 1984. Impact of mammals on early recruitment of the tropical canopy tree *Dipteryx panamensis* in Panama. *Oikos* 43: 207-216.
- Díaz-Gutiérrez, HL; Ruiz-Calderón, L. 2008. Conflictos territoriales en la comunidad indígena de Sikilta. Territorio: Mayangna Sauni Bas. Municipio de Siuna, RAAN. *Ciencia e Interculturalidad* 2: 8-25.
- Dinerstein, E; Olson, DM; Graham, D; Webster, A; Pimm, S; Bookbinder, M; Ledec, C. 1995. A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. World Bank, New York, USA.

- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- Dirzo, R, Mendoza, E; RTIZ, P. 2007. Size-related differential seed predation in a heavily defaunated Neotropical rain forest. *Biotropica* 39: 355–362.
- Dirzo, R. 2001. Plant-animal interactions: Lessons for our understanding of nature, and implications for biodiversity conservation. In M.C. Press. Eds. Huntley, NJ; Levin, S. Ecology: Achievement and challenge. Blackwell Science, Oxford, UK. 319-355 P.
- Donatti, CI; Guimaraes, PR; Galetti, Jr.M. 2009. Seed dispersal and predation in the endemic Atlantic rainforest palm *Astrocaryum aculeatissimum* across a gradient of seed disperser abundance. *Ecol Res* 24: 1187–1195.
- Dunn, RR. 2004. Recovery of faunal communities durin tropical Forest regeneration. *Conserv. Biol.* 18: 302-309.
- Estrada, A; Coates-Estrada, R. 1991. Howler monkeys (*Allouata palliata*), dung beteles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 7: 459-474.
- Everham EM, Brokaw, NVL. 1996. Forest damage and recovery from catastrophic wind. *Bot. Rev.* 62: 113-185.
- Fenner, M. 1985. Seed ecology. Chapman and Hall, New York, USA.
- Finegan, B; Sabogal, C. 1998. El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosques tropicales húmedos de bajura: un estudio de caso en Costa Rica. *El Chasqui.* 17: 3-24.
- Fischer, E; Dos Santos, FAM. 2001. Demography, phenology and sex of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) trees in the Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 17:903–909.
- Flemming, TH. 1974a. The population ecology of two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Ecol* 55: 493-510.

- Flemming, TH. 1974b. Social organization in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *J. Mamm.* 55: 543- 561.
- Flemming, TH; Brown, GJ. 1975. An experimental analysis of seed hoarding and burrowing behavior in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *J. Mamm.* 56: 301-315.
- Flores, E. 1992. Árboles y Semillas del Neotrópico. Vol.2, No 1. San José, Museo Nacional de Costa Rica. 64 P.
- Forget, PM. 1990. Seed dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae), a rodent dispersed tree species in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 6: 459-468.
- Forget, PM. 1991. Comparative recruitment patterns of two non-pioneer canopy tree species in French Guiana. *Oecologia* 85: 434-468.
- Forget, PM; Merona JMR, Julliot, C. 2001. The effects of forest type, harvesting and stand refinement in a tropical rain forest. *J. Trop Ecol* 17:593–609.
- Forget, PM; Milleron, T. 1991. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama. *Oecologia* 87:596-599.
- Forman, RTT; Gordon, M. 1986. Landscape ecology. John Wiley. New York.
- Foster, DR; Boose, ER. 1992. Patterns of forest damage resulting from catastrophic wind in central New England, USA. *Journal of Ecology (Oxford)* 80(1):79-98.
- Foster, DR; Knight DH; Franklin, JF. 1998. Landscape patterns and legacies resulting from large, infrequent forest disturbances. *Ecosystems* 1: 497-510.
- Foster, MS; Delay, LS. 1998. Dispersal of mimetic sedes of three species of *Ornosia* (Leguminosaea). *Journal of Tropical Ecology* 14:389-411.
- Fragoso, JM; Huffman, JM. 2000. Seed-dispersal and seedling recruitment patterns by the last Neotropical megafaunal element in Amazonia, the tapir. *Journal of Tropical Ecology* 16: 369-385.
- Fredericksen, TS; Putz, FE. 2003. Silvicultural intensification for tropical forest conservation. *Biodiversity and Conservation* 12: 1445–1453.

- Galindo-González, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: Su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana* 73: 57-74.
- Galindo-González, J; Vázquez-Domínguez, G; Saldaña-Vázquez, RM; Hernández-Montero, JR. 2009. A more efficient technique to collect seeds dispersed by bats. *Journal of Tropical Ecology*. 25:205–209.
- Gentry, AH. 1988. Tree species richness of upper Amazon forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 85: 156-159.
- González-M, A; Alberico, M. 1993. Selección de hábitat en una comunidad de mamíferos pequeños en la Costa Pacífica de Colombia. *Caldasia* 17 (2): 313 – 324.
- Gorchov, DL; Palmeirim, JM; Jaramillo, M; Ascorra, CF. 2004. Dispersal of seeds of *Hymenaea courbaril* (Fabaceae) in a logged rain forest in the Peruvian Amazonian. *Acta Amazonica*. 34(2): 251 – 259.
- Gottsberger, G. 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazonia. *Biotropica* 10: 170-183.
- Goulding, M. 1980. *The fishes and the forest*. University of California Press, USA.
- Grubb, PJ. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145.
- Guariguata, MR. 1990. Landslide disturbance and forest regeneration in the Upper Luquillo mountains of Puerto Rico. *Journal of Ecology* 78: 814-832.
- Guariguata, MR; Arias-Le Claire, H; Jones, G. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34: 405-415.
- Guariguata, MR; Rosales-Adame, JJ; Finegan, B. 2000. Seed removal and fate in two selectively logged lowland forests with contrasting protection levels. *Conservation Biology* 14 (4): 1046-1054.
- Hallwachs, W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*), the inheritors of guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae). *In* Estrada, A; Fleming, TH. Eds. *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. W. Junk, Dordrecht. 285-304.

- Hanson, T; Brunsfeld, S; Finegan, B. 2006. Variation in Seedling Density and Seed Predation Indicators for the Emergent Tree *Dipteryx panamensis* in Continuous and Fragmented Rain Forest. *Biotropica* 38:74.
- Harms, KE; Dalling, JW. 1997. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. *Journal of Tropical Ecology* 13: 617-621.
- Hartshorn, GS. 2003. Capítulo 3: Biogeografía de los bosques neotropicales. P 59-81. In "Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales". Guariguata, MR; Kattan, GH. ed. Editorial Tecnológica de Costa Rica. San José, CR. 691 P.
- Hoch, GA; Adler, GH. 1997. Removal of black palm (*Astrocaryum standleyanum*) seeds by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). *Journal of Tropical Ecology* 13: 51-58.
- Holdridge, LR. 1987. Life Zone Ecology. Tropical Science Center, San José, CR.
- Holl, KD; Lulow, ME. 1997. Effects of Species, Habitat, and Distance from Edge on Post-dispersal Seed Predation in a Tropical Rainforest. *Biotropica* 29(4): 459-468.
- Howe, HF; Schupp, EW; Westley, LC. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology* 66: 781-791.
- Howe, HF; Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Howe, HF; Vande Kerckhove, GA. 1981. Removal of wild nutmeg *Virola surinamensis* crop by birds. *Ecology* 62: 1093-1106.
- Hubbell, SP. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35: 214-229.
- INAFOR (Instituto Nacional Forestal). Gobierno Regional Autónomo Atlántico Norte. 2007. Evaluación de daños al Ecosistema Forestal Ocasionados por el Huracán Félix. FAO, WWF, GTZ. Masagni. 37 P.
- Jansen, PA; Bongers, F; Hemerik, L. 2004. Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a Neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecol Monogr* 74:569-589.

- Janzen, DH. 1967. Synchronization of Sexual Reproduction of Trees Within the Dry Season in Central America Evolution. 21 (3): 620-637.
- Janzen, DH. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. Evolution 23: 1-27.
- Janzen, DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American Naturalist 104: 501-528.
- Janzen, DH. 1982. Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. Ecology 63: 1887-1900.
- Janzen, DH; Vázquez-Yanes, C. 1991. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forests wildlands. Pp 137-157. *In* Gómez, A; Whitmore, TC; Hadley, A. eds. Rain forest regeneration and management. UNESCO, France and Parthenon Press, UK.
- Jiménez-Madrugal, Q; Rojas-Rodríguez, FE; Rojas-Chacón, V; Rodríguez-Sánchez, L. 2011. Árboles maderables de Costa Rica: Ecología y Silvicultura. Segunda edición. INBIO (Instituto Nacional de Biodiversidad). Heredia, CR. 358 P.
- Johnson, CD; Zona, S; Nilson, JA. 1995. Bruchid beetles and palm seeds: recorded relationships. Principes 39: 25-35.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. *In* Fenner, M. ed. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK, 105–156 P.
- Klinger, R. 2006. The interaction of disturbances and small mammal community dynamics in a lowland forest in Belize. Journal of Animal Ecology. 75: 1227-1238.
- Klinger, R. 2007. Catastrophes, disturbances and density-dependence: population dynamics of the spiny pocket mouse (*Heteromys desmarestianus*) in a neotropical lowland forest. Journal of Tropical Ecology 23:507–518.
- Klinger, R; Rejmánek, M. 2009. The numerical and functional responses of a granivorous rodent and the fate of Neotropical tree seeds. Ecology 90(6): 1549–1563.

- Klinger, R; Rejmánek, M. 2010. A strong conditional mutualism limits and enhances seed dispersal and germination of a tropical palm. *Oecologia* 162:951–963.
- Kreiman, R. 2010. Extracción de Madera caída posterior al huracán Félix: una sistematización de dos huracanes en la RAAN. Managua, Nitlapan, NI. 86 P.
- Kubitzki, K; Ziburski, A. 1994. Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica* 26: 30-43.
- Leigh, EG; Wright, SJ; Herre, EA; Putz, FE. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands: a test of a null hypothesis and some implications. *Ecology* 7:76-102.
- Levey, DJ; Silva, WR; Galetti, M. 2002. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. Ed. CABI International, New York, USA. 19–34 P.
- Lugo, AE; Rogers, CS; Nixon, SW. 2000. Hurricanes, Coral Reefs and Rainforests: Resistance, Ruin and Recovery in the Caribbean. *A Journal of the Human Environment*. 29 (2): 106-114.
- Lugo, AE; Scatena, FN. 1995. Ecosystem-level properties of the Luquillo Experimental Forest with emphasis on the tabunuco forest. *Tropical Forests: Management and Ecology*. Ecological Studies 112. Eds. Lugo, AE; Lowe, C. Springer, New York, USA. 59-108 P.
- Lugo, AE; Scatena, FN. 1996. Background and catastrophic tree mortality in Tropical moist, wet and Rainforests. *Biotropica*. 28 (4): 585-599.
- Luna, G. 2009. Los bosques de la RAAS 20 años después del huracán Juana. *Revista WANI* 58: 47-51.
- Lynch, JF. 1991. Effects of Hurricane Gilbert on birds in a dry tropical forest in the Yucatan Peninsula. *Biotropica* 23(4a):488-496.
- Mack, AL. 1995. Distance and Non-Randomness of Seed Dispersal by the Dwarf Cassowary *Casuarius bennetti*. *Ecography* 18(3): 286-295.
- Mares, MA; Ernest, KA. 1995. Population and Community Ecology of Small Mammals in a Gallery Forest of Central Brazil. *Journal of Mammalogy* 76 (3): 750-768.

- Marques, MCM; Joly, CA. 2000. Germinacao e crescimento de *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae), uma espécie típica de florestas inundadas. *Acta Botanica Brasílica* 14:113–120.
- Martínez- Sánchez, JL. 2004. Fragmentación y remoción de semillas en el piso de la selva húmeda tropical: El caso de la reserva natural de Los Tuxtlas, sureste de México. *Universidad y Ciencia*. 20 (39):7-14.
- McCanny, SJ. 1985. Alternatives in parent-offspring relationships in plants. *Oikos* 45: 148-149.
- Mcclean & Williamson. 2010. La lucha por el territorio Amasau por el pueblo indígena mayangna de Awastigni NIC. 23 p.
- McCoy, MB; Vaughan, CS; Rodríguez, MA; Kitchen, D. 1990. Seasonal movement, home range, activity and diet of collared peccaries (*Tayassu tajacu*) in Costa Rican dry forest. *Vida Silvestre Neotropical*. 2:6-20.
- Mendoza, E; Dirzo, R. 2007. Seed-size variation determines interspecific differential predation by mammals in a neotropical rain forest. *Oikos* 116: 1841-1852.
- Miller, GW; Kochenderfer, JN; Fekedulgen, DB. 2006. Influence of individual reserve trees on nearby reproduction in two-aged Appalachian hardwood stands. *For. Ecol. Mgmt.* 224(3): 241-251.
- Milner-Gulland, EJ; Bennet, E; Abernethy, K; Bakarr, M; Bodmer, R; Brashares, JS; Cowlshaw, G; Elkan, P; Eves, H; Fa, J; Peres, CA; Roberts, C; Robinson, J; Rowcliffe, M; Wilkie, D. 2003. Wild meat: The big picture. *Trends Ecol. Evol.* 18: 351-357.
- Miranda, M. 2009. Memoria del impacto social y ambiental del Huracán Félix. *WANI* 58: 16-21.
- Moran, C; Catterall, CP; Kanowski, J. 2009. Reduced dispersal of native plant species as a consequence of the reduced abundance of frugivore species in fragmented rainforest. *Biological Conservation* 142: 541-552.

- Morris, D. 1962. The behaviour of the green acouchi (*Myoprocta pratti*) with special reference to scatterhoarding. *Zoological Society of London Proceedings* 139: 701-732.
- Myers, N. 1984. *The Primary Source*. Norton, New York, USA.
- Navarrete, DA. 1998. Estudio de las comunidades de pequeños roedores y mariposas en un bosque tropical manejado para la producción de madera y sus implicaciones para el monitoreo de la biodiversidad. M.S. thesis. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, CR. 99 P.
- Neumann, CJ; Jarvinen, BR; Pike, AC. 1987. *Tropical cyclones of the North Atlantic Ocean 1871-1986*. Third revised edition. NOAA-National Climatic Data Center, Asheville, North Carolina, USA.
- Newstrom, LE; Frankie, GW. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141–159.
- Norden, N; Chazdon, RL; Chao, A; Jiang, Y-H; Vilchez-Alvarado, B. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters* 12:385-394.
- Núñez-Iturri, G; Howe, HF. 2007. Bushmeat and the Fate of Trees with Seeds Dispersed by Large Primates in a Lowland Rain Forest in Western Amazonia. *Biotropica* 39(3): 348–354.
- Ocampo, JC. 2010. Estrategias de adaptación al medio en comunidades indígenas después del Huracán Félix: Los casos de Butku y Awas Tigni. 1ª Ed. NITLAPAN (Instituto de Investigación y Desarrollo). Managua, NI. 70pp.
- Ojasti, J. 1993. Utilización de la fauna silvestre en América Latina-Situación y perspectivas para un manejo sostenible. Guía FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación) Conservación 25. Roma, IT.
- Oliveira-Filho, AT; Ratter, JA. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant distribution patterns. *Edinburgh of Botany* 52: 141-194.

- Peres, CA. 2000. Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. *Conserv. Biol.* 14: 240-253.
- Peres, CA. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conserv. Biol.* 15: 1490-1505.
- Peres, CA; Palacios, E. 2007. Basin-Wide Effects of Game Harvest on Vertebrate Population Densities in Amazonian Forests: Implications for Animal-Mediated Seed Dispersal. *Biotropica* 39(3): 304–315.
- Peters, CM. 2000. Precolumbian silviculture and indigenous management of neotropical forests. *In* Lentz, DL. ed. *Imperfect balance: landscape transformations in the Precolumbian Americas*, Columbia University Press, New York, USA. 203-224 P.
- Piotto, D; Montagnini, F; Ugalde, L; Kanninen, M. 2003. Performance of forest plantation in small and medium-sized farms in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 175: 195-204.
- Plumptre, AJ; Reynolds, V. 1994. The impact of selective logging on the primate populations in the Budongo Forest Reserve, Uganda. *Journal of Applied Ecology* 31: 631-641.
- PNUD (Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo). 2008. Impacto del Huracán Félix en la Región Autónoma del Atlántico Norte y de las lluvias torrenciales en el Noroeste de Nicaragua. (en línea). RAAN, NI. Consultado 10 nov 2010. Disponible en <http://magic.un.org.mx/www3/ricardo/desastres/Huracan%20Felix/L860-1.pdf>
- Poulsen, JR; Clark, CJ; Connor, EF; Smith, TB. 2002. Differential resource use by primates and hornbills: Implication for seed dispersal. *Ecology* 83: 228-240.
- Powlesland, RG; Butler, DJ; Westbrooke, IM. 2004. Status of birds and rodents following cyclone Heta. *Doc Research & Development Series* 234. Ed. Science & Technical Publishing Department of Conservation. Wellington, NZ. 27 P.
- Reagan, DP. 1991. The response of *Anolis* lizards to hurricane-induced habitat changes in a Puerto Rican rain forest. *Biotropica* 23: 468-474.
- Redford, KH. 1992. The empty forest. *BioScience* 42(6):412-422.

- Redford, KH; Robinson, JG. 1987. The Game of Choice: Patterns of Indian and Colonist Hunting in the Neotropics. *American Anthropologist* 89(3):650-667.
- Reid, FA. 2009. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press. New York, USA. 346 P.
- Reilly, AE. 1991. The effects of Hurricane Hugo in three tropical forests in the U.S. Virgin Islands. *Biotropica* 23(4a):414-419.
- Robinson, JG. 1996. Hunting wildlife in forest patches: an ephemeral resource In *Forest patches in tropical landscapes*. Ed Schelhas, J; Greenberg, R. Island Press. Washington, DC, USA. 111-130 P.
- Robinson, JG; Bennett, EL. 2004. Having your wildlife and eating it too: An analysis of hunting sustainability across tropical exosystems. *Anim. Conserv.* 7: 397-408.
- Robinson, JG; Eisenberg, JF. 1985. Group size and foraging habits of the collared peccary *Tayassu tajacu*. *J. Mamm.* 66: 153-155.
- Robinson, JG; Redford, KH. 1986. Body size, diet, and population density of Neotropical forest mammals. *Am. Nat.* 128: 665-680.
- Rodríguez, L. 1996. Almendro. Afiche Revista Forestal Centroamericana No 15. CATIE. Turrialba, CR.
- Rodríguez, JM; Vaughan, C. 1985. Notas sobre la ecología de la guatusa (*Dasyprocta punctata* Gray) en el bosque seco tropical de Costa Rica. *Brenesia* 24: 353-360.
- Sánchez-Cordero, V; Martínez-Gallardo, R. 1998. Post-dispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology.* 14:139-151.
- Sánchez-Rojas, G; Sánchez-Cordero, V; Briones, M. 2004. Effect of Plant Species, Fruit Density and Habitat on Post- Dispersal Fruit and Seed Removal by Spiny Pocket Mice (*Liomys pictus*, Heteromyidae) in a Tropical Dry Forest in Mexico *Studies on Neotropical Fauna and Environment.* 39(1): 1-6.
- Sanford, RL; Saldarriaga, Jr.;Clark, KE; Uhl, C; Herrera, R. 1985. Amazon forest fires. *Science* 227: 53-55.

- Scarano, FR; Ribeiro, KT; Morales, LFD; Lima, HC. 1997. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 14:793–803.
- Schoener, TW; Spiller, DA; Losos, JB. 2003. Variable ecological effects of hurricanes: The importance of seasonal timing for survival of lizards on Bahamian islands. *National Academy of Sciences of the USA* 101 (1): 177-181.
- Schupp EW. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15–29.
- Schupp EW, Fuentes M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2: 267–275.
- Schupp, EW; Jordano, P; Gómez, JM. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188: 333-353.
- Schweinsburg, RE; Sowls, LK. 1972. Aggressive behavior and related phenomenon in the collared peccary. *Z. Tiespsychol.* 30: 132-45.
- Smith, DM; Larson, BC; Kelty, MJ; Ashton, PMS. 1997. *The practice of silviculture: applied forest ecology*, Ninth ed. J. Wiley and Sons, New York, USA.
- Smythe, N. 1978. The natural history of the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*). *Smithsonian Contrib. Zool.* 257: 1-52.
- Smythe, N. 1991. *Dasyprocta punctata* and *Agouti paca* (Guatusa, Cherenga, Agouti, Tepezcuintle, Paca). 463-465 P. *In* *Historia Natural de Costa Rica*. Eds. Janzen, D. y 174 colaboradores. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José, CR. 822 P.
- Sork, VL. 1985. Germination response in a large-seeded neotropical tree species: *Gustavia superb* (Lecythidaceae). *Biotropica* 17: 130-136.
- Sowls, LK. 1991. *Tayassu tajacu* (Saíno, Collared Pecarry). 510-511 P. *In* *Historia Natural de Costa Rica*. Eds. Janzen, D. y 174 colaboradores. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José, CR. 822 P.

- Stevens, PF. 1980. A revision of the Old World species of *Calophyllum* (Guttiferae). Journal of the Arnold Arboretum 61:117–699.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. Biotropica (Supplemente) 24: 283-292.
- Terborgh, J. 2004. Requiem for Nature. Ed. Island Press. Washington, DC. USA. 235 P.
- Thomas W. Schoener, TW; Spiller, DA; Losos, JB. 2004. Variable ecological effects of hurricanes: The importance of seasonal timing for survival of lizards on Bahamian islands. The National Academy of Sciences of the USA 101(1): 177–181
- Timm, RM; Wilson, DE; Clauson, BL; LaVal, RK; Vaughan, CS. 1989. Mammals of the La Selva-Braulio Carillo complex, Costa Rica. North American Fauna. U.S. Fish and Wildlife Service Publi. 75: 1-162.
- Tossas, A. 2006. Effects of Hurricane Georges on the Resident Avifauna of Maricao State Forest, Puerto Rico. Caribbean Journal of Science 42 (1): 81-87.
- Turner, MG; Baker, WL; Peterson, CJ; Peer, RK. 1998. Factors influencing succession: Lessons from large, infrequent natural disturbances. Ecosystems 1:511-523.
- Urquhart, GR. 2008. Paleoecological record of hurricane disturbance and forest regeneration in Nicaragua. Quatern. Int. 195: 88–97.
- Vanasco, NB; Sequeira, MD; Sequeira, G; Tarabla, HD. 2003. Associations between leptospiral infection and seropositivity in rodents and environmental characteristics in Argentina. Preventive Veterinary Medicine 60(3): 227-235.
- Vandermeer, JH; Boucher, DH; de la Cerda, GI; Perfecto, I. 2001. Growth and development of the thinning canopy in a post-hurricane tropical rain forest in Nicaragua. Forest Ecology and Management 148: 221-242.
- Vandermeer, JH; Zamora, N; Yhi, K; Boucher, D. 1990. Regeneración inicial en una selva tropical en la costa caribeña de Nicaragua después del huracán Juana. Rev. Biol. Trop. 38 (2B): 347-359.
- Vanderwall, SB; Thayer, TC; Hodge, JS; Beck, MJ; Roth, JK. 2001. Scatter-hoarding behavior of deer mice (*Peromyscus maniculatus*). West. N. Am. Nat. 61: 109–113.

- Waide, RB. 1991a. Summary of the response of animal populations to hurricanes in the Caribbean *Biotropica* 23(4):508-512.
- Waide, RB. 1991b. The effect of Hurricane Hugo on bird populations in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica* 23(4a):475-480.
- Walker, LR. 1991. Tree damage and recovery from Hurricane Hugo in Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica* 23: 379-385.
- Weaver, PL. 1986. Hurricane damage and recovery in the montane forests of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Carrib. J. Sci.* 22: 53-70.
- Weaver, PL. 1989. Forests changes after hurricanes in Puerto Rico Luquillo Mountains. *Interciencia* 14: 181-192.
- Weaver, PL. 2002. A chronology of hurricane induced changes in Puerto Rico's lower montane rain forest. *Interciencia* 27: 252-258.
- Webster, P. 1987. The elementary monsoon In J. Fein & P. Stephens, editors. *Monsoons*. John Wiley & Sons, USA. 3-32 P.
- Wenny, DG. 2000. Seed dispersal, seed predation and seedling recruitment of a Neotropical Montane tree. *Ecological Monographs* 70(2): 331-351.
- Wenny, DG; Levey, D. 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95: 6204-6207.
- White, LJT. 1994. Biomass of rain forest mammals in the Lope Reserve, Gabon. *Journal of Animal Ecology* 63: 499-512.
- Whitmore, TC. 1984. *Tropical rain forests of the Far East*. Second Edition. Oxford University Press. New York, USA. 352 P.
- Wiley, JW; Wunderle, JM. 1993. The effects of hurricanes on birds, with special reference to Caribbean islands. *Bird Cons. Intern.* 3:319- 349.
- Will, T. 1991. Birds of a severely hurricane-damaged Atlantic coast rain forest in Nicaragua. *Biotropica* 23(4a):497-507.

- Woolbright, LL. 1991. The impact of Hurricane Hugo on forest frogs in Puerto Rico. *Biotropica* 23: 462- 467.
- Wright, SJ. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 73–86.
- Wright, SJ; Duber, HC. 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica* 33: 583–595.
- Wright, SJ; Zeballos, H; Domínguez, I; Gallardo, MM; Moreno, MC; Ibáñez, R. 2000. Poachers Alter Mammal Abundance, Seed Dispersal, and Seed Predation in a Neotropical Forest *Conservation Biology* 14(1):227-239.
- Wunderle, JM. 1995. Responses of bird populations in a Puerto Rican forest to Hurricane Hugo: The first 18 months. *Condor* 97:879-896.
- Wunderle, JM. 1999. Pre- and post-hurricane fruit availability: Implications for the Puerto Rican Parrots in the Luquillo Mountains. *Caribb. J. Sci.* 35: 249-264.
- Wunderle, JM; Lodge, DJ; Waide, RB. 1992. Short-term effects of Hurricane Gilbert on terrestrial bird populations on Jamaica. *Auk* 109: 148- 166.
- Xiao, Z; Jansen, PA; Zhang, Z. 2003. Using seed-tagging methods for assessing post-dispersal seed fate in rodent-dispersed trees. *Forest Ecology and Management* 223:18–23.
- Yih, K; Boucher, DH; Vandermeer, JH; Zamora, N. 1991. Recovery of the rain forest of Southeastern Nicaragua after destruction by hurricane Joan. *Biotropica* 23 (2): 106-113.
- Zimmerman, JK; Aide, TM; Rosario, M; Serrano, M; Herrera, L. 1995. Effects of land management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77:65-76.