

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
PROGRAMA DE ENSEÑANZA PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACION
ESCUELA DE POSGRADUADOS

**DISPERSIÓN DE SEMILLAS DE DOS ESPECIES ARBÓREAS COMERCIALES
DISEMINADAS POR VERTEBRADOS EN BOSQUES FRAGMENTADOS
DE SARAPIQUÍ, COSTA RICA**

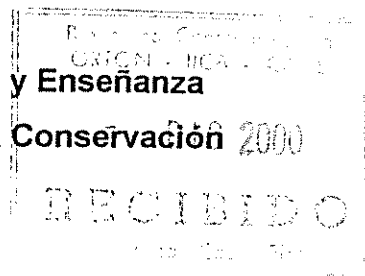
POR

HAROLD ARIAS LE CLAIRE

CATIE

Turrialba, Costa Rica
2000

Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza
Programa de Enseñanza para el Desarrollo y la Conservación 2000
Escuela de Posgrado



**DISPERSIÓN DE SEMILLAS DE DOS ESPECIES ARBÓREAS COMERCIALES
DISEMINADAS POR VERTEBRADOS EN BOSQUES FRAGMENTADOS DE
SARAPIQUÍ, COSTA RICA.**

Tesis sometida a la consideración de la Escuela de Posgrado, Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza como requisito parcial para optar al grado de

Magister Scientiae

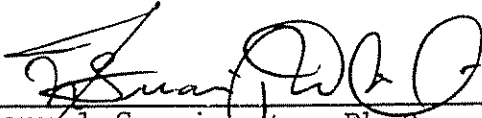
Por
Harold Árias Le Claire

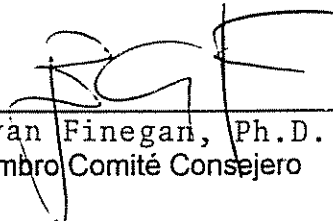
CATIE
Turrialba, Costa Rica
Diciembre, 2000

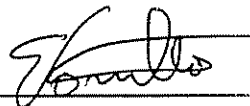
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma, por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgraduados del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

FIRMANTES:



Manuel Guariguata, Ph.D.
Consejero Principal


Bryan Finegan, Ph.D.
Miembro Comité Consejero


Eduardo Carrillo, Ph.D.
Miembro Comité Consejero

Miembro Comité Consejero


Gilberto Páez, Ph.D.
Director y Decano de la Escuela de Posgraduados


Harold Arias LeClaire
Candidato

DEDICATORIA

A Gabriela mi esposa porque en todo momento me brindó su apoyo incondicional, a la memoria de mi padre, a la lucha de mi hermano y al futuro de mi hermano Edgar y mi sobrino Dami.

AGRADECIMIENTOS

A Dios por todo lo que ha hecho por mí, por haberme dado esta oportunidad y a mi familia en especial por su apoyo sin condición.

A Manuel Guariguata, por su confianza, apoyo y empeño en mi formación y su valiosa crítica en todo el proceso de esta investigación.

A Bryan Finegan, por su entusiasmo y sus siempre invaluableles sugerencias.

A Eduardo Carrillo, por sus comentarios y sugerencias que enriquecieron este trabajo.

Al Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), al Fondo Nacional de Incentivos del Ministerio de Ciencia y Tecnología y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONICIT), al Programa de Becas del Corredor Biológico Mesoamericano BMZ y WWF, por los fondos que permitieron realizar esta investigación.

Al Proyecto de Silvicultura de Bosques Naturales (PROSIBONA/CATIE), a la Fundación para el Desarrollo y la Conservación de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR), al Area de Conservación Cordillera Volcánica Central (MINAE) y al Laboratorio de Semillas Forestales del Instituto Tecnológico de Costa Rica (Santa Clara de San Carlos) por el invaluable apoyo que brindaron.

Al personal de la Unidad de Manejo de Bosques, la Escuela de Posgrado, la Biblioteca Orton y a todas las personas que de alguna forma hicieron posible esta investigación con su aporte sincero y desinteresado.

CONTENIDO

	Pag.
LISTA DE FIGURAS.....	vii
LISTA DE CUADROS.....	viii
RESÚMEN.....	ix
ABSTRACT.....	xi
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Objetivos.....	3
1.2 Hipótesis.....	3
2. REVISIÓN DE LITERATURA.....	5
2.1 Los bosques húmedos tropicales.....	5
2.2 El proceso de fragmentación en los bosques tropicales.....	6
2.3 Los mamíferos en los bosques fragmentados.....	10
2.4 La fragmentación en la zona de Sarapiquí.....	15
2.5 Descripción de las especies de estudio.....	16
2.5.1 <i>Carapa guianensis</i>	16
2.5.2 <i>Dipteryx panamensis</i>	18
3. MATERIAL Y MÉTODOS.....	21
3.1 Area de estudio.....	21
3.1.1 Estación Biológica La Selva.....	21
3.1.2 Fragmentos de bosque manejados.....	23
3.1.2.1 Starke.....	23
3.1.2.2 Rojomaca.....	24
3.1.2.3 Paniagua.....	24
3.2 Metodología.....	25
3.2.1 Evaluación de la posible defaunación.....	25
3.2.1.1 Avistamientos diurnos de mamíferos.....	26
3.2.1.2 Evaluación indirecta de la intensidad de cacería.....	27
3.2.2 Pruebas de remoción y dispersión de semillas.....	28
3.2.3 Pruebas de germinación en el campo.....	32

	Pag.
4. RESULTADOS	36
4.1 Indicios de defaunación	36
4.1.1 Avistamientos de mamíferos	36
4.1.2 Indicios indirectos de cacería	39
4.2 Remoción y dispersión de semillas	42
4.3 Germinación de semillas y la acción de los dispersores	48
5. DISCUSIÓN	50
5.1 Indicios de defaunación	50
5.2 Remoción y dispersión de semillas	52
5.3 Germinación de semillas y la acción de los dispersores	57
5.4 Implicaciones para la conservación y el manejo sostenible de los bosques	58
6. CONCLUSIONES	61
7. LITERATURA CITADA	63

LISTA DE FIGURAS

		Pag.
Figura 1	Esquema de la ubicación geográfica del área de estudio. Zona Norte de Costa Rica.....	22
Figura 2	Esquema que muestra la aplicación de la metodología de conteos visuales de mamíferos a lo largo de transectos de longitud definida y ancho variable.....	26
Figura 3	Diseño experimental de las pruebas de remoción y dispersión de semillas para cada una de las especies en La Selva y tres fragmentos de bosque (Starke, Rojomaca y Paniagua). Zona Norte de Costa Rica.....	29
Figura 4	Esquema de la ubicación de las pruebas de remoción y dispersión en cada sitio de estudio en la zona Norte de Costa Rica.....	30
Figura 5	Posibles destinos de las semillas de <i>Dipteryx panamensis</i> y <i>Carapa guianensis</i> colocadas en las pruebas de remoción y dispersión en cuatro bosques de la zona Norte de Costa Rica.....	32
Figura 6	Diseño de las pruebas de germinación de <i>Dipteryx panamensis</i> y <i>Carapa guianensis</i> en La Selva y tres fragmentos (Starke, Rojomaca y Paniagua). Zona Norte de Costa Rica.....	33
Figura 7	Esquema de la ubicación de las estaciones de germinación de semillas a lo largo del transecto en cada sitio de estudio en la zona Norte de Costa Rica.....	35
Figura 8	Porcentaje de entrevistados que señalaron los sitios de preferencia para los cazadores según la proximidad a bosques protegidos o reservas de gran extensión en el área de Sarapiquí (Heredia). Zona Norte de Costa Rica.....	40
Figura 9	Porcentaje de encuestados que señalaron las preferencias de los cazadores según la época del año en el área de Sarapiquí (Heredia). Zona Norte de Costa Rica.....	41
Figura 10	Número de encuestados que indican las especies de mamíferos preferidas por los cazadores del área de Sarapiquí (Heredia). Zona Norte de Costa Rica.....	41
Figura 11	Principales destinos de las presas producto de la cacería en el área de Sarapiquí (Heredia). Zona Norte de Costa Rica.....	41
Figura 12	Porcentaje (promedio \pm 1ES) de semillas remanentes de dos especies de árboles bajo dos tratamientos contrastantes de exclusión, según los días de evaluación en cuatro sitios de la zona Norte de Costa Rica.....	44
Figura 13	Distancia de dispersión (m) de semillas de <i>Dipteryx panamensis</i> y <i>Carapa guianensis</i> en cuatro bosques de la zona Norte de Costa Rica.....	47
Figura 14	Porcentajes de germinación de semillas de <i>Dipteryx panamensis</i> , y <i>Carapa guianensis</i> , bajo dos tratamientos (semillas enterradas y no enterradas) en cuatro bosques de la zona Norte de Costa Rica.....	49

LISTA DE CUADROS

	Pag.
Cuadro 1 Número de observaciones directas (individuos y grupos de primates) e indirectas (huellas y excretas) de mamíferos a lo largo de 7 meses en cuatro bosques de la zona Norte de Costa Rica.....	38
Cuadro 2 Magnitud de la cacería en tres zonas que incluyen los cuatro bosques de estudio según la impresión de entrevistados en el área de Sarapiquí (Heredia). Zona Norte de Costa Rica.....	42
Cuadro 3 Número de semillas de <i>Dipteryx panamensis</i> y <i>Carapa guianensis</i> según su destino en cuatro bosques de la zona Norte de Costa Rica.....	46

RESUMEN

Arias-Le Claire, H. 2000. Dispersión de semillas de dos especies arbóreas comerciales diseminadas por vertebrados en bosques fragmentados de Sarapiquí, Costa Rica.

Palabras claves: dispersión, remoción, depredación y germinación de semillas, fragmentación, defaunación, zona Norte de Costa Rica, Estación Biológica La Selva, *Dasyprocta punctata*, guatusas, enterramiento de semillas, *Dipteryx panamensis*, almendro, *Carapa guianensis*, caobilla.

Se evaluó la remoción, dispersión y germinación de semillas de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* en cuatro bosques de la zona Norte de Costa Rica: tres fragmentos de 344, 142 y 117 ha y un sitio de bosque continuo (Estación Biológica La Selva). Los cuatro sitios anteriormente fueron sometidos a extracción de madera, los tres fragmentos actualmente están bajo régimen forestal pero son propensos a cacería, y el bosque continuo está bajo un régimen de conservación y protección contra la cacería.

La remoción de semillas de ambas especies se evaluó bajo dos tratamientos contrastantes, exclusión y no-exclusión. Los porcentajes de remoción de semillas fueron altos para *D. panamensis* en los cuatro sitios y en ambos tratamientos. Sin embargo, la depredación de semillas en las jaulas de exclusión fue mayor en los tres fragmentos en comparación con La Selva. Los porcentajes de remoción de semillas de *C. guianensis* en los cuatro sitios fueron altos para el tratamiento de no-exclusión, pero bajos en las jaulas de exclusión. Se presume que las semillas de *D. panamensis* son más propensas a depredación por roedores pequeños, mientras que las semillas de *C. guianensis* son principalmente preferidas por mamíferos medianos. *D. panamensis* presentó una menor depredación post-dispersión (mayor dispersión efectiva) en el sitio de bosque continuo en comparación con los fragmentos. La dispersión efectiva de semillas de *C. guianensis* fue nula en La Selva y un fragmento, pero muy baja en los parches de bosque restantes. Las distancias de dispersión de semillas fueron mayores para *C. guianensis* que para *D. panamensis* en tres de los bosques de estudio.

Los porcentajes de germinación de ambas especies fueron evaluados en los cuatro sitios bajo dos tratamientos: semillas enterradas y no-enterradas; simulando la acción de enterrar las semillas por parte de las guatusas (*Dasyprocta punctata*). Esto con el objetivo de evaluar la posible contribución de estos roedores medianos a la regeneración a partir de semilla de ambas especies de árbol. La germinación de *D. panamensis* no varió entre tratamientos, mientras que germinaron más semillas enterradas de *C. guianensis* que no-enterradas.

Además, se evaluó mediante caminatas diurnas la composición y la abundancia de mamíferos en los cuatro bosques de estudio. Se comparó el número de especies y las observaciones directas (avistamientos) e indirectas (huellas y excretas) por kilómetro entre el bosque continuo y los tres fragmentos. Se encontró que la comunidad de mamíferos en el bosque continuo es más compleja que en los bosques fragmentados. Se sugiere que la fragmentación ha causado la reducción o la pérdida de las poblaciones de especies de mamíferos de gran tamaño (peso corporal >10 kg) en los fragmentos de bosque. Pero los fragmentos aún albergan poblaciones de mamíferos pequeños y medianos.

En conclusión, los resultados de las pruebas de germinación y los ensayos de remoción y dispersión de semillas sugieren que la regeneración exitosa a partir de semilla de *D. panamensis* en los fragmentos de bosque depende no solamente de la acción de los roedores medianos, sino posiblemente también de otros dispersores (murciélago *Artibeus lituratus*). Los resultados de *C. guianensis* indican que las guatusas tienen un papel muy importante en la regeneración de esta especie, ya que aparentemente pueden aumentar los porcentajes de germinación de semillas enterradas, dispersan los propágulos a distancias considerables, aunque también pueden provocar una alta mortalidad de plántulas germinadas de semillas que estos mamíferos dispersaron.

Parece necesario que se realicen esfuerzos para mantener o aumentar la conectividad entre parches de bosque, con el objetivo de conservar poblaciones de mamíferos medianos a nivel del paisaje. Además, el aprovechamiento sostenible de especies forestales de semilla grande como *C. guianensis* y *D. panamensis* en bosques fragmentados depende de la conectividad del hábitat para la conservación de las comunidades de mamíferos medianos.

ABSTRACT

Arias-Le Claire, H. 2000. Seed dispersal of two commercial tree species spread by vertebrates in fragmented forests of Sarapiquí, Costa Rica.

Key words: seed predation, dispersal, germination and removal, fragmentation, defaunation, North zone of Costa Rica, La Selva Biological Station, *Dasyprocta punctata*, agouties, scatterhoarding, seed burial, *Dipteryx panamensis*, tonka bean tree, *Carapa guianensis*, royal mahogany.

Seed dispersal, predation, germination and removal of *Dipteryx panamensis* and *Carapa guianensis* were evaluated in four forests in the Northern zone of Costa Rica: three fragments of 344, 142 and 117 ha and one site connected to a national park (Estación Biológica La Selva). All sites have been selectively logged in the past. Now a day the three forest patches are under forest management and are prone to hunting opposing to "La Selva" a protected site.

Seed removal of both tree species was evaluated in two contrasting treatments caged and un-caged. Were found high seed removal percentages of *D. panamensis* in the four sites as well as in both treatments. However seed depredation was lower in La Selva caged treatment than in the three fragmented forests. For *C. guianensis* seed removal was high in all sites only in un-caged approach. It seems likely that *Dipteryx* seeds are more prone to small rodent predation, whereas *Carapa* seeds are mainly prefer by middle-size mammals. *D. panamensis* showed a lower seed predation post-dispersion (higher effective dispersion) in the connected forest than fragmented forests. *C. guianensis* effective dispersion of seeds was equal to zero in one fragment and La Selva, but was very low in the other forests. Mean distance of seed dispersal was higher for *C. guianensis* than *D. panamensis* in three sites.

Germination percentages of both species were evaluated in the four forests under two treatments: unburied and artificially buried seeds. The last treatment simulates the action of scatterhoarding rodents (especially agouties, *Dasyprocta punctata*) and was used to evaluate the possible contribution of these mammals to the regeneration process of both trees. *D. panamensis* germination showed no variation between buried and unburied seeds, since germination of *C. guianensis* was higher for buried seeds than unburied.

In addition composition and abundance of terrestrial mammals were evaluated in all forests. Diurnal walks were conducted for this purpose. Number of species and direct (sightings) or indirect (footprints and excrements) observations per kilometer were compared among sites. Were found contrasting mammals communities between connected forest and forest patches. It is likely that habitat fragmentation cause reduction or loss of large-size mammals (corporal weight >10 kg) populations in fragmented forests. Although the three patches still refuges populations of small and middle-size mammals.

In brief, the results founded suggest that a successful regeneration starting from seeds in *D. panamensis*, not only depends on scatterdhoarding rodents, probably relies also in other agents like bats (specially *Artibeus lituratus*) in fragmented areas. On the other hand the results for *C. guianensis* suggest that agouties have an extremely important role in the regeneration process of this tree. Not only because these rodents may cause high mortality of seedlings emerging from seeds that were dispersed by this mammals, also probably improve germination of buried seeds, and can carry out considerable dispersal away from parental tree.

Protect or increase connectivity in fragmented landscapes seems necessary for conserve populations of middle-size mammals. Additionally timber sustainability of large-seed species like *C. guianensis* and *D. panamensis* relies heavily on conservation of middle-size mammal communities.

1. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales están siendo degradados y fuertemente fragmentados debido a la expansión de las fronteras agrícolas. Muchos estudios en estos remanentes de bosque han revelado que los procesos ecológicos están sufriendo alteraciones notorias (Uhl 1988, Whitmore 1990, Nepstad *et al.* 1991, Saunders *et al.* 1991, Guevara *et al.* 1992, Hobbs 1993, Murcia 1995, Silva *et al.* 1996, Sánchez-Azofeifa *et al.* 1999). Adicionalmente muchas investigaciones han determinado los efectos del manejo forestal; sin embargo no se han realizado muchos estudios enfocados a evaluar la sostenibilidad biológica de bosques fragmentados y a la vez bajo manejo. De manera similar, en estos escenarios en los que la discontinuidad de los bosques es evidente, aún no se han logrado evaluar aspectos de sostenibilidad, mediante criterios ecológicos que demuestren los posibles efectos que tienen el tamaño de los fragmentos, su distanciamiento en relación con otros parches y la posibilidad de establecer uniones entre ellos. Además, este tipo de estudios establecería fundamentos técnicos para la evaluación de posibles corredores biológicos.

Por otra parte, algunos estudios han comprobado que generalmente la fragmentación de los bosques y la cacería en éstos conlleva a la pérdida progresiva o total de ciertas especies animales (defaunación), muchas de ellas mediadoras de procesos ecológicos claves (Redford 1992, Bodmer *et al.* 1997, Hill *et al.* 1997, Bennett 1999, Chiarello 1999, Guariguata *et al.* 2000, Dirzo en prensa). Por lo tanto, se espera que los patrones de remoción y diseminación de propágulos de las especies arbóreas dependientes de cierto tipo de fauna dispersora se vean afectados en estos escenarios al compararlos con los bosques continuos o bajo protección contra la cacería. Cabe destacar que en esta investigación la posible incidencia de la fragmentación sobre la pérdida de especies de fauna se verá traslapado con los posibles efectos de la cacería. Esto se debe a que es difícil establecer fragmentos de bosque ajenos al proceso de defaunación (Bennett y Dahaban 1995) dado que el acceso a los mismos se facilita por la proximidad que tienen con poblados humanos, las diferentes actividades humanas (principalmente agrícolas) que circundan los parches de bosque y las múltiples vías construidas para la extracción de madera o el tránsito a través de los mismos.

De este modo, la presente investigación plantea como problemática central las posibles alteraciones causadas por la fragmentación y la cacería sobre los porcentajes de semillas removidas y dispersadas de dos especies maderables comerciales. Estos como una medida

indirecta de los patrones de actividad, la abundancia y la composición de las comunidades de vertebrados dispersores presentes en las áreas de estudio. Específicamente se busca establecer si la baja abundancia o falta de dispersores terrestres, en especial roedores medianos, disminuye la diseminación de semillas de *Carapa guianensis*, y *Dipteryx panamensis*. Ambas especies son maderables en la zona y sus semillas relativamente grandes presentan un alto grado de dependencia con éstos mamíferos medianos para su dispersión efectiva, en especial las guatusas o agoutis (*Dasyprocta punctata*). En el caso de *C. guianensis* esta dependencia puede ser particularmente baja en sitios inundables, o que periódicamente presentan esta condición, en comparación con bosques no inundados. Esto debido a que el agua se considera un buen dispersor de las semillas de esta especie (Flores 1994).

La fuerte dependencia de ambas especies de árboles se debe a que las guatusas buscan semillas de gran tamaño, especialmente por la alta carga de nutrimento que contienen y las entierran para tiempo después depredarlas. No obstante, muchas de estas semillas enterradas nunca son localizadas por los roedores, situación que posiblemente aumenta sus probabilidades de supervivencia (Smythe 1978, McHargue y Hartshorn 1983, McHargue y Hartshorn 1991, Forget 1992, 1996, 1997b, Guariguata *et al.* 2000).

Además, se plantea que el grado de defaunación existente en los diferentes fragmentos, así como en comparación con la única área de bosque continuo protegido, podría reflejarse en posibles diferencias en los patrones de diseminación de semillas a nivel del paisaje fragmentado.

Esta investigación se fundamenta en la importancia de evaluar los posibles efectos de la fragmentación en escenarios bajo manejo forestal. Además, se enfoca en la necesidad de generar información acerca de procesos ecológicos de interés para asegurar la sostenibilidad del manejo forestal. De este modo, los resultados de esta investigación tienen la posibilidad de beneficiar la conservación de especies de flora y fauna, así como de los procesos en los cuales éstas forman parte. Asimismo, mediante esta investigación se pretende generar conocimiento que pueda ser una valiosa herramienta para los responsables de la conservación en la zona Norte y aquellos involucrados en el manejo sostenible de bosques naturales en este paisaje.

1.1 Objetivos

- **General:** Contribuir al conocimiento de los efectos de la fragmentación y la defaunación sobre los procesos de remoción y dispersión de semillas que realizan los vertebrados en los bosques neotropicales.
- **Específicos:**
 1. Evaluar de manera comparativa la abundancia y la composición de la mastofauna de mediano y gran tamaño en un bosque continuo protegido de la cacería y tres bosques fragmentados bajo manejo forestal, los cuales posiblemente experimentan el proceso de defaunación debido a la fragmentación del hábitat y la presión por cacería.
 2. Cuantificar y evaluar la remoción y la dispersión por la mastofauna en las semillas de *Carapa guianensis* y *Dipteryx panamensis* en un bosque continuo protegido y tres bosques fragmentados bajo manejo.
 3. Evaluar de manera comparativa, tanto en condiciones de bosque continuo como fragmentado, el porcentaje de germinación de semillas no enterradas y enterradas de dos especies maderables dispersadas bióticamente, como un proceso análogo al realizado por los dispersores principales de las especies en estudio.

1.2 Hipótesis

- **Hipótesis general**

En bosques tropicales la fragmentación se asocia en la mayoría de los casos al proceso de defaunación, debido a la pérdida de hábitat y la incidencia de la cacería. De esta manera, se espera que la diseminación de propágulos de las especies arbóreas, que dependen de tal fauna dispersora, se reduzca cuantitativamente en los fragmentos de bosque al compararlos con los bosques continuos protegidos de la cacería.

- **Hipótesis específicas**

1. En los bosques fragmentados se espera que la mastofauna presente una menor abundancia y composición diferente en comparación con los bosques continuos y protegidos de la cacería.

2. La baja abundancia o falta de mamíferos dispersores y depredadores, asociadas a la defaunación en bosques fragmentados, conlleva una disminución en los procesos de remoción y diseminación de semillas de especies arbóreas dependientes de fauna. Por lo tanto, se espera que el porcentaje de semillas removidas de *C. guianensis* y *D. panamensis*, sea menor en fragmentos de bosque en comparación con bosques continuos.
3. La probabilidad de germinación de algunas especies arbóreas de semillas grandes aumenta por la acción de los roedores medianos que entierran las semillas dispersadas, esto debido a que se reducen las posibilidades de depredación, desecación y ataque de patógenos. Por lo tanto se espera que las semillas enterradas presenten un mayor porcentaje de germinación en comparación con las semillas que no son enterradas.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Los bosques húmedos tropicales

Los bosques húmedos tropicales son considerados los ecosistemas terrestres más diversos y complejos de la tierra, se localizan en Africa, Asia y América y se caracterizan porque el clima presenta muy pocos meses secos. Para 1990 se estimó que el área cubierta por bosques húmedos tropicales naturales era aproximadamente unos 1 510 millones de hectáreas. De las cuales alrededor de un 58% se ubica en América, distribuidos en la base del Amazonas y el Orinoco, donde se ubica la mayor extensión; seguida de los bosques de las costas de Colombia y Ecuador y los bosques que se encuentran desde Centroamérica hasta el sur de México, así como una fracción de bosques localizados en la costa atlántica del Brasil (Whitmore 1990, Begon *et al.* 1996, Whitmore 1997, 1998).

A través de la historia del hombre éste ha aprovechado ampliamente los bosques húmedos tropicales y la gran diversidad de organismos que albergan. No obstante, en los últimos años se ha señalado que estos bosques están siendo fuertemente amenazados, a pesar de un incremento notable en la percepción acerca de la importancia de los mismos. Esta gran presión ha respondido principalmente a un incremento desequilibrado de la población humana, que conforme crece ejerce una mayor presión tanto por los productos que ofrecen los bosques, como por el espacio que éstos ocupan (Whitmore 1990, 1998). En la década del 80 se estima que a causa de la deforestación, se perdieron aproximadamente 77 millones de hectáreas de bosque en América, y unos 154 millones en todo el mundo. Por ejemplo, se estima que en el periodo entre 1980 y 85 Costa Rica deforestaba un 3.9 % anual del área remanente. En el periodo comprendido entre 1981 y 1990 se perdieron anualmente 49 600 ha de bosque, un equivalente al 2.27% de la cobertura forestal del país (Whitmore 1990, 1997, 1998).

Uno de los problemas de la conversión o deterioro de los bosques húmedos tropicales es la cosecha comercial ilimitada de madera, esto principalmente debido a que las actividades de ésta índole no son organizadas y se ejecutan de la manera más sencilla, sin una planificación anticipada, resultando en la explotación descuidada y excesiva del bosque y sus recursos en general. Adicionalmente, las vías de acceso al-bosque así como los caminos de extracción de madera construidos favorecen el ingreso de colonos que destruyen los remanentes o cazan algunas especies animales; de este modo el

funcionamiento de estos ecosistemas ya degradados podría llegar a ser colapsados en muchos casos (Whitmore 1998).

Este proceso de pérdida de los hábitats naturales en algunos casos no ha sido completamente devastador, lo cual ha causado que muchos remanentes de bosque de tamaños variables permanezcan embebidos en paisajes dominados por pastizales, campos de siembra, y asentamientos humanos. En muchos casos el resultado de esta transformación en el paisaje ha comprometido el mantenimiento de la biodiversidad que estos fragmentos de bosque presentan y es considerado uno de los grandes problemas contemporáneos para la conservación de esta diversidad (Forman 1995, Schelhas y Greenberg 1996, Whitmore 1997, Bennett 1999).

2.2 El proceso de fragmentación en los bosques tropicales

Como se mencionó anteriormente millones de hectáreas de tierras cubiertas de bosque tropical están siendo convertidas en pastizales o zonas de cultivo. De modo que se están creando escenarios complejos en un paisaje caracterizado por la fragmentación del hábitat natural, en el cual se destacan los mosaicos de zonas abiertas y bosques (Uhl 1988, Whitmore 1990, Nepstad *et al.* 1991, Forman 1995, Whitmore 1998, Sánchez-Azofeifa *et al.* 1999). Este fenómeno se denomina fragmentación, el cual puede definirse como la disminución y fraccionamiento de grandes áreas de bosque natural, generando parches o fragmentos de bosque variables en forma y tamaño, los cuales, además, están bajo diversas condiciones de conectividad y aislamiento en el paisaje (Saunders *et al.* 1991, Forman 1995, Murcia 1995, Schelhas y Greenberg 1996, Bennett 1999).

Dichos parches remanentes están rodeados por una matriz dominada por pastizales, áreas agrícolas y asentamientos o ciudades, lo cual les expone a la incidencia de condiciones ambientales muy variables y su tamaño generalmente no es suficiente para albergar poblaciones considerables de las especies originales del bosque (Saunders *et al.* 1991, Hobbs 1993, Saunders *et al.* 1993, Forman 1995, Murcia 1995, Whitmore 1998, Bennett 1999). De esta manera la integridad genética a largo plazo de muchas especies se verá comprometida; por ejemplo, aquellas especies que presentan naturalmente bajas densidades son las más sensibles a problemas asociados a la endogamia, erosión genética, o a la extinción cuando sus abundancias se reduzcan. Más aún los pequeños ecosistemas contenidos en los fragmentos son incapaces de mantener poblaciones efectivas de grandes

carnívoros y en muchos casos de arreglos completos de especies, lo cual claramente tiene implicaciones sobre otros componentes de la comunidad (Terborgh 1992, Wright *et al.* 1994, Asquit *et al.* 1997, Whitmore 1998, Chiarello 1999, Guariguata *et al.* 2000).

No obstante, la reducción en el hábitat debida a la fragmentación no es la única causa de la pérdida de especies en los heterogéneos paisajes actuales. La biota de estos ecosistemas, sufre de los denominados "efectos de borde", los cuales son causados por la abrupta transición del borde del bosque a otros ambientes de condiciones relativamente menos favorables. Esta repentina transición provoca interacciones que afectan a muchos de los organismos del fragmento, debido a cambios en las condiciones bióticas y abióticas (Murcia 1995). Entre los principales contrastes abióticos entre un borde de bosque y su matriz están, un aumento de la temperatura del bosque, la disminución de la humedad del aire y el suelo y un aumento en la intensidad de la luz en los bordes del fragmento. Se estima que los efectos de estas variables tienen una injerencia aproximada de 50 m a lo interno del parche de bosque (Murcia 1995). Estas variables ambientales en asociación con la pérdida de hábitat se menciona que han sido en muchos casos las causas de extinción para especies naturalmente sensibles a perturbaciones (Schelhas y Greenberg 1996, Bennett 1999).

Por ejemplo, Iida y Nakashizuka (1995) en una investigación realizada en cinco sitios en Kanto, Japón, mencionan que la mayoría de los fragmentos de bosque estudiados presentaban una diversidad de especies vegetales menor que la esperada, al compararlos con los bosques preservados de la zona. Además, destacan que la diversidad de especies vegetales, expresada por medio del índice de Shannon (H'), presentó una correlación significativa con la densidad de los fragmentos de bosque, con el porcentaje de descenso en el área de los parches, el tamaño de los mismos, la edad del fragmento y el estado de desarrollo de éstos. En todos los casos se demostró que la fragmentación ejerce efectos negativos sobre la riqueza de especies vegetales. Por otra parte, Saunders *et al.* (1993), presentan otro ejemplo que destaca la reducción de especies debido a los efectos de la fragmentación. Estos autores mencionan que asociado con la pérdida de bosque, la introducción de especies exóticas y endémicas de la región de Kellerberrin al oeste de Australia (14 millones de hectáreas), se han perdido alrededor del 93% de la vegetación nativa (Saunders *et al.* 1993).

Adicionalmente, la fragmentación de los bosques tropicales conlleva en muchos casos el fenómeno conocido como defaunación, o pérdida parcial o total de especies de fauna (Dirzo y Miranda 1990, Redford 1992, Chiarello 1999, Guariguata *et al.* 2000). Este proceso puede ser de forma indirecta o directa, y se caracteriza porque es casi imperceptible en comparación con otras alteraciones de los ecosistemas como la deforestación (Redford 1992, Dirzo en prensa). De tal modo la defaunación indirecta es la eliminación de fauna por efecto de actividades humanas que no tienen por objetivo principal manipular o aprovechar especies de animales. En los bosques tropicales la destrucción del hábitat es la causa principal de defaunación indirecta y la mayor actividad que la provoca es la explotación no planificada de maderera. Este modo de destrucción del hábitat en muchos casos elimina especies de árboles de las cuales dependen muchos animales por sus frutas o semillas; además, la extracción de madera puede destruir sitios de anidación, u otras áreas críticas. Una forma menos obvia de defaunación indirecta es la causada por la extracción masiva de productos no maderables como semillas o frutos (Redford 1992, Dirzo, en prensa). Por ejemplo, la remoción de grandes cantidades de la nuez del Brazil (*Bertholletia excelsa*) en un parche de bosque tropical, indudablemente afecta los animales que se alimentarían de estas nueces (Redford 1992).

Por otra parte la defaunación directa es definida por Redford (1992) como la eliminación deliberada de animales por causa de actividades humanas. Esta forma de pérdida de especies ha llamado la atención de conservacionistas e investigadores recientemente y se ha asociado con dos formas de cacería, la de subsistencia y la comercial. Por ejemplo, en la Amazonía Brasileña, Redford (1992) estimó que debido a la cacería de subsistencia se eliminan anualmente unos 19 millones de animales, de los cuales 14 millones corresponden a mamíferos, esto sin incluir aquellos animales que son heridos fatalmente. Además, este mismo autor menciona que la cacería comercial junto con la de subsistencia podría exterminar unos 60 millones de animales al año, según datos recopilados a inicio de la década de los 80.

Otros ejemplos, que ilustran la magnitud de la actividad de cacería los presentan Fa *et al.* (1995), Fitzgibbon *et al.* (1995), Bodmer *et al.* (1997) y Wright *et al.* (2000). En el caso de las comunidades de mamíferos de la Amazonía, Bodmer *et al.* (1997), mencionan que una gran cantidad de investigaciones acerca de la extinción de especies se han relacionado con la deforestación, sin embargo, se han registrado extinciones desde 1600, las cuales se han relacionado a la sobre explotación por cacería. Además, destacan

que la cacería en la Amazonía tiene implicaciones significativamente diferentes para diversas especies. De esta manera se podría señalar que el fenómeno de la defaunación posiblemente no afecte a todas las especies animales por igual.

Fa *et al.* (1995), por su parte determinan que la cacería comercial de mamíferos en Guinea Ecuatorial, según datos recopilados en un año en dos mercados de la región, alcanza a eliminar más de 16 000 animales. Estos autores mencionan que un total de 10 812 especímenes pertenecientes a 13 especies se encontraron en el comercio de Bioko y en el mercado del Río Muni se contabilizaron un total de 6 160 restos de 30 especies. Al comparar las cosechas actuales con los estimados de cosechas potenciales se encontró que cinco especies de primates y un ungulado de las 13 especies utilizadas en Bioko son cazadas de manera insostenible, mientras que en el otro sitio solo dos de 17 especies estaban siendo sobre explotadas. Por otra parte, estudios de Fitzgibbon *et al.* (1995) en Kenya recalcan la importancia de las poblaciones de mamíferos como fuente de proteína para las comunidades locales de los bosques de Arabuko-Sokoke. Por ejemplo, se estimó que en 1991 la biomasa total de cosecha en este sitio sobrepasaba los 350 kg/km², de la cual el 95% eran cerdos salvajes, primates y edentados. No obstante, estos autores mencionan que las mayores cifras en cuanto a individuos se recargaban en una sola especie, la musaraña elefante (*Petrodomus tetradactylus*).

Estos estudios ilustran la magnitud de la cacería en diversas comunidades de fauna propias de zonas boscosas. No obstante, los impactos de la cacería en áreas de bosque fragmentado podrían magnificarse. Esto debido a que los remanentes de bosque, por lo general sufren de los efectos de la defaunación causados no sólo por la intrusión humana, sino también por la destrucción del hábitat (Dirzo en prensa). Además, los parches de bosque, como se mencionó anteriormente son propensos a las actividades de cacería por su cercanía a poblados y al hecho de que generalmente presentan muchas vías de acceso que facilitan la entrada a estas áreas (Bennett y Dahaban 1995).

De este modo, el fenómeno de defaunación puede considerarse como uno de los procesos más perniciosos en los paisajes fragmentados, dadas las posibles consecuencias que causa la reducción o eliminación de al menos algunas especies de fauna en los ecosistemas. Es así como se puede mencionar que algunos de los procesos que pueden ser alterados son la dispersión de semillas, el reclutamiento de las especies de flora, la polinización, al igual que la estructura y composición de las comunidades vegetales y en muchos casos las mismas

interacciones dentro de las comunidades de fauna (Dirzo y Miranda 1990, 1991, Chapman y Chapman 1995, Asquith *et al.* 1997, Benítez-Malvido 1998, Bennett 1999, Guariguata *et al.* 2000).

Se puede decir entonces, que la fragmentación del hábitat es un proceso dinámico que puede causar pérdida de especies en los bosques remanentes, cambios en la composición y abundancia de las comunidades de flora y fauna, cambios en los procesos ecológicos de los ecosistemas, al igual que en muchos procesos a nivel del paisaje (Dirzo y Miranda 1991, Hobbs 1993, Saunders *et al.* 1993, Iida y Nakashizuka 1995, Bennett 1999, Chiarello 1999). Dichos cambios son el resultado de una pérdida generalizada de hábitat a nivel del paisaje, una reducción significativa en el tamaño de los parches de bosque remanentes y un incremento en el aislamiento debido a las nuevas formas de uso de la tierra que rodean los fragmentos (Saunders *et al.* 1991, Bennett 1999).

2.3 Los mamíferos en los bosques fragmentados: su papel en la dispersión y depredación de semillas

La reproducción en las plantas es un proceso complejo en el cual la mayoría de sus pasos (polinización, producción de frutos y semillas, dispersión y depredación de semillas, germinación y reclutamiento) involucran directamente interacciones con animales. De este modo, estas interacciones podrían ser susceptibles a la fragmentación ya sea por los efectos en las especies vegetales, animales, o en ambas (Murcia 1996).

En el caso de la dispersión y depredación de semillas se destaca que es un proceso crítico debido a que en casi todas las plantas un gran número de sus semillas cae cerca de la planta progenitora y muy probablemente perecen rápidamente. Esto se relaciona con una vulnerabilidad muy alta de las semillas o plántulas que permanecen juntas en grandes densidades. En este momento es cuando los propágulos son más propensos a ataques de hongos, herbívoros o depredadores de semillas (Ridley 1930 citado por Janzen 1970). De este modo, las semillas que son dispersadas lejos de la planta progenitora serán las que posean la mayor probabilidad de perpetuar la especie (Howe y Smallwood 1982, Augspurger 1984, Howe y Westley 1986, Forget 1994, Chapman y Chapman 1995).

Bajo estas condiciones es que las asociaciones entre una planta y sus agentes dispersores cobran gran relevancia, principalmente porque estos agentes pueden aumentar o disminuir las posibilidades de la planta de completar su reproducción de manera exitosa

(Ridley 1930 citado por Janzen 1970, Howe y Westley 1986). En este sistema se pone en juego la reproducción de las plantas, lo cual explica porque los patrones de dispersión y depredación son el resultado de una muy elaborada evolución entre las plantas y los diferentes agentes involucrados en estos procesos (Janzen 1971, Janson 1983). No obstante, la importancia de la diseminación de los propágulos, se puede explicar mediante las posibles ventajas que confiere la dispersión de semillas a las plantas progenitoras. Estas posibles ventajas se resumen en tres hipótesis principales, mencionadas por Howe y Smallwood (1982), las cuales tratan de explicar las fuerzas evolutivas que producen el fenómeno de dispersión de frutos y semillas.

a). Hipótesis del escape: Este argumento se fundamenta principalmente en la posibilidad de evitar mortalidades desproporcionadas de semillas y plántulas al estar cerca del árbol progenitor (Janzen 1970). Esto implica que las semillas que se alejan de las proximidades del árbol "madre" podrían tener un éxito mucho mayor en comparación con las semillas que caen y permanecen cerca.

b). Hipótesis de colonización: En este caso se dan colonizaciones en sitios o momentos de disturbio en el bosque. Esta idea se basa en el cambio constante que sufren los hábitats. De esta manera, la dispersión en el espacio y el tiempo permite a un árbol progenitor producir progenie capaz de tomar ventaja de ambientes no competitivos en el momento en que éstos están disponibles.

c). Hipótesis de dispersión dirigida: Esta idea se fundamenta en la posibilidad de encontrar microhábitats apropiados para el establecimiento y crecimiento. En este caso se asume que las adaptaciones asociadas a la dispersión aseguran que la progenie alcance sitios idóneos para su establecimiento. Esta última hipótesis está relacionada estrechamente con el supuesto de que la distribución de las plantas adultas refleja la distribución de la dispersión.

Las tres hipótesis disminuyen la importancia de la dispersión a larga distancia y fundamentan sus argumentos en que existen evidencias para afirmar que la dispersión local (en menor escala) tiene suficientes causas evolutivas para explicar el fenómeno de dispersión en general. No obstante, la dispersión a gran escala indudablemente es considerada de gran importancia a nivel biogeográfico, lo cual evidencia que la distancia juega un papel relevante según las condiciones en que se plantea el problema de diseminar los propágulos de una planta.

Por otra parte, se menciona que la producción de frutos carnosos por las angiospermas y su consumo por una gran diversidad de vertebrados es un fenómeno genuino de los bosques tropicales. De modo que en los bosques lluviosos neotropicales la dispersión de semillas por animales es crítica, dado que alrededor de un 70 % o más de las especies arbóreas dependen de dispersores vertebrados para su reproducción exitosa (Howe 1979, Fleming *et al.* 1987, Howe y Smallwood 1982, Loiselle *et al.* 1996). Por su parte muchos mamíferos juegan un papel importante en la dispersión de frutos y semillas, principalmente porque en algunos casos aumentan la probabilidad de supervivencia de los propágulos dispersados (Howe y Smallwood 1982; Forget 1994). Además, tienen un fuerte efecto sobre diversos aspectos del bosque como la estructura, la composición florística, la diversidad y la regeneración natural (Pannell 1989, Dirzo y Miranda 1990, Terborgh 1992; Hammond *et al.* 1996).

Sin embargo, en algunos casos son los mismos mamíferos que ejercen una gran presión selectiva sobre las semillas (Janzen 1971; Schupp y Frost 1989; West 1989; Schupp 1990; Forget 1992; Middleton y Mason 1992; Forget *et al.* 1994; Lott *et al.* 1995) Por ejemplo, Chapman y Chapman (1996) destacan que la depredación de semillas por mamíferos es la principal causa que evita la regeneración de árboles en bosques neotropicales. No obstante, estos mismos autores en el año 1995 exponen la importancia de los dispersores, al destacar una reducción en la riqueza de árboles con frutos en sitios que carecen de algunas especies de mamíferos dispersores.

Algunos mamíferos como los roedores pueden actuar como depredadores o dispersores según sus densidades de población, la abundancia de semillas o la densidad de las plantas que prefieran como alimento (West 1989, Forget 1992, Forget *et al.* 1994). Por ejemplo, roedores caviomorfos, como las especies de los géneros *Dasyprocta* y *Myoprocta* tienen un papel realmente importante en el reclutamiento de varias especies arbóreas tropicales de interés comercial, como *Bertholletia excelsa*, *Carapa guianensis*, *Dipteryx panamensis*, *Lecythis ampla* y *Virola spp.*, al igual que algunas especies que no poseen tanto interés para el ser humano, tales como la palma *Astrocaryum standleyanum* y el árbol de sotobosque *Gustavia superba*. Estas especies generalmente poseen semillas grandes, con una fuerte carga de nutrimento para el desarrollo de las plántulas, característica que las hace muy apetecidas por estos roedores de mediano tamaño (Smythe 1989, Forget y Milleron 1991, Forget 1992, Peres y Baidier 1997, Peres *et al.* 1997, Guariguata *et al.* 2000).

Estos mamíferos, en especial los del género *Dasyprocta* colectan las semillas y las entierran entre 15 y 20 metros del árbol progenitor, para después consumirlas; tal patrón se debe a que acumulan alimento para las épocas de escasez, lo que se explica por sus bajas reservas de grasa (Smythe 1978, 1989, 1991). Sin embargo, muchas de las semillas enterradas nunca son encontradas por los roedores, lo que aumenta sus probabilidades de germinar en comparación con semillas que no fueron diseminadas ni enterradas (Forget y Milleron 1991, Forget 1994). Esto se asocia a una reducción en las posibilidades de que las semillas sean depredadas, sufran desecación y sean atacadas por patógenos, debido a que los propágulos permanecen enterrados (Forget 1994).

De este modo, Forget (1994) en un estudio realizado en Guinea Francesa sobre el establecimiento de plántulas de *Voucapoa americana* (Leguminosae), menciona que la mayoría de las semillas (no enterradas) encontradas bajo adultos no logran establecerse, hasta 8 meses después de ser dispersadas, mientras que todas las plántulas supervivientes crecieron de semillas que fueron enterradas por estos roedores medianos. Este mismo autor, en un estudio posterior menciona que la regeneración efectiva de esta leguminosa depende de que existan grandes poblaciones de roedores, cuando las condiciones de humedad son propicias para el establecimiento de las plántulas lejos de los árboles progenitores (Forget 1997a).

Por otra parte, estudios de Forget (1996) en el mismo país, pero en los que se evaluó la remoción de semillas de *Carapa procera* (Meliaceae), muestra como estos roedores pueden regular las posibilidades de reclutamiento de una especie al actuar como dispersor o depredador. De este modo, se determinó que en épocas de gran abundancia de semillas los roedores dispersan una buena cantidad, pero dejan grandes proporciones de semillas sin dispersar. Es así como dejan la gran mayoría de los propágulos a merced de depredadores como saínos (pecaríes) e insectos. No obstante, en épocas de baja producción de frutos es cuando los roedores dispersan la mayor proporción de semillas, pero es en estas épocas cuando probablemente depredan una mayor proporción de las semillas dispersadas. Cabe destacar que la producción de frutos en esta planta está asociada con las épocas denominadas lluviosas y la más baja fructificación con estaciones de baja precipitación.

En el caso de *Carapa guianensis*, aparentemente se presentan ciclos de producción masiva de semillas cada dos años, debido a su sincronización fenológica. Además, entre los años de mayor producción se dan cosechas de menor tamaño. Estos episodios de fructificación

concuerdan con épocas lluviosas y ocurren aproximadamente ocho meses después de la floración del año anterior. Estas características probablemente se relacionan con una mayor probabilidad de supervivencia de las plántulas en sitios anegados (McHargue y Hartshorn 1983; McHargue y Hartshorn 1991). Además, la sincronía en la fenología se puede interpretar como una respuesta asociada a las características de tamaño de sus semillas y a que estas son dispersadas y depredadas por los roedores. De acuerdo con estudios de Smythe (1970), probablemente las poblaciones de dispersores no son capaces de depredar la gran cantidad de semillas producidas de forma sincrónica.

Por otra parte, estudios realizados en la zona Norte de Costa Rica, Guariguata *et al.* (2000) determinaron que la posible pérdida o reducción de las especies de fauna dispersora, como las guatusas (*Dasyprocta punctata*) en áreas de bosque fragmentado provoca alteraciones en procesos importantes como la dispersión de semillas, así como el reclutamiento de especies de interés como *Carapa*, *Lecythis* y *Virola spp.* Este estudio señala que al comparar un fragmento de bosque, bajo los efectos de la cacería, con un área de bosque protegido, los porcentajes de remoción de semillas, al igual que la proporción de dispersión secundaria de semillas de especies como *C. nicaraguensis* (nombre también aceptado para *C. guianensis*, según Missouri Botanical Garden 1999) y *L. ampla*, fueron mayores en el área protegida. Esto indica posiblemente diferencias en los patrones de actividad, abundancia o composición de las comunidades de vertebrados dispersores de semillas. A la vez, este estudio enfatiza en las posibles consecuencias indirectas de la cacería sobre las poblaciones de especies vegetales, principalmente aquellas de semillas grandes las cuales dependen en gran medida de roedores para su regeneración efectiva.

Finalmente, varios autores destacan como la cacería en bosques manejados, tiene consecuencias que se deben considerar como perniciosas para el mantenimiento de esos ecosistemas. Esto debido a que la presión de cacería en estos bosques, así como en las áreas fragmentadas, puede ser muy alta, y la principal preferencia es por especies de aves y mamíferos, que juegan un papel importante como dispersores de semillas (Howe y Smallwood 1982, Redford 1992, Bennett y Dahaban 1995, Bodmer *et al.* 1997, Guariguata y Pinard 1998). Además, Guariguata y Pinard (1998) mencionan que la caza de especies como los roedores medianos (por ejemplo, los caviomorfos mencionados anteriormente) puede tener un carácter negativo sobre las poblaciones de algunas especies de árboles. Es así como, se han acumulado evidencias acerca del efecto que causan las variaciones en las comunidades de mamíferos en el reclutamiento de las especies de

árboles del bosque neotropical (ver Dirzo y Miranda 1990, 1991, Chapman y Chapman 1995) ya que la cacería, el aislamiento espacial y la fragmentación alteran significativamente los arreglos de especies en las comunidades de mamíferos (Guariguata y Pinard 1998).

2.4 La fragmentación en la zona de Sarapiquí

En Costa Rica, la deforestación ha alcanzado tasas alarmantes. Por ejemplo entre 1950 y 1970 se perdieron unas 50 000 hectáreas por año de bosque natural y a finales de 1997 se deforestó aproximadamente 16 400 ha por año (Watson *et al.* 1998). Específicamente, la zona Norte de Costa Rica ha experimentado una considerable pérdida de su cobertura forestal y hoy día presenta un paisaje altamente fragmentado. En estudios de Sánchez-Azofeifa *et al.* (1999) en Sarapiquí, se estima que en 1976 los fragmentos de bosque en la zona presentaban un área promedio de 0.95 km², en cambio en 1996 se estima tenían un promedio de 0.25 km².

Los bosques de esta zona, desde los años 50 cuando se abrió la frontera agrícola, han sido aprovechados forestalmente. Hoy en día, éstos mismos bosques siguen produciendo madera, sin embargo las actividades tienen un carácter más organizado que las del pasado (Butterfield 1994). Por lo que se debe considerar que el paisaje de esta parte de Costa Rica, está caracterizado por la presencia de pastizales y campos de siembra que generalmente rodean los fragmentos de bosque que aún permanecen en Sarapiquí (Montagnini 1994). Probablemente esta condición está alterando algunos procesos en el ámbito de los ecosistemas como la regeneración, la dispersión de semillas y la polinización. Esto debido a que los pequeños remanentes de bosque se encuentran en un medio de estructura vegetal y constitución florística muy contrastante.

La fragmentación en la zona Norte es un proceso en marcha que debería ser una preocupación para los responsables de la conservación del área, así como, aquellos involucrados en el manejo sostenible de bosques naturales en la zona. Actualmente, los procesos de deforestación y fragmentación, no son tan acelerados como en décadas pasadas. Pero, algunos autores como Sánchez-Azofeifa *et al.* (1999) mencionan que posiblemente la reducción de la cobertura vegetal ocurrida y la discontinuidad actual de los ecosistemas, podrían causar la pérdida de una gran proporción de la biodiversidad del paisaje de Sarapiquí.

2.5 Descripción de las especies de estudio

Las especies de árboles de esta investigación, *Carapa guianensis* y *Dipteryx panamensis*, fueron seleccionadas con base en una serie de características comunes que las hace de gran interés para este estudio. Por ejemplo, su madera es de gran calidad y dureza razón que las hace elementos importantes en la comercialización de la industria forestal (Flores 1992, 1994). Además, es importante destacar que las dos especies de árboles son aprovechadas por el mercado forestal actualmente en el área de estudio.

Las dos especies se caracterizan porque son elementos importantes en el dosel de los bosques lluviosos neotropicales, debido a que sus frutos y/o semillas son consumidos por una gran gama de especies animales. Las dos especies presentan semillas de tamaño relativamente grande, por lo que la diseminación efectiva de sus propágulos depende en gran medida de vertebrados medianos y grandes. De este modo, se espera que los patrones de diseminación y por ende la regeneración de estas especies sea reducida en áreas en las cuales las poblaciones de vertebrados dispersores son bajas.

Finalmente, se debe considerar que en investigaciones previas en la zona de estudio, específicamente al comparar la dispersión de semillas de *C. nicaraguensis* en Tirimbina y la Estación Biológica La Selva, Guariguata *et al.* (2000) mencionan que aparentemente esta especie, al igual que *Lecythis ampla*, sufre de un bajo reclutamiento a partir de semillas en los sitios defaunados.

2.5.1 *Carapa guianensis* (caobilla, cedro macho)

La especie *Carapa guianensis* conocida como caobilla pertenece a la familia Meliaceae, se ubica en tierras bajas del neotrópico y es abundante en áreas que están inundadas de forma temporal o permanente. (McHargue y Hartshorn 1991). Esta especie presenta un fuste liso y cilíndrico, con la corteza externa escamosa de color pardo-rojizo, y con hojas paripinnadas alternas distribuidas helicoidalmente (Flores 1994).

En Costa Rica la caobilla se ubica en la zona Norte, Atlántica, Pacífico Central, con mayores densidades en sitios entre los 40 y 100 metros sobre el nivel del mar. Esta especie de dosel llega a medir unos dos metros de diámetro y una altura entre los 40 y los 60 m. Como se mencionó anteriormente esta especie es abundante en áreas inundadas por lo que es común encontrarla en rodales puros en bordes de pantanos o marismas pobladas de

manglares, a lo largo de bancos ribereños y en zonas bajas inundables (Flores 1994).

Según estudios de Frankie *et al.* (1974) esta especie produce abundantes cantidades de frutos cada dos años. Por lo general, la fructificación se concentra entre los meses de mayo y agosto, comúnmente ocho meses después de la inflorescencia del año anterior. Sin embargo, este comportamiento es un carácter individual, por lo que los árboles de un mismo sitio pueden florecer y fructificar en años distintos (McHargue y Hartshorn 1991, Flores 1994)

Los frutos son una cápsula dehiscente de color café corchosa y tiene un diámetro de 10-14 centímetros. Las semillas tienen tres lados planos y uno redondeado. Cuando los frutos alcanzan la madurez después de ocho meses caen al suelo y se parten en cuatro segmentos, generalmente cada uno con dos semillas (4 a 5 cm de diámetro y un peso promedio de 25-35 gramos) (McHargue y Hartshorn 1991).

McHargue y Hartshorn (1991) mencionan que los árboles de esta especie pueden producir unas 2 000 a 4 000 semillas cuando el diámetro a la altura del pecho (DAP) está entre 60 y 100 cm. Por otra parte se menciona que los propágulos al caer son rápidamente removidas o depredadas por vertebrados, en proporciones de hasta un 80 o 90%. Los principales agentes dispersores de estas especie son las guatusas (*Dasyprocta punctata*), no obstante los pecaríes de collar (*Pecari tajacu*), los de labios blancos (*Tayassu pecari*), los tepezcuintles (*Agouti paca*) y los roedores menores también participan en la mortalidad y en la diseminación de las semillas.

Las semillas de *C. guianensis* son recalcitrantes, por lo tanto es muy sensible a la desecación y las variaciones de la temperatura. La germinación es hipógea y es rápida en suelos húmedos, cuando las semillas están debajo del árbol progenitor. En condiciones naturales de buena humedad y aireación la germinación inicia a los 15 días. Por otra parte se menciona que un exceso de humedad o resequeidad evitan la germinación. Algunos dispersores como las guatusas entierran las semillas, lo cual podría evitar el desecamiento. De este modo, las semillas pueden germinar en sitios expuestos y las plántulas crecen aceleradamente en sitios iluminados (McHargue y Hartshorn 1991, Flores 1994).

La madera constituye el producto más apreciado de esta especie, es firme y tienen diversos usos en ebanistería, carpintería y construcción en general. Esta madera es considerada un buen sustituto de otras maderas como la caoba (*Swietenia macrophylla*), el roble

(*Quercus spp*) y el nogal (*Juglans nigra*). Otro producto que ofrece esta especie son los aceites extraídos de las semillas, los cuales son empleados en la fabricación de jabón, velas e insecticidas (Flores 1994).

2.5.2 *Dipteryx panamensis* (almendro, almendro de montaña, almendro amarillo)

Esta especie de Fabaceae pertenece a la subfamilia Papilionoideae y es propia o endémica de la zona comprendida entre Costa Rica, Panamá y Colombia. Es un árbol emergente bastante abundante en el bosque húmedo tropical, muy húmedo tropical y premontano húmedo. Esta especie crece comúnmente sobre suelos aluviales y arenosos y a veces, sobre suelos franco arcillosos y ácidos. Se menciona que su distribución va desde los 20 a los 1 300 m.s.n.m. En Costa Rica se le considera como una especie relativamente escasa; sin embargo, es común encontrar almendro de montaña en tierras bajas y planicies de la costa atlántica (Flores 1992).

Los árboles adultos de *D. panamensis* presentan un fuste de color pardo rojizo, liso, recto y con raíces basales amplias sin gambas. La altura de los individuos adultos puede variar entre 15 y 50 m y el DAP entre 1.0 y 1.5 m. Las hojas de esta especie son alternas pinnadas y poseen de 10 a 20 folíolos con superficies casi glabras. Las flores de color púrpura se agrupan en panículas terminales o laterales de 30 a 50 cm de longitud y son hermafroditas. Por otra parte el fruto de la especie presenta entre 6 a 8 centímetros de largo y 4 a 5 cm de ancho. Esta estructura es una vaina dehiscente corta, gruesa y dura, que está comprimida lateralmente y tiene forma ovalada u obovada; son de color verde en estado inmaduro, mientras que cuando maduran son de color amarillo pálido o verde musgo. Cada fruto puede contener una semilla de 4.5 a 6 cm de largo y 3 a 3.5 cm de ancho, con un grosor entre 1 y 1.6 cm. Estas semillas son de tipo sobrecrecidas, debido a que su crecimiento está limitado por el tamaño de la vaina, son recalcitrantes y muy sensibles a la desecación. No obstante, cerca de un 10 % de las vainas se desarrollan sin semillas. (Flores 1992).

La época de producción de flores de *D. panamensis* ocurre entre mayo y julio, y se ha documentado que individuos de 5 años de edad, en la Estación Biológica La Selva ya producen flores. Esta especie presenta una floración asincrónica y polinización cruzada obligada. Por otra parte, la fructificación inicia a principios de julio, y los frutos ya maduros caen entre noviembre y marzo. La dispersión de semillas depende de animales los cuales son atraídos por el olor del fruto, el mesocarpo comestible y las reservas de almidón y

lípidos que poseen las semillas. Sin embargo, esta especie también presenta características para evitar la depredación, como lo son el endocarpo pétreo y la dehiscencia tardía (Flores 1992).

Se menciona que *D. panamensis* junto con otras especies emergentes y del dosel como *Carapa guianensis* y *Lecythis ampla*, entre otras; contribuyen al establecimiento de fauna en los bosques tropicales húmedos y muy húmedos. De este modo se destaca que muchos vertebrados dependen de los frutos de esta especie de dosel. Por ejemplo, muchas especies de aves frugívoras, como las loras (*Amazona farinosa*, *A. autumnalis*), los pericos (*Brotogeris jugularis*) y lapas verdes (*Ara ambigua*) se alimentan de este árbol; esta última come tanto frutos como semillas inmaduras. Otras aves como las oropéndolas (*Psarocolius montezuma*), los tucanes y tucancillos (*Ramphastos sulfuratus*, *Pteroglossus torquatus*), también visitan estos árboles para depredar algunas semillas y diseminar una buena proporción de ellas (Flores 1992).

Además, se menciona que las guatusas son depredadores y dispersores muy importantes en la regeneración de esta especie. Esto debido a que estos roedores pueden aumentar las probabilidades de supervivencia tanto de las semillas como las plántulas, ya que pueden transportar las semillas hasta 50 m lejos del árbol progenitor, y las pueden enterrar reduciendo la incidencia de la herbivoría y el daño del ápice, los cuales se asocia con una gran densidad de plántulas y la proximidad de éstas al árbol progenitor. Adicionalmente, se menciona que algunas especies como las zarigüeyas (*Didelphis marsupialis*) y algunos monos (*Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, *Cebus capucinus*) son comensales y dispersores ocasionales. En cuanto a algunas especies de murciélagos frugívoros como *Carollia perspicillata*, *C. castanea*, *Artibeus jamaicensis* y *A. lituratus* se menciona que éstas se alimentan del mesocarpo carnoso de los frutos. No obstante, solo *A. lituratus*, por su mayor tamaño, efectúa una dispersión considerable, debido a que es capaz de transportar los frutos hasta los sitios de percha para alimentación y reposo (Bonaccorso *et al.* 1980, Flores 1992).

Por otra parte Flores, (1992) menciona que esta especie es capaz de germinar, establecerse y sobrevivir bajo dosel maduro. Sin embargo, las condiciones necesarias para que las semillas germinen son diferentes a las que requiere la plántula para crecer. De este modo, se menciona que las semillas son muy sensibles a la desecación, mientras que las plántulas muestran un mayor crecimiento en áreas de bosque primario con luz directa o en claros, en

comparación con el crecimiento de las mismas debido a la incidencia de luz lateral en los ambientes de sotobosque (Flores 1992).

La germinación de esta especie es de tipo epígea y muy uniforme en condiciones naturales. Aproximadamente a los 10 días, la radícula emerge a través de una ruptura en la cubierta seminal. Dos o tres días después se posibilita la salida al exterior de la radícula por medio de la apertura de las valvas endocárpicas. El hipocótilo de color verde pardo verdoso, inicia su desarrollo a los 13 o 15 días y eleva los cotiledones y la plúmula incluidos dentro de las valvas endocárpicas. Estas plántulas poseen dos eófilas opuestas, que comienzan su desarrollo dentro de la semilla y lo culminan entre 22 y 25 días después del inicio de la germinación. Las primeras metáfilas completan su desarrollo después de 30 o 35 días, y al igual que las eófilas y las subsiguientes hojas presentan la misma estructura que las hojas de la planta adulta. Finalmente los cotiledones caen aproximadamente 40-45 días después de la germinación (Flores 1992)

D. panamensis se considera como una especie con gran potencial ornamental por su belleza, aunque el principal producto comercial que provee es la madera. Este producto se caracteriza por ser extremadamente pesado, denso, duro, perdurable y con alta resistencia mecánica. Esta madera es utilizada en construcción pesada como pisos industriales, puentes, durmientes de ferrocarril, construcciones marinas (barcos y botes), equipos deportivos y mangos de herramientas agrícolas. Adicionalmente, las semillas pueden ser tostadas y los embriones se consumen como nueces. En la industria de los jabones de tocador se utilizan algunos aceites que se extraen del mesocarpo del fruto (Flores 1992).

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 Area de Estudio

La presente investigación se realizó en la zona Norte de Costa Rica, específicamente en el cantón de Sarapiquí, Provincia de Heredia. Este sitio se localiza en la región baja de la vertiente caribeña. Las actividades de campo se desarrollaron en tres fragmentos de bosque bajo manejo forestal (llamados aquí Starke, Rojomaca y Paniagua), así como en la Estación Biológica La Selva (en adelante La Selva) (Figura 1). En este último sitio las actividades se concentraron en la sección de bosque primario anteriormente intervenido, específicamente en el área del Anexo Sarapiquí (Mc Dade y Hartshorn 1994).

La selección de los bosques fragmentados bajo manejo forestal se realizó con base en datos de inventarios forestales y parcelas permanentes de muestreo suministrados por la Fundación para el Desarrollo y Conservación de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR). De tal modo que de un total de 24 fincas se seleccionaron tres bosques que poseían las dos especies de estudio, considerando que estos no se ubicaran muy distantes entre sí y respecto a La Selva; esto último para facilitar los aspectos de movilización. Finalmente, la selección de los fragmentos consideró la posible influencia de la cacería, el tamaño, y principalmente la presencia de las especies maderables de interés. Todos los sitios donde se realizaron los estudios no presentaban características de ser bosques predominantemente anegados o inundables de forma periódica o permanente.

3.1.1 Estación Biológica La Selva

La Estación Biológica La Selva (La Selva) se ubica en la confluencia de los ríos Sarapiquí y Puerto Viejo (10° 26'N, 83° 59'O). La precipitación promedio anual en la estación es de aproximadamente 4 m, y su temperatura promedio es 25.8 °C, con un rango diario de variación que va de los 6 a los 12 °C. Esta estación abarca un total de 1536 hectáreas con una elevación mínima de 35 m.s.n.m. y máxima de 137 m.s.n.m. (McDade y Hartshorn 1994).

Según la clasificación de Zonas de Vida de Holdridge (1967), la estación presenta principalmente características de bosque muy húmedo tropical. En ésta se distingue que el 55% del área es bosque primario, 7% se denomina bosque primario previamente talado de manera selectiva, un 11% es bosque secundario joven, 18% se encuentra en condición de

pastizal en sucesión temprana, el 8% son plantaciones abandonadas y un 1.5% son áreas demostrativas, de experimentación y de infraestructura (McDade y Hartshorn 1994).

Los estudios en La Selva se concentraron dentro del Anexo Sarapiquí (aprox 631 ha) en el área de bosque primario anteriormente intervenido (hace aproximadamente 30 años esta área fue selectivamente maderada) y se consideró como sitio control en comparación con los fragmentos de bosque manejado. Esto debido a que la estación presenta condiciones de área protegida contra la cacería, además es una gran extensión de bosque conectado al Parque Nacional Braulio Carrillo. Específicamente los ensayos se llevaron a cabo entre los 900-1200 metros del Sendero Sarapiquí del Anexo Sarapiquí. Esta área tiene un historial complicado respecto al uso de la tierra, debido a su extensión, y a su constante cambio en las prioridades de uso y de propietarios (Pierce 1992 citado por Guariguata y Dupuy 1997). Anteriormente en esta zona se presentaron actividades de pastizales, cultivos de subsistencia y de extracción selectiva de madera.

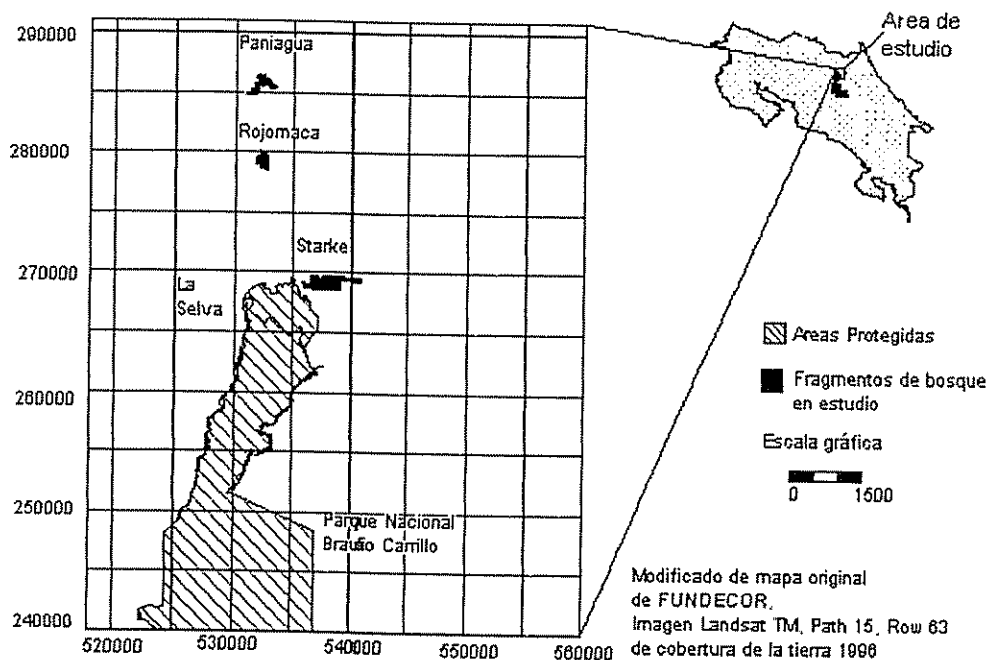


Figura 1. Esquema de la ubicación geográfica del área de estudio. Zona Norte de Costa Rica.

3.1.2 Fragmentos de bosque manejados

La información de los tres fragmentos de bosque en estudio fue recabada de los planes de manejo forestal correspondientes, los cuales fueron elaborados por funcionarios de FUNDECOR.

3.1.2.1 Starke

El fragmento de bosque denominado Starke se ubica en el distrito de Puerto Viejo del cantón de Sarapiquí (provincia de Heredia) a menos de 2 km del centro de Puerto Viejo. Se encuentra en las hojas cartográficas Río Cuarto 3347 II y Río Sucio 3447 III entre las coordenadas verticales 536000-541000 y las coordenadas horizontales 269000-270000.

El terreno presenta una elevación mínima de 30 m.s.n.m y la máxima es de 50 m.s.n.m. Las pendientes varían entre el 0 y el 50%. Este bosque comprende unas 344 hectáreas, con un 85% de bosque para la producción de madera y 15% para la protección. Hace aproximadamente tres años este parche de bosque fue aprovechado forestalmente en una operación planificada. Este fragmento está rodeado en sus límites por el este del río Sucio y caminos vecinales, en el oeste por el río Sarapiquí y la carretera principal a Puerto Viejo, en el norte y el sur colinda con otras propiedades que presentan potreros y plantaciones bananeras. Según la información consultada este parche se encuentra en la zona de vida bosque muy húmedo premontano de transición a basal.

Mediante un muestro aleatorio con 52 parcelas rectangulares de 0.3 hectáreas (100 x 30 metros) se realizó un inventario forestal con una intensidad de muestreo del 5.32% para árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 30 centímetros.

El área basal total del bosque es de 14.63 m² por hectárea, y es dominado por la especie forestal *Pentaclethra macroloba* (gavilán). Este árbol presenta un área basal de 5.85 m²/ha. El bosque tiene un número total de individuos por hectárea igual a 85.28, (para especies comerciales y no comerciales). Gavilán (*P. macroloba*) presenta 30.52 individuos/ha, mientras que las especies de estudio, *D. panamensis* y *C. guianensis* presentan áreas basales de 1.10 y 0.15 (m²/ha), respectivamente. En cuanto al número de individuos por hectárea *Dipteryx* presenta 1.67 individuos y *Carapa* 0.65 individuos/ha.

3.1.2.2 Rojomaca

El fragmento de Rojomaca comprende un área de 117 hectáreas y se localiza en el poblado de Boca del Sucio en el distrito de Puerto Viejo del cantón de Sarapiquí (provincia de Heredia) en la zona de vida bosque muy húmedo tropical. La hoja cartográfica correspondientes es Chaparrón 3347 I en las coordenadas verticales 531000-535000 y las coordenadas horizontales 278000-281000. La elevación mínima del terreno es de 20 m.s.n.m y la máxima de 40 m.s.n.m. Además, las pendientes oscilan entre 0 y 55%. El área de bosque bajo manejo forestal comprende 108.2 ha. Una de las dos secciones tiene 33.77 ha, de las cuales el 95.5% es bosque de producción y 4.5% es bosque de protección. En sus límites el parche colinda por el norte y el este con el río Sardinal y la calle pública, por el sur y oeste con los ríos Sardinal y Sarapiquí y la calle pública. Según entrevistas informales con los pobladores este parche de bosque fue madereado sin planificación por última vez hace cinco u ocho años.

En una de las secciones de este bosque se realizó un inventario forestal mediante un muestro aleatorio con 8 parcelas rectangulares de 0.3 hectáreas (100 x 30 metros), con una intensidad del 7.4% sobre un área productiva de 33.77 ha. Según este inventario el área basal es de 15.16 m²/ha, y es dominado por *P. maculoba*. Esta especie presenta un área basal de 7.19 m²/ha. El número total de individuos por hectárea es de 76.67, para las especies comerciales y no comerciales. *P. maculoba* domina con 35.83 individuos/ha. *D. panamensis* presenta un área basal de 0.72 m²/ha y 2.08 individuos/ha, mientras que *C. guianensis* 0.05 m²/ha y 2.08 individuos/ha.

3.1.2.3 Paniagua

El bosque de Paniagua comprende 142.48 ha, se ubica en Santa Delia en el distrito de La Virgen del cantón de Sarapiquí (provincia de Heredia) aproximadamente a 23 km del centro de Puerto Viejo. Este bloque de bosque se localiza en la hoja cartográfica Chaparrón 3347 I en las coordenadas verticales 529000-532000 y las coordenadas horizontales 285000-287000 en la zona de vida bosque muy húmedo tropical. El terreno presenta una elevación mínima de 30 m.s.n.m y máxima de 240 m.s.n.m. Las pendientes varían entre el 0 y el 120%. El área de bosque bajo manejo forestal es de 59 hectáreas productivas. Según los vecinos del lugar este bloque de bosque fue aprovechado hace unos 20 a 30 años, actualmente las actividades de madereo se concentran en extraer árboles caídos.

En una sección de 35.21 ha de este bosque se realizó un inventario forestal con una intensidad de muestreo del 7.69% en árboles con DAP mayor a 30 cm, para lo que se utilizaron 9 parcelas rectangulares de 0.3 hectáreas (100 x 30 metros). Se determinó un área basal total de 16.40 m²/ha, y es dominado por *P. macroloba* con 8.36 m²/ha. El número total de individuos por hectárea es de 106.26, (especies comerciales y no comerciales). *P. macroloba* presentó 50 árboles/ha. Para *D. panamensis* y *C. guianensis* se calculó un área basal de 0.70 y 0.13 m²/ha, respectivamente. *Dipteryx* presenta 1.48 individuos/ha, mientras que *Carapa* 0.74 individuos/ha.

3.2 Metodología

En la presente investigación se evaluó de forma comparativa en tres parches de bosque y un bosque continuo (Figura 1) el porcentaje de semillas de *D. panamensis* y *C. guianensis* que fueron removidas y dispersadas (para *D. panamensis* se utilizaron frutos en la realización de los ensayos, sin embargo en adelante se hará referencia al término "semilla" para ambas especies). De tal modo que en los cuatro sitios se realizaron ensayos de remoción de semillas bajo un tratamiento que excluyó la acción de los mamíferos medianos y otro no excluyente.

Además, se comparó la frecuencia de encuentros visuales con mamíferos, como una medida de la abundancia y la composición de los dispersores. De tal manera, que en los cuatro sitios se realizaron caminatas para el avistamiento de mamíferos.

Finalmente, para determinar el valor de los roedores medianos en el proceso de regeneración de ambas especies de estudio, se realizaron pruebas de germinación que simulaban la acción de enterrar semillas por parte de estos dispersores.

3.2.1 Evaluación de la posible defaunación

Con el objetivo de evaluar el grado de defaunación en los cuatro sitios experimentales se realizaron conteos visuales de mamíferos y encuestas que evaluaron de manera indirecta la intensidad de la cacería en la zona.

3.2.1.1 Avistamientos diurnos de mamíferos

Como una medida de la defaunación en los cuatro bosques de estudio se realizaron conteos visuales de mamíferos, de ese modo se determinó el número de encuentros por kilómetro (individuos observados de una misma especie/kilómetro recorrido), así como, la cantidad de indicios o pistas (en adelante observaciones indirectas) identificadas en los recorridos. Estos conteos se realizaron conjuntamente con la bióloga G. Jones.

Se consideraron observaciones indirectas todas las huellas y excretas que pudieron ser asociadas inequívocamente con una especie de mamífero; en el caso de los monos aulladores se consideraron también como observaciones indirectas los aullidos escuchados. Las variables determinadas se consideraron como un indicativo de la abundancia y la composición de especies de las comunidades de mamíferos en cada sitio experimental.

Para realizar los avistamientos diurnos de mamíferos medianos y grandes (peso mayor a un kilogramo) se utilizó el método de observación directa en transectos de ancho variable. Esta metodología consiste en conteos visuales a lo largo de transectos de aproximadamente de 1300 m de longitud y ancho variable, el cual estuvo determinado por un estimado de la distancia a la que se observó el animal o distancia de avistamiento (Figura 2). Además, en estos recorridos se consideró la presencia de indicios como huellas y excretas de mamíferos. Las huellas fueron identificadas con el apoyo de moldes de yeso y patrones de identificación (Reid 1997); las excretas fueron evaluadas en el sitio para establecer posibles rastros de alimento que indicaran la especie de mamífero a la cual pertenecían.

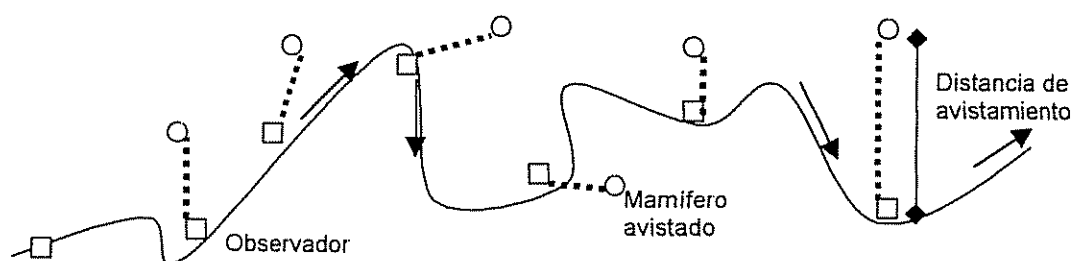


Figura 2: Esquema que muestra la aplicación de la metodología de conteos visuales de mamíferos a lo largo de transectos de longitud definida y ancho variable*.

*El ancho variable del transecto está determinado por la distancia a la que se observa el animal (distancia de avistamiento) Se muestra con una línea sólida la ruta que se sigue (transecto), con figuras cuadradas se simboliza el observador, con círculos se señalan posibles mamíferos avistados, con flechas indican la dirección en que camina el observador y con líneas punteadas se simboliza la distancia estimada a la que el observador ve al animal (estas distancias hacen el ancho variable del transecto).

Estos recorridos para los conteos visuales se realizaron en las rutas para llegar a las áreas experimentales de cada sitio y en los mismos días en que se evaluaron las estaciones de remoción y dispersión, así como los ensayos de germinación. Además, se efectuaron un total de 12 caminatas para realizar avistamientos de mamíferos de forma estricta (tres en cada sitio). Para esto se aplicó el mismo método de conteos visuales con la variante de que las caminatas a lo largo de los transectos (1300m) se realizó haciendo pausas de 10 minutos cada 300 m, con el objetivo de aumentar la probabilidad de avistar mamíferos en las zonas de estudio.

3.2.1.2 Evaluación indirecta de la intensidad de cacería

Con el objetivo de evaluar la incidencia de cacería y estimar su efecto sobre la posible defaunación en los tres bosques fragmentados y el bosque continuo, se realizaron un total de 18 encuestas a pobladores de las zonas aledañas a los bosques de estudio (Figura 1).

Para aplicar los cuestionarios se dividió el área de estudio en tres zonas de influencia en relación con la cercanía geográfica de los sitios experimentales. De tal modo la primera área incluye a La Selva, Starke y zonas aledañas (Corredor La Selva-Braulio Carrillo y los poblados de Puerto Viejo, La Guaria y El Roble), la segunda zona comprende alguna parte de los poblados de Lomas de Sardinal y El Estero donde se incluye el fragmento de bosque de Rojomaca, y la tercera zona comprende a los poblados de Santa Delia y parte de Lomas de Sardinal (aquí se incluye el tercer fragmento, Paniagua). Una vez establecidas las áreas de influencia se realizaron encuestas a personas que tuvieran más de tres años de habitar en la zona. Se realizaron un total de ocho entrevistas para la zona de La Selva-Starke y cinco para Rojomaca y Paniagua respectivamente.

En los cuestionarios realizados se evaluó las posibles preferencias de los cazadores respecto a: 1. Las áreas de cacería en relación con la cercanía o lejanía de bosques de gran extensión y protegidos de la caza. 2. Las épocas de mayor actividad de caza en el año. 3. Las especies de mamíferos que son presas principales de caza en la zona. 4. El destino más probable de las presas, ya sea la venta o el consumo propio. Además, se consideró cuál era según el entrevistado la magnitud de la cacería en la zona (leve, media o intensa).

Con estos indicativos indirectos y los conteos visuales de mamíferos se espera tener un panorama de la posible defaunación en los bosques de estudio.

3.2.2 Pruebas de remoción y dispersión de semillas

En el campo se evaluó semanalmente el porcentaje de semillas de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* que fue removido y dispersado en los cuatro bosques de estudio. Para esto se realizaron ensayos de exclusión, con dos tratamientos contrastantes: a). Exclusión, el cual consistió en colocar las semillas protegidas por jaulas o cajas de exclusión cilíndricas y b). Arreglos abiertos (no exclusión). Cada uno de los tipos de ensayo tenía un grupo de 10 semillas o unidad de observación y se colocaron 15 repeticiones de cada tratamiento en cada bosque (Figura 3).

Las cajas de exclusión se utilizaron para evitar la entrada de los mamíferos medianos (> 1kg); en comparación con los arreglos abiertos que evaluaron la acción de los mamíferos como dispersores y depredadores. Estas pruebas de remoción y dispersión se llevaron a cabo bajo condiciones de dosel y topografía similar. Se excluyeron todas aquellas áreas cercanas a claros de bosque, bordes o sitios con fuertes pendientes o irregularidades. Posterior al establecimiento de los ensayos se constató con un densiómetro en los cuatro bosques que éstos fueron ubicados en áreas que tenían un porcentaje de cobertura de dosel alto (89-97%).

En cada sitio se ubicó al azar, una faja de aproximadamente 250 metros de largo y 30 metros de ancho. En esta faja o franja se ubicaron aproximadamente cada 15 metros dos grupos de 10 semillas, de modo que 10 semillas estuvieran en un encierro de exclusión y 10 en un arreglo abierto (en adelante este conjunto de semillas en una caja y en un arreglo abierto se denominará estación). Las estaciones se ubicaron de modo que los dos arreglos de 10 semillas estuvieran a dos metros de distancia entre sí (Figura 4). La distribución de los tratamientos se realizó de manera aleatorizada en cada una de las estaciones. Las diez semillas se distribuyeron circularmente de forma que existía una misma distancia entre cada una, esto en ambos tratamientos de exclusión y no exclusión.

Estación	La Selva		Starke		Rojomaca		Paniagua	
	No Exc	Exc	No Exc	Exc	No Exc	Exc	No Exc	Exc
1*	10	10	10	10	10	10	10	10
2	10	10	10	10	10	10	10	10
3	10	10	10	10	10	10	10	10
4	10	10	10	10	10	10	10	10
5	10	10	10	10	10	10	10	10
6	10	10	10	10	10	10	10	10
7	10	10	10	10	10	10	10	10
8	10	10	10	10	10	10	10	10
9	10	10	10	10	10	10	10	10
10	10	10	10	10	10	10	10	10
11	10	10	10	10	10	10	10	10
12	10	10	10	10	10	10	10	10
13	10	10	10	10	10	10	10	10
14	10	10	10	10	10	10	10	10
15	10	10	10	10	10	10	10	10

Figura 3. Diseño experimental de las pruebas de remoción y dispersión de semillas para cada una de las especies en La Selva y tres fragmentos de bosque (Starke, Rojomaca y Paniagua). Zonana Norte de Costa Rica.

*En cada una de las estaciones (en total 15) se colocaron dos grupos de 10 semillas bajo dos tipos de condiciones: con cajas de exclusión (Exc) y sin caja o arreglo abierto (No Exc).

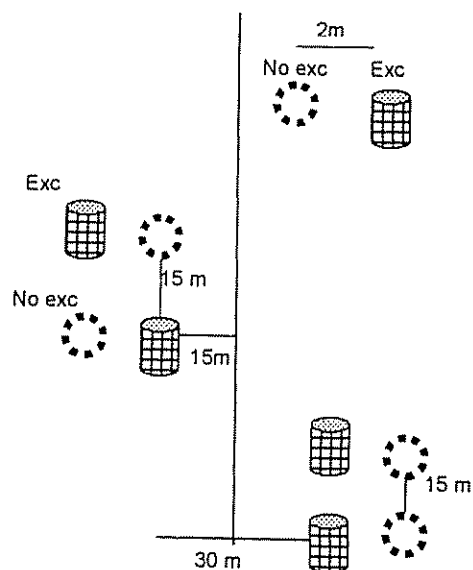


Figura 4: Esquema de la ubicación de las pruebas de remoción y dispersión en cada sitio de estudio en la zona Norte de Costa Rica.*

*Se muestra la franja sobre la cual se ubicaron cada 15 metros las estaciones. Se debe notar que en este esquema sólo se representan cinco estaciones y en cada sitio se ubicaron un total de 15. Los tratamientos de exclusión (Exc) y no exclusión (No exc) se asignaron al azar en cada una de las estaciones.

Las jaulas o cajas de exclusión fueron construidas con malla metálica de 2 x 2 pulgadas, la cual es utilizada para la elaboración de gallineros, estas jaulas tenían una altura de 1.0 m y 0.70 m de diámetro. Por otra parte, para evaluar la acción de los dispersores y depredadores y por ende el destino de los propágulos removidos cada una de las 10 semillas colocadas en los tratamientos de no exclusión fue previamente preparada. De manera que se les colocó a cada una un hilo de plástico (cuerda de pescar) con una longitud aproximada de 0.70 m. Para esto las semillas fueron perforadas en uno de sus extremos, de forma que el agujero no excedió significativamente el grosor del hilo. Cada hilo fue pintado en su extremo posterior con un color distintivo para cada especie, lo que permitió identificar la ubicación de la semilla, después de ser removida del arreglo aunque estuviera enterrada. Esta preparación de las semillas permitió buscar, localizar y dar seguimiento a buena parte de las semillas removidas del tratamiento de no exclusión.

De este modo, en ambos tratamientos se evaluó el porcentaje de semillas removidas, medido a través de las semillas remanentes o no removidas (Figura 5, ver nivel I), y en el caso de los ensayos abiertos se consideraron los posibles destinos de las semillas (Figura 5, ver nivel II, III y IV). Todas las semillas que fueron removidas de los ensayos

de exclusión se consideraron depredadas debido a que las jaulas sólo permitían el ingreso de roedores pequeños por las aberturas (tratamiento semi-permeable) y estos mamíferos son principalmente depredadores y no dispersores. En el caso de las semillas removidas del tratamiento de No-exclusión se realizaron búsquedas con un radio de aproximadamente 20 metros alrededor de cada estación, las semillas que no fueron encontradas se consideraron con destino incierto (Figura 5 nivel II), las semillas que si se logró encontrar su localización (semillas dispersadas, Figura 5 nivel II), fueron marcadas, se midió la distancia al grupo o estación de semillas más cercano o con mayor probabilidad de procedencia y fueron evaluadas semanalmente.

La evaluación de cada semilla dispersada a través del tiempo permitió establecer su destino, considerando la germinación (salida de la radícula, más de dos centímetros) o no y la depredación secundaria (cuando una semilla es redescubierta o removida por segunda vez después de ser dispersada del grupo) o la permanencia (semillas o plántulas que no fueron redescubiertas) (Figura 5, niveles III y IV). Esta categoría de semillas que permanecieron fue utilizada para cuantificar la magnitud de la dispersión efectiva en cada bosque durante el tiempo de evaluación. De este modo se define "dispersión efectiva" como el número de semillas que fueron dispersadas y no fueron depredadas después de un periodo de evaluación.

Las observaciones de las estaciones de remoción de semillas, al igual que las semillas dispersadas en los cuatro sitios de estudio se realizaron semanalmente, en máximo dos días de plazo. La primera evaluación se realizó al día siguiente de la ubicación de todas las estaciones, la segunda ocho días después del establecimiento, la tercera al día dieciséis, la cuarta al día veinticuatro, la quinta al día treinta y dos y así en intervalos de ocho días.

Este arreglo de pruebas y procedimientos descritos se repitió para cada una de las especies en los cuatro sitios de estudio. De modo que las pruebas se realizaron de acuerdo con la fenología de los árboles. Las pruebas de *D. panamensis* iniciaron en la segunda semana de abril y las pruebas con *C. guianensis* empezaron pasada la segunda semana de julio. Las evaluaciones de las pruebas de remoción se llevaron a cabo hasta que el porcentaje de semillas remanentes, de al menos uno de los tratamientos, fuera cercana a cero en la mayoría de las estaciones. Para *C. guianensis* fueron un total de 40 días de evaluación en los cuatro sitios, para *D. panamensis* varió entre los sitios; en La Selva fueron un total de 104 días, para Rojomaca y Paniagua 56 y Starke 48. En el caso de las semillas dispersadas

de ambas especies éstas fueron evaluadas en los cuatro sitios durante 104 días a partir del establecimiento de los ensayos correspondientes.

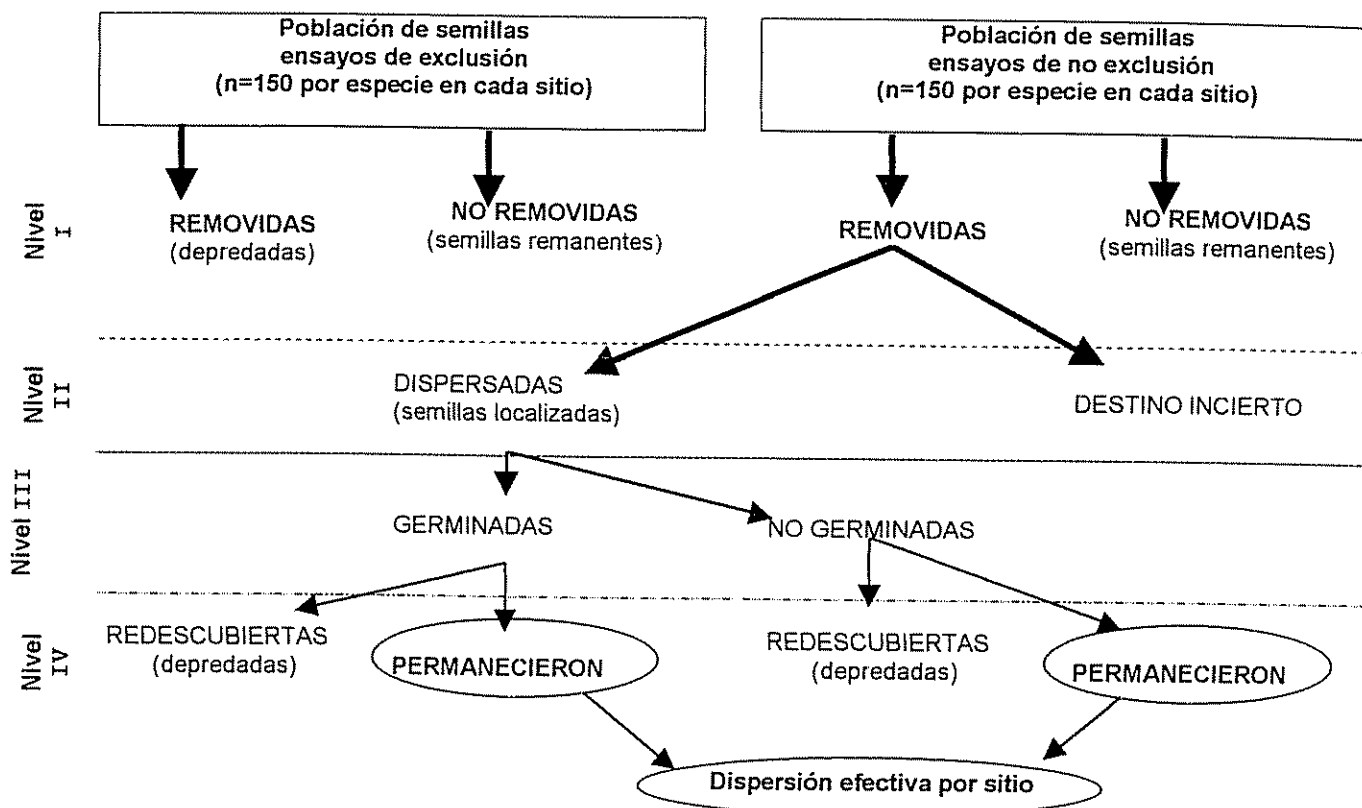


Figura 5. Posibles destinos de las semillas de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* colocadas en las pruebas de remoción y dispersión en cuatro bosques de la zona Norte de Costa Rica.

3.2.3 Pruebas de germinación en el campo (Simulación de la acción de los dispersores)

Con el objetivo de determinar si el tratamiento de enterrar las semillas aumenta los porcentajes de germinación de semillas de *D. panamensis* y *C. guianensis*, en comparación con aquellas no enterradas, se realizaron pruebas experimentales en el campo, simulando como los roedores entierran semillas (al igual que en los ensayos de remoción para *D. panamensis* se utilizaron frutos, en adelante se denominarán como semillas).

Estas pruebas se llevaron a cabo bajo condiciones de dosel y topografía similar, en sitios que estaban bajo coberturas de dosel entre el 91 y el 96% (medidas hechas con un densiómetro esférico). De igual manera que en las pruebas de remoción y dispersión se excluyeron aquellas áreas cercanas a claros de bosque, bordes o sitios con fuertes

pendientes o irregularidades.

Las pruebas de germinación consistieron en evaluar los porcentajes de germinación (semillas que producen una radícula de dos o más centímetros) y de establecimiento (plántulas con dos hojas verdaderas expandidas) al comparar grupos de semillas enterradas y no enterradas en los cuatro sitios de estudio. Para *D. panamensis* se establecieron en cada bosque 5 grupos (estaciones) de 20 semillas, distribuidos por igual en semillas enterradas y no enterradas, en el caso de *C. guianensis* se establecieron 4 grupos en cada sitio de estudio. De esta manera la unidad de observación en cada estación fueron los grupos de 10 semillas bajo un mismo tratamiento (Figura 6).

Estación	La Selva		Starke		Rojomaca		Paniagua	
	Ent	No enter	Ent	No enter	Ent	No enter	Ent	No enter
1*	10	10	10	10	10	10	10	10
2	10	10	10	10	10	10	10	10
3	10	10	10	10	10	10	10	10
4	10	10	10	10	10	10	10	10
5	10	10	10	10	10	10	10	10

Figura 6. Diseño de las pruebas de germinación de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* en La Selva y tres fragmentos (Starke, Rojomaca y Paniagua). Zona Norte de Costa Rica.

*En cada estación se colocaron dos grupos de 10 semillas bajo dos tipos de condiciones: Enterradas (Ent) y No enterrado (No enter).

En cada sitio las estaciones de germinación (grupos de 20 semillas), se ubicaron a lo largo de una faja de aproximadamente 60-70 m de largo y 20 m de ancho localizada al azar en cada área experimental. Cada estación se ubicó cada 10 metros entre sí, a 10 m del centro de la franja. Las estaciones se localizaron a los lados del transecto de manera aleatoria y en condiciones de dosel cerrado (Figura 7). Cada una de las estaciones fue protegida por una jaula cilíndrica construida con malla de 1½X1½ pulgadas de abertura, 1 m de altura y 0.70 m de diámetro.

Dentro de cada jaula se ubicaron cuatro líneas de cinco semillas, distanciadas a tres centímetros entre las líneas y entre las semillas de una misma línea. En cada línea (cinco semillas) se aplicó de manera aleatoria uno de los tratamientos (enterrado y no enterrado), de modo que se completaron 10 semillas bajo cada tratamiento en cada una de las estaciones (Figura 7).

Las semillas del tratamiento enterrado fueron colocadas a una profundidad entre 3-5 cm, considerando el tamaño de la semilla y la profundidad a la que los roedores entierran las mismas de forma natural. Para determinar con mayor precisión la profundidad a la que se enterraron las semillas se consideraron las primeras observaciones hechas en las pruebas de remoción y dispersión de cada especie. Las pruebas de germinación se repitieron para las dos especies en los cuatro sitios y se llevaron a cabo de acuerdo a la fenología de ambas especies. Las evaluaciones se realizaron en los mismos periodos en que se le dio seguimiento a las pruebas de remoción antes mencionadas.

El criterio utilizado para culminar con las pruebas fue que pasara un mínimo de 16 días consecutivos sin presentarse germinación alguna en los cuatro sitios. De ese modo, los ensayos de germinación de *D. panamensis* fueron evaluados hasta los 64 días y 104 días para *C. guianensis*.

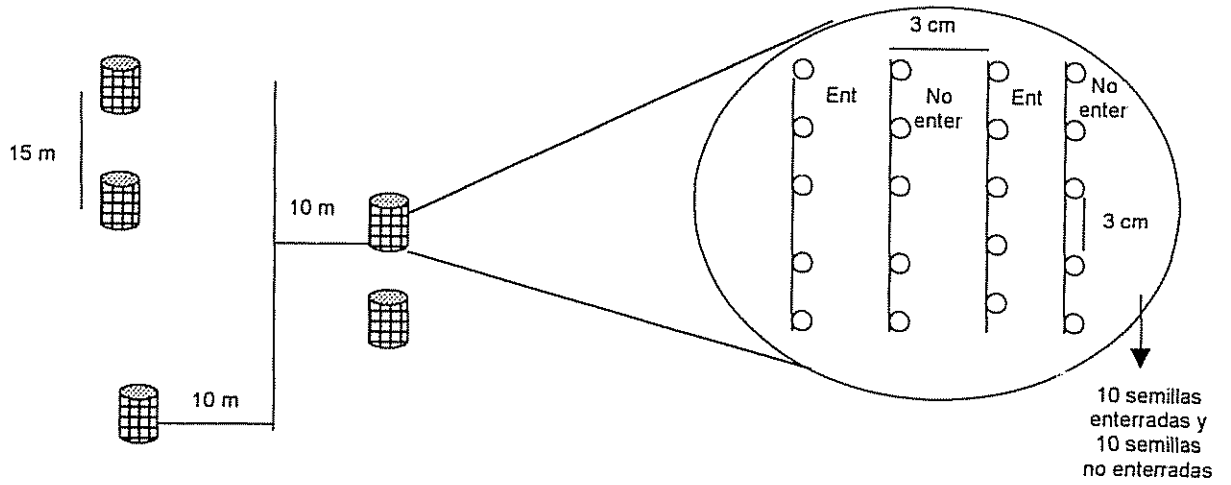


Figura 7: Esquema de la ubicación de las estaciones de germinación de semillas a lo largo del transecto en cada sitio de estudio en la zona Norte de Costa Rica.*

*En cada estación se ubicaron 20 semillas distribuidas en cuatro hileras de 5 semillas cada una. El espacio entre hileras fue de 3 centímetros; al igual que entre semillas. A cada hilera se asignó un tratamiento, enterrado (Ent) y no enterrado (No enter) de forma aleatoria, para completar un total de 10 semillas para cada tratamiento.

4. RESULTADOS

4.1 Indicios de defaunación

4.1.1 Avistamientos de mamíferos

Los resultados de las observaciones directas e indirectas de mamíferos en los cuatro bosques de estudio, comprenden tanto los recorridos realizados en el transcurso de la evaluación de ensayos como las 12 caminatas estrictas para la observación de fauna. Después de siete meses de observaciones semanales en La Selva se recorrieron 70.6 kilómetros, en Rojomaca 61.9 Km, mientras que en Starke y Paniagua 21.3 Km.

El número de especies de mamíferos varió entre el bosque continuo (La Selva) y los fragmentos, así como entre los fragmentos. En el bosque continuo se registraron un total de 19 especies considerando observaciones directas e indirectas. Las especies con mayor número de observaciones fueron *Pecari tajacu* (saíno), *Dasyprocta punctata* (guatusa), *Agouti paca* (tepezcuintle), *Dasybus novemcinctus* (armadillo) y *Nasua narica* (pizote). En los fragmentos, Starke y Paniagua se anotaron observaciones de ocho y siete especies respectivamente, en cambio en Rojomaca solamente cinco especies (Cuadro 1). Estos resultados sugieren la fragmentación podría haber provocado la pérdida de especies.

Tanto en el bosque continuo como en los fragmentos se registraron observaciones para la mayoría de los gremios tróficos. No obstante si se dividen el número de observaciones directas e indirectas por el número de kilómetros recorridos para cada tipo de bosque (continuo y fragmentado) la representación en cada gremio fue mayor en el bosque continuo. En los fragmentos (acumulando las observaciones de los tres sitios), se obtuvo una razón de 0.26 observaciones (directas e indirectas) de mamíferos herbívoros por kilómetro recorrido en comparación con 0.88 para el bosque continuo. Sin embargo, se debe destacar que el herbívoro más observado en los fragmentos fue el mono aullador (*Alouatta palliata*) el cual es un herbívoro del dosel. Para los frugívoros y granívoros terrestres se registraron 0.65 observaciones por kilómetro en el bosque continuo mientras que en los fragmentos fue de 0.14. En el caso del gremio de los insectívoros el número de observaciones/km fue igual en ambos tipos de bosque 0.33. Por otra parte, en La Selva se registran 0.25 observaciones/km de especies de mamíferos omnívoros en comparación con 0.15 en los fragmentos. Por último, el gremio menos representado en ambos tipos de bosque fueron los carnívoros, aún cuando en el bosque continuo se presentaron

0.11 observaciones/km y en los fragmentos apenas 0.01. Estos resultados pueden indicar probablemente una menor abundancia de mamíferos en los bosques fragmentos al compararlos con el bosque continuo.

Al distribuir las especies presentes en los cuatro bosque de estudio según su peso corporal (kg), se nota que en el bosque continuo hay presentes especies desde las categorías más bajas (≤ 1 kg) hasta las más altas ($10\leq$). Inclusive se encontraron posibles indicios de la presencia de mamíferos como la danta (o tapir), el cual un adulto puede alcanzar 300 kg (Cuadro 1).

Sin embargo en los fragmentos no hay presentes observaciones de la categoría de mayor tamaño, con excepción de dos observaciones indirectas de tepezcuintle (*Agouti paca*), en el fragmento de mayor tamaño (Starke, aproximadamente 340 ha) y una de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en Paniagua. Este resultado podría sugerir que los fragmentos de bosque no son capaces de albergar poblaciones de mamíferos de gran tamaño, pero sí un arreglo de especies de pequeño a mediano tamaño.

Cuadro 1: Número de observaciones directas (individuos y grupos de primates) e indirectas (huellas y excretas) de mamíferos a lo largo de 7 meses en cuatro bosques de la zona Norte de Costa Rica. Datos tomados en conjunto con la bióloga Gabriela Jones

Especies	Observaciones Nombre común	La Selva		Starke		Rojomaca		Paniagua	
		directas	indirectas	directas	indirectas	directas	indirectas	Directas	indirectas
<i>Alouatta palliata</i>	Mono aullador(H)*(3)**	1	4	1	7	2	8	3	5
<i>Ateles geoffroyi</i>	Mono araña (F)(3)	5	-	3	-	-	-	-	-
<i>Cebus capucinus</i>	Mono carablanca (O)(2)	5	-	2	-	1	-	6	-
<i>Tamandua mexicana</i>	Oso hormiguero(I)(3)	4	3	-	-	-	-	-	-
<i>Dasybus novemcinctus</i>	Armadillo(I)(3)	-	16	-	10	-	21	-	3
<i>Sylvilagus spp.</i>	Conejo (H)(1)	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sciurus variegatoides</i>	Ardilla (G)(1)	1	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agouti paca</i>	Tepezcuintle (F/G)(4)	-	17	-	2	-	-	-	-
<i>Dasyprocta punctata</i>	Guatusa (G/F)(2)	4	19	-	5	-	4	-	-
<i>Eira barbara</i>	Tolomuco(O)(3)	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Procyon lotor</i>	Mapache (O)(3)	-	1	-	-	-	-	-	4
<i>Nasua narica</i>	Pizote (O)(3)	11	1	-	1	1	-	-	-
<i>Panthera onca o Puma concolor***</i>	Jaguar o León de montaña (C)(4)	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Leopardus pardalis</i>	Manigordo(C)(4)	-	6	-	-	-	-	-	-
<i>Herpailurus yaguarondi</i>	León breñero(C)(3)	1	-	-	1	-	-	-	-
Felino N.I.****	-----	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Tayassu pecari</i>	Chancho de monte (H)(4)	-	3	-	-	-	-	-	-
<i>Pecari tajacu</i>	Saíno (H)(4)	18	25	-	-	-	-	-	-
<i>Odocoileus virginianus</i>	Venado (H)(4)	3	3	-	-	-	-	-	1
<i>Mazama americana</i>	Cabro de monte (H)(4)	1	2	-	-	-	-	-	-
<i>Tapirus bairdii</i>	Danta (H)(4)	-	1	-	-	-	-	-	-
Total observaciones		55	103	6	26	4	33	11	13
Total especies		19		8		5		7	
Total kilómetros		70.6		21.3		61.9		21.3	

*I:insectívoro, H:herbívoros, F:frugívoro, O:omnívoros, C:carnívoros, G:granívoros.

**Distribución de peso corporal (kilogramos): 1) ≤ 1 , 2) 1-5, 3) 5-10, 4) $10 \leq$ categorías de acuerdo al peso corporal máximo (kg) reportado por Reid (1997).

*** Se refiere a una excreta que se presume puede ser de jaguar o de puma.

****N.I.: Se refiere a una huella de un felino que no pudo ser identificada con certeza.

4.1.2 Indicios indirectos de cacería

Los resultados indirectos de cacería son producto de 18 entrevistas semi-informales realizadas a pobladores de las tres regiones establecidas para este fin. Un 89% de los encuestados (n=16) fueron hombres. Todos los entrevistados señalaron tener más de tres años de vivir en la zona y el 89% indicaron haber sido cazadores o haber tenido alguna experiencia de cacería. Además, un 22% (n=4) indicaron que actualmente están relacionados a instituciones que previenen la caza o se dedican específicamente a actividades en contra de la cacería.

A cada uno de los entrevistados se le consultó sobre varios aspectos relacionados con las posibles preferencias de los cazadores de la zona. En cuanto a la posible preferencia de sitios de cacería en relación con la cercanía o lejanía a bosques protegidos o parques, el 44% de las personas señaló que los cazadores prefieren bosques cercanos o colindantes con áreas protegidas, en cambio el 56% mencionó que posiblemente los cazadores prefieren parches de bosque más alejados (Figura 8). Sin embargo, al comparar el número de entrevistados que señalaron cada opción no se encontraron diferencias significativas ($X^2= 0.22$, g.l. = 1, $p=0.64$). Las personas que señalaron que los cazadores prefieren sitios lejanos argumentaron que es posiblemente para evitar la mayor vigilancia que se da cerca de zonas protegidas. En cambio, las personas que señalaron a los bosques colindantes a parques y reservas como los sitios preferidos justifican que estas zonas presentan una mayor abundancia de animales. Estos resultados sugieren que la actividad de caza se da tanto en parches de bosque alejados como en áreas colindantes con reservas y hasta dentro de las mismas áreas protegidas (según algunos entrevistados).

En cuanto a las épocas con mayor cacería la mayoría (61%) de los entrevistados mencionaron que los cazadores presentan actividad a través de todo el año (Figura 9). Resultado que fue significativamente mayor al compararlo con el número de personas que señalaron otras opciones ($X^2= 8.33$, g.l. = 2, $p < 0.05$). Esto podría ser un indicativo de la intensidad de caza en la zona y podría sugerir que la cacería puede tener un fuerte efecto sobre las comunidades de fauna en estos bosques.

Por otra parte, a los entrevistados se le consultó respecto a las principales presas preferidas por los cazadores del área. Todas las personas que fueron encuestadas mencionaron al tepezcuintle (*A. paca*) como el principal blanco de la cacería en la zona. Además,

13 de los entrevistados (72%) mencionaron a las guatusas (*D. punctata*) como una de las presas principales (Figura 10). No obstante, la mayoría de los mamíferos señalados como presas preferidas, con excepción de las guatusas, son animales con un peso corporal máximo mayor a los 10 kilogramos (por ejemplo: saínos, venados y tepezcuintles). Un aspecto interesante que reflejan las entrevistas es que aparentemente la actividad de caza responde tanto a la necesidad de consumo propio, como a la venta. En este sentido los entrevistados señalaron como posible destino de las presas cazadas en un 44% el consumo propio por el cazador y sus familias. En cambio el 33% mencionaron que la venta en bares, restaurantes y hoteles de la zona es el principal destino de las presas (Figura 11). Al comparar el número de personas que respondieron en cada una de las opciones no se encontraron diferencias significativas ($X^2= 1.33$, g.l. = 2, $p=0.51$).

Sin embargo, la poca variedad de especies que se mencionan como de consumo podría indicar que la cacería es de carácter selectivo. Además, esta selectividad probablemente responde a una preferencia en sabor, específicamente de la carne de tepezcuintle (según los encuestados es la carne de mejor sabor), ya que es la presa que más se señala y no es precisamente el animal de mayor tamaño.

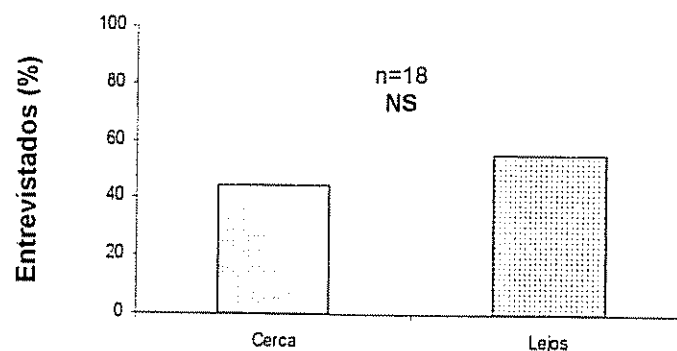


Figura 8. Porcentaje de entrevistados que señalaron los sitios de preferencia para los cazadores según la proximidad a bosques protegidos o reservas de gran extensión en el área de Sarapiquí (Heredia). Zona Norte de Costa Rica.*

*Entre las barras se indica si las pruebas de chi-cuadrado aplicadas fueron significativas o no, NS: $p>0.05$, *: $p<0.05$, **: $p<0.01$

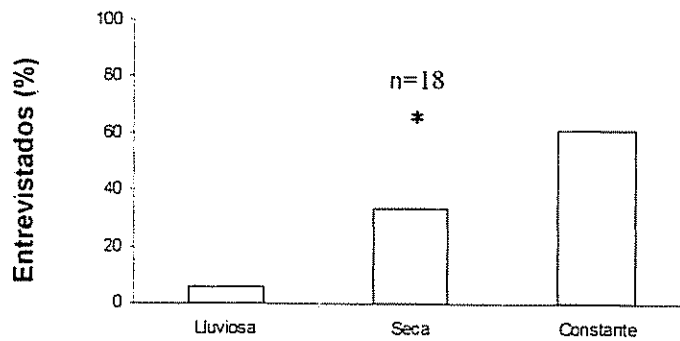


Figura 9. Porcentaje de entrevistados que señalaron las preferencias de los cazadores según la época del año en el área de Sarapiquí (Heredia). Zona Norte de Costa Rica.*

*Entre las barras se indica si las pruebas de chi-cuadrado aplicadas fueron significativas o no, NS: $p > 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$

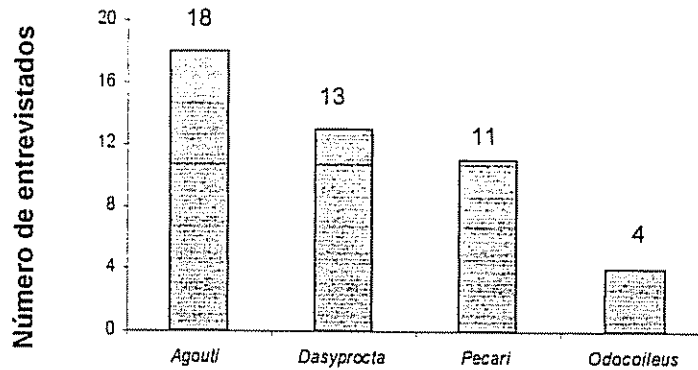


Figura 10. Número de entrevistados que indican las especies de mamíferos preferidas por los cazadores del área de Sarapiquí (Heredia). Zona Norte de Costa Rica.

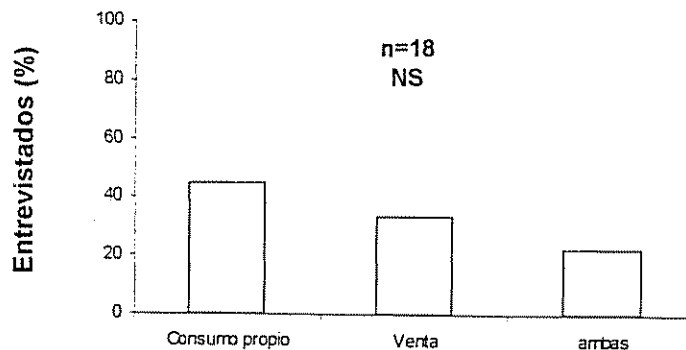


Figura 11. Principales destinos de las presas producto de la cacería en el área de Sarapiquí (Heredia). Zona Norte de Costa Rica.

*Se indica si las pruebas de chi-cuadrado fueron significativas o no, NS: $p > 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$

Finalmente, a los entrevistados se le consultó acerca de cuál era su percepción en relación con la magnitud o la intensidad de la cacería en la zona donde habitan (Cuadro 2). En el área de La Selva-Starke el 50% de los entrevistados en esa área señalaron que la caza es leve, sin embargo el 37.5% mencionan que es intensa. En la zona de Rojomaca el 100% de las personas entrevistadas en esa zona mencionaron que la caza es leve. En el área de Paniagua en un 40% de las entrevistas la respuesta fue que la caza es intensa y en un porcentaje similar señalaron que es leve. Estos resultados confirman que la cacería no es una actividad ajena a los bosques de estudio, en especial los fragmentos y de alguna manera sugieren que también las comunidades de mamíferos presentes en el bosque continuo podrían ser afectadas.

Cuadro 2. Magnitud de la cacería en tres zonas que incluyen los cuatro bosques de estudio según la impresión de entrevistados en el área de Sarapiquí (Heredia). Zona Norte de Costa Rica.

	La Selva-Starke ^a	Rojomaca	Paniagua
Intensa	37.5 ^b	0	40
Media	12.5	0	20
Leve	50	100	40
N° de entrevistados en cada área	8	5	5

^a Los bosques La Selva y Starke son agrupados dada su cercanía geográfica.

^b Datos según el porcentaje de encuestados para cada área que señalan cada opción.

4.2 Remoción y dispersión de semillas

El porcentaje de remoción de semillas de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* fue alto en los cuatro sitios de estudio. En el caso de *D. panamensis* la remoción de semillas fue diferente entre los bosques, pero similar tanto para el tratamiento de exclusión como no exclusión. De modo que la remanencia de semillas (medida indirecta de la remoción) en Starke y Rojomaca a los 16 días después del establecimiento de los ensayos, era cercana a cero en ambos tratamientos (Figura 12). En contraste en La Selva (bosque continuo) y Paniagua el tratamiento de exclusión presentó a lo largo del experimento un mayor porcentaje de remanencia y por ende una menor remoción que el tratamiento de no exclusión. Cabe destacar que la remoción de semilla de *D. panamensis* en La Selva fue mucho más lenta que en los fragmentos de bosque, aún después de 104 días de evaluación la remoción en el bosque continuo no alcanzaba el 100% en ambos tratamientos (96% no-exclusión y 71.33% exclusión).

Por otra parte, la depredación de semillas de *D. panamensis*, medida por la remoción en el tratamiento de exclusión, fue mayor en los fragmentos que en el bosque continuo. Después de 48 días de evaluación la remanencia de semillas en el tratamiento de exclusión de los fragmentos no superaba el 10% (0 en Starke, 1.33 en Rojomaca y 6.67% para Paniagua) mientras que en el bosque continuo era de 47%. Esto sugiere que los roedores pequeños son los responsables de la depredación de semillas de *D. panamensis*.

Para el caso de *C. guianensis* la remoción de semillas no fue diferente entre el bosque continuo y los fragmentos. Sin embargo, fue contrastante entre los dos tratamientos. Después de 8 días de evaluación el tratamiento de no exclusión presentaba un porcentaje promedio de remanencia igual a cero tanto en el bosque continuo como en los fragmentos, mientras que en el tratamiento de exclusión la remanencia no era menor al 89% en los dos tipos de bosque (Figura 12). Esto sugiere que las semillas de *C. guianensis* son removidas principalmente por mamíferos de mediano tamaño.

Adicionalmente los dos sitios con la menor remanencia en el tratamiento de exclusión después de 40 días de evaluación y por ende con la mayor depredación de estas semillas fueron La Selva y Starke (53.33 y 88.67 % respectivamente). Sin embargo, esta baja remanencia en el tratamiento de exclusión en el sitio de bosque continuo pudo ser influenciada por fuertes lluvias que arrastraron las semillas hacia los bordes de las jaulas, al igual que la posible intrusión de roedores pequeños que acumulaban las semillas hacia los bordes sin poder sacarlas (dejando las semillas en un sitio donde podían ser alcanzadas por guatusas o tepezcuintles que si las podían sacar), y finalmente se observaron evidencias de ataque por saínos en algunas estaciones (al menos dos), los cuales levantaron las jaulas desde la base.

Comparando ambas especies se nota que la remoción de semillas de *C. guianensis* en el tratamiento de no exclusión (abierto) fue más rápida en los cuatro bosques. Además, la remoción de semillas de *C. nicaraguenensis* en el tratamiento de exclusión fue muy baja a lo largo de las evaluaciones en contraste con un porcentaje mayor de remoción de semillas de *D. panamensis* en exclusión en los cuatro sitios. Esto probablemente debido a la que los roedores pequeños ejercen presión de depredación sobre las semillas de *D. panamensis*, las cuales además son de menor tamaño que las de *C. guianensis*, lo que facilita la manipulación por parte de estos pequeños mamíferos. En cambio los resultados mostraron que las semillas de *C. guianensis* son removidas por animales de tamaño medio.

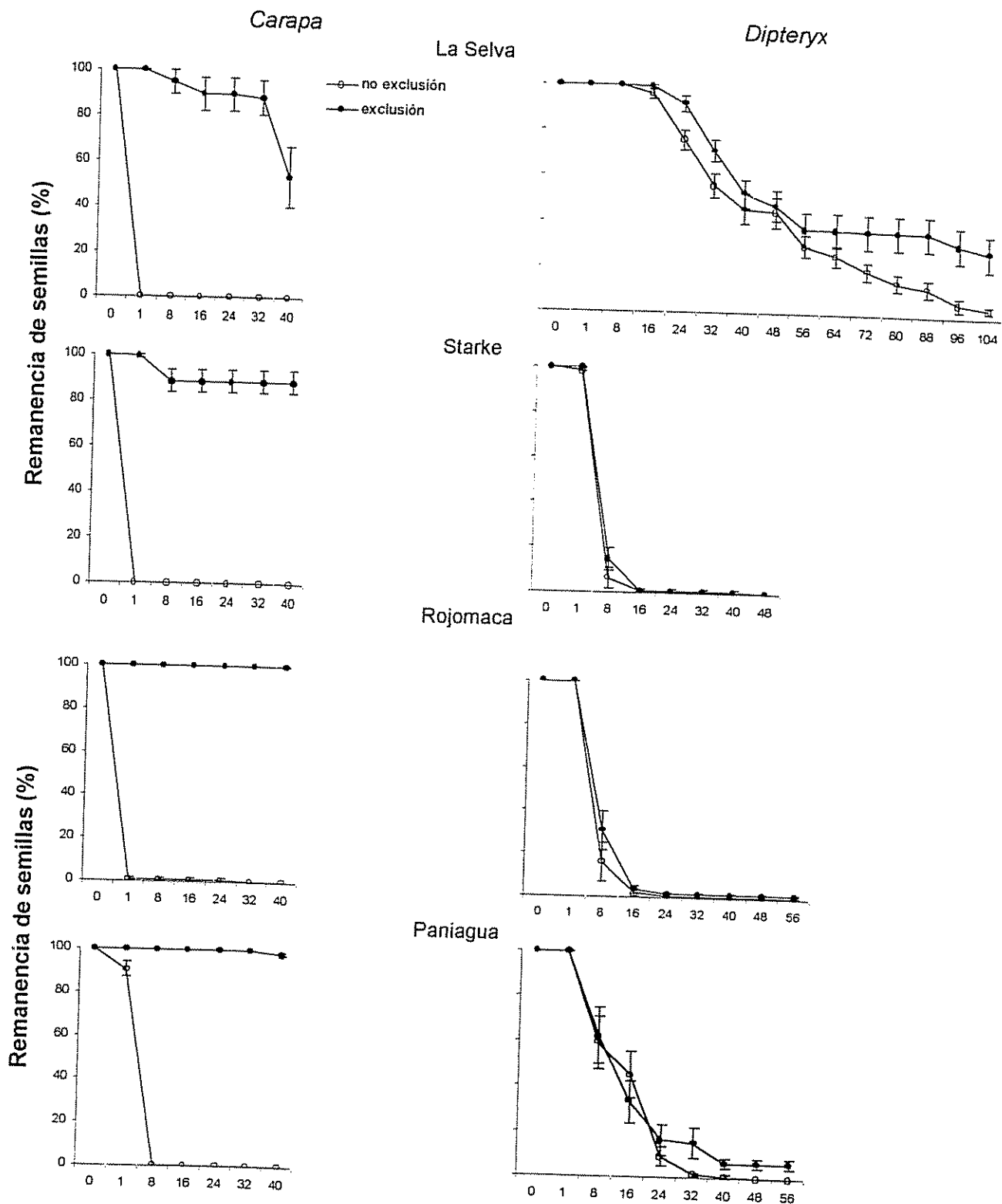


Figura 12. Porcentaje (promedio $\pm 1ES$) de semillas remanentes de dos especies de árboles bajo dos tratamientos contrastantes de exclusión, según los días de evaluación en cuatro sitios de la zona Norte de Costa Rica.

El número de semillas dispersadas (ver Figura 5), varió entre ambas especies y los bosques de estudio (Cuadro 3). En el caso de *D. panamensis*, el número de semillas localizadas y marcadas como dispersadas después de 40 días de evaluación varió significativamente entre los sitios ($X^2= 10.4$, g.l. = 3, $p < 0.05$). En el bosque continuo (La Selva) se localizaron el 26.5% del total de semillas dispersadas en los cuatro sitios, en Starke y Rojomaca el 30.4 y el 28.2 %, mientras que en Paniagua el 14.9%

También el número de semillas dispersadas de *C. guianensis* varió significativamente entre los sitios ($X^2= 45.4$, g.l. = 3, $p < 0.01$). En el bosque continuo, al igual que en Starke, se contabilizó el 14.4 % del total de semillas dispersadas en los cuatro sitios. En contraste en Rojomaca y Paniagua los porcentajes de dispersión en relación con el total de los cuatro bosques fueron mayores (29.6 y 41.7 % respectivamente). Por otro lado y a pesar de que la dispersión de semillas de *D. panamensis* no fue la mayor en el bosque continuo, en este sitio se dio la mayor dispersión efectiva de los cuatro sitios, es decir un mayor número de semillas permanecieron sin ser redescubiertas (depredadas) al cabo de 104 días de evaluación ($X^2= 15.1$, g.l. = 3, $p < 0.01$). No obstante, en un mismo plazo de evaluación el bosque continuo junto con Starke presentaron una dispersión efectiva igual a cero para semillas de *C. guianensis*, en contraste con Rojomaca y Paniagua donde permanecieron 4.7 y 5.6% del total de semillas dispersadas en cada lugar. La depredación de plántulas germinadas a partir de semillas dispersadas y enterradas en los cuatro sitios fue mayor para *C. guianensis* (94.74%), mientras que para *D. panamensis* solo fue de 50%.

En resumen, *D. panamensis* presentó un alto potencial de dispersión, aunque los resultados sugieren que estas semillas son más propensas a altos porcentajes de depredación por roedores pequeños, especialmente en bosques fragmentados, en comparación con las semillas de *C. guianensis*. Sin embargo, *D. panamensis* presentó en el bosque continuo la mayor dispersión efectiva, lo que indica que este árbol podría presentar altos niveles de regeneración a partir de semilla en sitios con poblaciones de roedores medianos. En el caso de *C. guianensis* el potencial de dispersión también fue alto, pero la dispersión efectiva en el bosque continuo y los fragmentos fue nula o muy baja. Esto sugiere que esta especie a pesar de mostrar un alto potencial de dispersión, podría sufrir problemas de regeneración por altos porcentajes de depredación post-dispersión tanto en bosque continuo como fragmentado. Además, *D. panamensis* presentó un mayor potencial de regeneración a partir de semilla que *C. guianensis* al acumular la dispersión efectiva de los cuatro bosques.

Cuadro 3: Número de semillas de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* según su destino en cuatro bosques de la zona Norte de Costa Rica.

<i>Dipteryx panamensis</i>				dispersadas no germinadas ^b		dispersadas germinadas ^b		Total ^c semillas y plántulas permanecieron
Sitios	n	removidas ^a	dispersadas ^a	redescubiertas	permanecieron	redescubiertas	permanecieron	
La Selva	150	81	48	32	16	0	0	16
Starke	150	149	55	50	4	1	0	4
Rojomaca	150	149	51	48	0	1	2	2
Paniagua	150	149	27	18	9	0	0	9
Todos los sitios	600	528	181	148	29	2	2	31

<i>Carapa guianensis</i>				dispersadas no germinadas ^b		dispersadas germinadas ^b		Total ^c semillas y plántulas permanecieron
Sitios	n	removidas ^a	dispersadas ^a	redescubiertas	permanecieron	redescubiertas	permanecieron	
La Selva	150	150	31	31	0	0	0	0
Starke	150	150	31	31	0	0	0	0
Rojomaca	150	150	64	49	3	12	0	3
Paniagua	150	150	90	79	4	6	1	5
Todos los sitios	600	600	216	190	7	18	1	8

^a Semillas removidas después de 40 días de evaluación para las dos especies en los cuatro bosques de estudio.

^b Destino de las semillas dispersadas después de 104 días de evaluación para ambas especies en los cuatro bosques de estudio.

^c Total de semillas y plántulas que permanecieron sin ser redescubiertas después de 104 días (**dispersión efectiva**)

En lo que respecta a las distancias en que fueron diseminadas las semillas catalogadas como dispersadas, éstas variaron entre especies en al menos tres de los cuatro sitios de estudio. Mediante pruebas U de Mann-Whitney se determinó que las distancias promedio de dispersión de las semillas de *C. guianensis* eran significativamente mayores a las de *D. panamensis* en La Selva, Starke y Rojomaca ($p < 0.01$, en los tres casos). No obstante, en Paniagua los promedios de las distancias no presentaron diferencias significativas entre *D. panamensis* y *C. guianensis* ($p = 0.98$) (Figura 13). Adicionalmente en la Figura 13 se nota que para *C. guianensis* las distancias de dispersión fueron mayores en La Selva, mientras que en *D. panamensis* las mayores distancias de dispersión se presentaron en Paniagua y Starke. En ambas especies las semillas localizadas como dispersadas se presume fueron removidas de los ensayos principalmente por roedores medianos (muy probablemente guatusas, *D. punctata*). Esto debido a que la mayoría de éstas semillas fueron dispersadas y enterradas individualmente (comportamiento característico de guatusas) y no en grupos o acumulaciones como lo hacen algunos roedores pequeños (Familias Echymidae y

Heteromyidae). Sin embargo, las distancias de dispersión tan bajas para *D. panamensis* podrían ser un indicativo que estos roedores pequeños dispersan las semillas de esta especie.

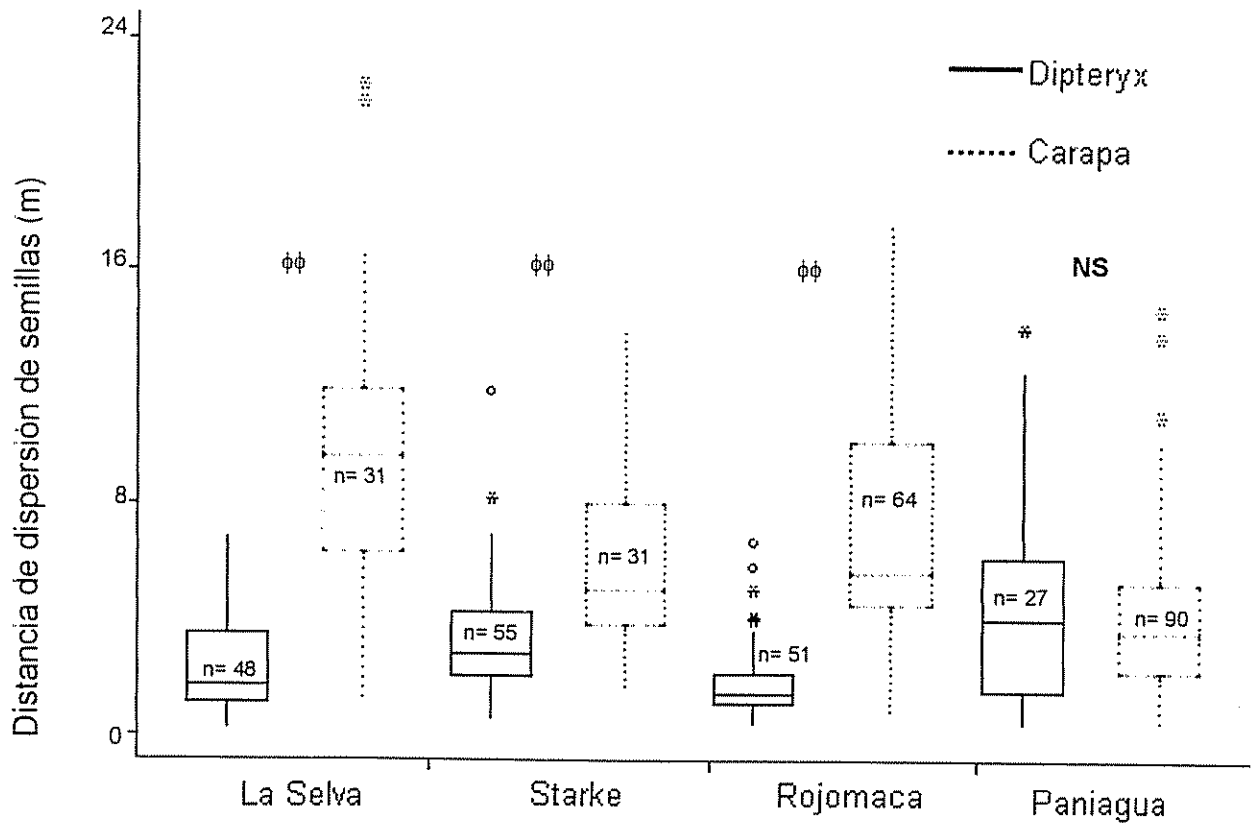


Figura 13. Distancia de dispersión (m) de semillas de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* en cuatro bosques de la zona Norte de Costa Rica.*

*Entre las cajas de ambas especies en cada uno de los sitios se indica si las pruebas de U-Mann Whitney aplicadas fueron significativas o no, NS: $p > 0.05$, φ: $p < 0.05$, φφ: $p < 0.01$

Las cajas representan gráficamente la mitad central de los datos. La línea horizontal que divide cada caja señala la posición de la mediana. Las líneas verticales arriba y debajo de cada caja representan el ámbito de los valores típicos en cada juego de datos. Los símbolos "*" y "o" (asterisco y círculo abierto) representan los valores extremos. Los asteriscos representan datos alejados más de 1½ veces la amplitud de las cajas y los círculos indican datos que se alejan más de 3 veces la amplitud de las cajas.

En resumen los resultados de distancias de dispersión indican que *C. guianensis* en comparación con *D. panamensis* podría verse más beneficiada por la acción de los roedores medianos debido a que podrían alejar significativamente las semillas de la cercanía del árbol parental. Sin embargo, al acumular la dispersión efectiva en los cuatro

sitios de estudio *C. guianensis* presentó una menor potencial de regeneración que *D. panamensis*.

Por otra parte, se debe destacar que los datos utilizados para calcular las distancias de dispersión no incluyen semillas que posiblemente fueron diseminadas por los mamíferos más allá del radio de búsqueda utilizado.

4.3 Germinación de semillas y la acción de los dispersores

Los porcentajes de germinación de las semillas de *D. panamensis* y *C. guianensis* varió de manera general entre los tratamientos y entre las especies (Figura 14).

En el caso de los porcentajes de germinación de *D. panamensis* no se encontraron diferencias significativas en ninguno de los bosques al comparar la cantidad de semillas germinadas y no germinadas en los tratamientos enterrado y no-enterrado mediante una prueba de chi-cuadrado de bondad de ajuste (La Selva $X^2= 2.96$, 1g.l., $p=0.08$; Starke $X^2= 0.64$, 1g.l., $p=0.42$; Rojomaca $X^2= 2.08$, 1g.l., $p=0.15$; Paniagua $X^2= 2.00$, 1g.l., $p=0.16$)

En contraste las semillas de *C. guianensis* presentaron una mayor germinación en el tratamiento enterrado en los cuatro sitios de estudio. Esta diferencia fue significativa al comparar los porcentajes de germinación en cada sitio mediante un chi-cuadrado de bondad de ajuste (La Selva $X^2= 18.10$, 1g.l., $p<0.01$; Starke $X^2= 20.20$, 1g.l., $p<0.01$; Rojomaca $X^2= 14.9$, 1g.l., $p<0.01$; Paniagua $X^2= 45.2$, 1g.l., $p<0.01$). En estas pruebas de bondad de ajuste para ambas especies las frecuencias esperadas fueron calculadas de acuerdo a una misma probabilidad para las semillas germinadas como no germinadas en ambos tratamientos (enterrado y no enterrado).

Estos resultados de germinación sugieren que *D. panamensis* podría depender en menor medida para su regeneración de la dispersión de semillas que realizan las guatusas (*D. punctata*), mientras que la regeneración a partir de semilla de *C. guianensis*, podría aumentar con la acción de estos mamíferos. No obstante, también se deben tomar en cuenta tanto la dispersión efectiva como las distancias de dispersión (mencionadas anteriormente) y sus posibles implicaciones en la regeneración de ambas especies.

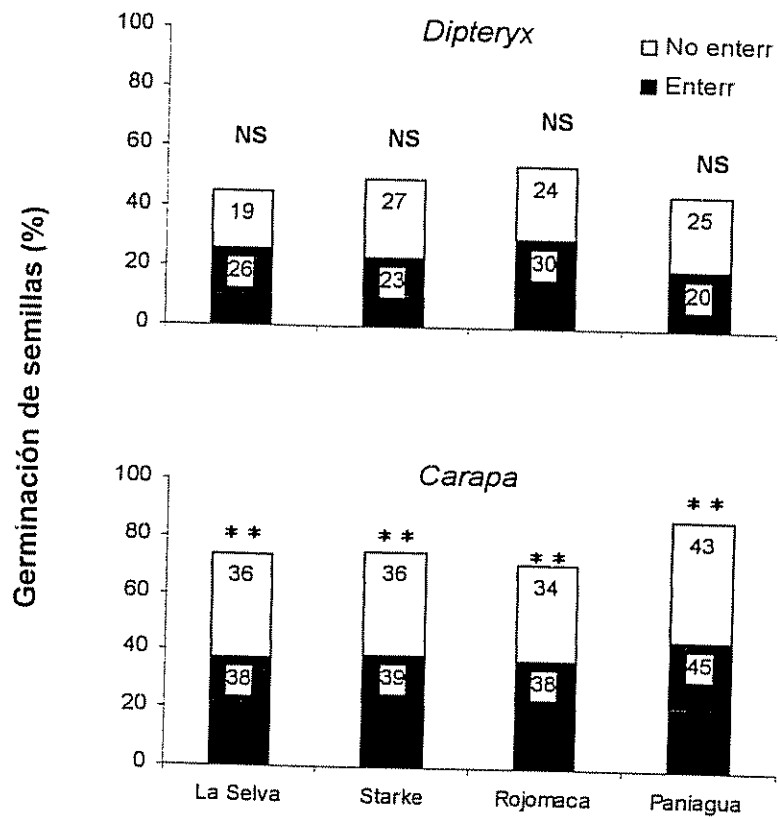


Figura 14. Porcentajes de germinación de semillas de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis*, bajo dos tratamientos (semillas enterradas y no enterradas) en cuatro bosques de la zona Norte de Costa Rica*.

*En el caso de *Dipteryx* se utilizaron un total de 100 semillas en cada bosque, las cuales fueron evaluadas a lo largo de 64 días. Para los ensayos con *Carapa* se utilizaron 80 semillas en cada bosque y fueron evaluadas durante 104 días.

Sobre las barras se indica si las pruebas de chi-cuadrado aplicadas fueron significativas o no, NS: $p > 0.05$; *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$. Además, dentro de las barras se indican los porcentajes de germinación de cada tratamiento en cada sitio.

5. DISCUSIÓN

No se encontraron evidencias que apoyen la hipótesis general de esta investigación. Se esperaba que posibles diferencias en las comunidades de dispersores de bosque continuo y bosques fragmentados provocarían una mayor remoción y dispersión de semillas de *D. panamensis* y *C. guianensis* en el sitio de bosque continuo. Sin embargo, los porcentajes de remoción para ambas especies fueron altos en los cuatro bosques de estudio. A pesar de que se encontraron indicios que sugieren un contraste entre las comunidades de mamíferos del bosque continuo-protégido y los tres fragmentos de bosque.

5.1 Indicios de defaunación

Se encontraron evidencias que soportan la hipótesis inicial que la composición de mastofauna es diferente entre el bosque continuo y los fragmentos (Cuadro 1). La riqueza de especies fue mucho mayor en el bosque continuo y por ende la composición también varió entre los dos tipos de bosque (continuo y fragmentado). Además en el presente estudio se encontraron indicios de una menor abundancia de mamíferos en los fragmentos en comparación con el bosque continuo, esto debido a un menor índice de huellas por kilómetro en los fragmentos. Lo cual podría sugerir que el fenómeno de defaunación podría afectar los fragmentos de bosque.

Por otra parte, los resultados de los avistamientos de mamíferos sugieren que los fragmentos no albergan poblaciones de especies de gran tamaño (peso corporal mayor a 10 kg). Sin embargo, se encontraron evidencias que señalan a los fragmentos de bosque como posibles refugios o áreas de hábitat importantes para poblaciones o sub-poblaciones de mamíferos de pequeño y mediano tamaño (<1-<10 kg). Esto se puede explicar debido a que la reducción significativa en el área del hábitat (producto de la fragmentación) tiene como consecuencia inmediata la reducción drástica de los tamaños efectivos de población de las especies presentes. Este efecto hace en especial sensible a especies con requerimientos de hábitat, ámbito de hogar o territorio grandes y especialmente especies con menor capacidad de moverse en áreas carentes de bosque (Dale *et al.* 1994). Comúnmente estas especies con la necesidad de ámbito de hogar o territorios grandes son las de mayor tamaño, lo que podría explicar su ausencia en bosques fragmentados.

De forma similar en estudios recientes de Chiarello (1999) en bosque fragmentados de la zona Atlántica del Brasil, se encontró que el número de especies de mamíferos estuvo relacionado con el área de los bosques. En áreas de bosque mayores a 2000 ha las comunidades de mamíferos eran estructuralmente complejas con la presencia de mamíferos depredadores. En cambio fragmentos de bosque de aproximadamente 200 ha albergaban comunidades más simples de mamíferos. Sin embargo, se debe considerar que para mantener poblaciones viables (alrededor de 500 individuos/especie) de mamíferos medianos, por ejemplo guatusas, es necesario un área mínima de bosque de 1500 hectáreas (Robinson 1996). Lo que podría sugerir que en paisajes fragmentados, caracterizados por parches de bosque no mayores a 300-400 ha, la conectividad del hábitat es un aspecto clave para la conservación de poblaciones de mamíferos medianos.

Adicionalmente al efecto de reducción en el hábitat la defaunación también puede ser causada de manera directa por actividades del ser humano, como es la cacería. Diversos estudios han señalado la magnitud y los posibles efectos de la cacería y su relación directa con la defaunación de los bosques (Robinson y Redford 1991, Redford 1992, Fa *et al.* 1995, Fitzgibbon *et al.* 1995, Bodmer *et al.* 1997, Wright *et al.* 2000).

Los resultados de las entrevistas realizadas para la presente investigación sugieren que la cacería no es ajena a los bosques de estudio. Además, se encontraron evidencias que sugieren que la cacería se da a lo largo del año, tanto en bosque alejados de reservas como en áreas cercanas y en las mismas áreas protegidas. Estos resultados podrían ser indicativos de la intensidad de caza en la zona, además de sugerir que esta actividad posiblemente tiene un fuerte efecto sobre las comunidades de fauna en estos bosques. Especialmente, sobre las poblaciones de tepezcuintles y guatusas, especies que fueron señaladas entre las más cazadas.

En el estudio realizado en fragmentos del Atlántico de Brasil, Chiarello (1999) mencionó además, que las especies cazadas presentaron indicios de una menor abundancia en parches de bosque con una mayor presión de cacería. Adicionalmente, los resultados de la presente investigación señalan que especies de gran tamaño como el venado cola blanca y el saíno podrían estar amenazadas no sólo por la presión de cacería, sino también por la pérdida del hábitat. Entonces, parece probable que en un escenario fragmentado y con incidencia de cacería, los procesos involucrados en la regeneración del bosque puedan verse afectados (Guariguata *et al.* 2000, Wright *et al.* 2000).



En resumen los resultados de esta investigación podrían indicar que los tres bosques fragmentados bajo estudio sufren del fenómeno de defaunación, aún cuando no se ha dado una pérdida por completo de las comunidades de mamíferos. Estos indicios destacan el papel ecológico que podría cumplir este tipo de fragmentos al nivel de paisaje, principalmente si se hacen los esfuerzos necesarios para mantener o aumentar la conectividad entre parches de bosque. Por otro lado, la regeneración del bosque en estos escenarios podría ser afectada significativamente si no se planifican estrategias que limiten la caza ilegal de fauna.

5.2 Remoción y dispersión de semillas

No se encontraron evidencias de que el porcentaje de remoción de semillas de *D. panamensis* y *C. guianensis* fueran significativamente mayores en el bosque continuo en comparación con los fragmentos (segunda predicción de esta investigación). Por el contrario los ensayos en el campo mostraron porcentajes de remoción de semillas relativamente altos para ambas especies en los cuatro sitios de estudio (Figura 12). No obstante, los resultados sugieren que las semillas de *D. panamensis* son consumidas tanto por mamíferos (roedores específicamente) medianos como pequeños, mientras que posiblemente las semillas de *C. guianensis* son apetecidas principalmente por roedores de tamaño medio.

Este patrón general de alta remoción se puede explicar debido a que muy probablemente los bosques estudiados mantienen poblaciones de mamíferos pequeños y medianos, por lo que parece muy probable que la remoción de semillas de ambas especies no difiera entre el bosque continuo y los fragmentos. En especial, si se considera que ambas especies son consumidas por roedores medianos; específicamente, guatusas (*Dasyprocta punctata*), las cuales han sido señaladas como dispersores importantes de este tipo de especies de árboles con semillas relativamente grandes (por ejemplo: *Bertholletia excelsa* Peres y Baider 1997, Peres et al. 1997; *Carapa procera* Forget 1996; *C. guianensis* McHargue y Hartshorn 1983; *D. panamensis* Forget 1993; *Lecythis ampla* Hartshorn 1991).

Una posible expectativa de la presente investigación es que, si se excluye el posible efecto de la cacería, las poblaciones de mamíferos pequeños y medianos presentarían una mayor abundancia en los bosques fragmentados, debido a la posible ausencia de grandes depredadores que regulan estas poblaciones, especialmente de tamaño medio (ver planteamiento similar en Wright et al. 1994). Sin embargo, la alta remoción de semillas

tanto en el bosque continuo como en los fragmentos sugiere que al menos las poblaciones de mamíferos medianos posiblemente son controladas por los mismos factores que provocaron la pérdida de especies de mayor tamaño. Este planteamiento podría apoyar la posibilidad de que existan diferencias en abundancia y composición de las comunidades de mamíferos entre los bosques fragmentados y el bosque continuo.

Por otra parte, se encontraron evidencias de una remoción diferencial entre los sitios para las semillas de *D. panamensis* y entre los tratamientos de exclusión para *C. guianensis*. Para el caso de *D. panamensis* se presentó una remoción significativa de semillas en el tratamiento de exclusión, especialmente en los bosques fragmentados. Esto probablemente debido a que las semillas de esta especie son preferidas por roedores pequeños.

En un estudio similar a este en dos bosques de la zona Norte Guariguata *et al.* (2000) mencionan que el ratón espinoso *Heteromys desmarestianus*, posiblemente fue el principal responsable de la remoción de semillas de dos especies de árbol bajo el tratamiento de exclusión. Sin embargo, otros mamíferos pequeños como las ardillas podrían ser responsables de la remoción en este tratamiento. En el presente estudio en al menos dos de los fragmentos se observaron semillas de *D. panamensis* en bifurcaciones de árboles y palmas a una altura máxima de 1.5 m, lo que evidencia la posible acción de estos mamíferos. También, debe considerarse que esta observación no excluye al ratón espinoso, debido a que es catalogado como un buen trepador (Fleming 1991).

Esta mayor remoción de semillas de *D. panamensis* en las jaulas de exclusión de los fragmentos probablemente sugiere una alteración en el ambiente al presentarse una mayor densidad de roedores pequeños. El estudio de Navarrete (1998) en el fragmento de bosque La Tirimbina (zona Norte de Costa Rica), sugiere que la densidad de roedores pequeños (por ejemplo *H. desmarestianus*) puede ser de hasta 40 individuos/ha, densidad mucho mayor que la reportada para La Selva por Fleming (1991), con un estimado de 10 a 18 individuos/ha.

En estudios sobre la diversidad y biomasa de pequeños mamíferos en fragmentos de bosque en Brasil, Malcolm (1997) menciona que muy probablemente cambios en el hábitat inducidos por un mayor efecto de borde y la intrusión de individuos provenientes de los hábitats secundarios que rodean el fragmento podrían provocar elevadas abundancias en las comunidades de mamíferos pequeños.

En contraste con las semillas de *D. panamensis* los propágulos de *C. guianensis* fueron removidos en un menor porcentaje de las jaulas de exclusión en los cuatro bosques. En La Selva otros factores como la lluvia y el ataque de saínos incidieron levemente en la remoción de semillas en las jaulas de exclusión. La diferencia de remoción de las semillas entre ambas puede deberse a que las semillas de *Carapa* son preferidas principalmente por mamíferos medianos y el tamaño de las semillas (4-5 cm de diámetro según McHargue y Hartshorn 1991) hace difícil la manipulación por parte de roedores pequeños.

Para ambas especies y con base en la alta remoción de semillas registrada en los cuatro sitios de estudio se podría esperar un alto reclutamiento a partir de semilla (como consecuencia de un alto potencial de dispersión). Esto si se asume, como lo hacen Guariguata *et al.* (2000), que las guatusas promueven un alto reclutamiento como consecuencia del enterramiento que favorece la germinación (Smythe 1989, Forget 1990, Forget y Miller 1991, Asquith *et al.* 1999) y más aún si se considera que el reclutamiento en los bosques tropicales se favorece en bajas densidades, generalmente lejos del adulto coespecífico (revisado por Coley y Barone 1996, en el caso de *D. panamensis* ver De Steven y Putz 1984, Clark y Clark 1985, 1987). Sin embargo, se debe considerar que las guatusas son la segunda especie más mencionada como preferida para la cacería en la zona. Además, *D. panamensis* por ser una especie de semilla más pequeña probablemente sea más vulnerable a una alta depredación de roedores pequeños en los bosques fragmentados.

Por otra parte, en este estudio se encontró una gran variación en el número de semillas dispersadas (Figura 5) entre especies y sitios (ver Cuadro 3). Esta variación podría confirmar las diferencias en composición y abundancia de algunas especies de mamíferos sugeridas anteriormente para los bosques de estudio.

En ambas especies la proporción de semillas dispersadas en La Selva en relación con el total de semillas diseminadas en los cuatro sitios fue una de las más bajas al compararlo con los bosques fragmentados. No obstante, *D. panamensis* en el bosque continuo presentó el mayor porcentaje de semillas que permanecieron sin ser depredadas después de 104 días de evaluación, lo cual implica una mayor dispersión efectiva. La baja dispersión efectiva en los fragmentos se pudo deber a una sobre abundancia de roedores pequeños que depredan estas semillas. Adicionalmente, estos roedores pequeños podrían haber representado una competencia para las guatusas, lo que provocaría posibles limitaciones en

los recursos y en consecuencia se produjera un mayor porcentaje de recuperación de semillas por parte de las guatusas. De forma contrastante, *C. guianensis* presentó un 100% de semillas depredadas post-dispersión en el bosque continuo y el fragmento Starke después del mismo período de evaluación.

Estas diferencias en la depredación post-dispersión entre ambas especies y entre el bosque continuo y los fragmentos podría relacionarse con el hecho de que las semillas de *C. guianensis* son preferidas principalmente por mamíferos medianos, mientras que en el caso de *D. panamensis* son consumidos tanto por roedores pequeños como por mamíferos de mediano tamaño. Adicionalmente, esta variación en la dispersión efectiva también podría deberse a variaciones espaciales y temporales en la abundancia relativa de recursos, principalmente semillas y frutos. Levey *et al.* (1994) mencionaron que en el bosque de La Selva podría existir una mayor remoción de frutos y semillas en relación con las épocas de escasez de recursos. Adicionalmente Forget *et al.* (1994) en un estudio con la palma *Scheelea* en la isla de Barro Colorado encontraron que la depredación de semillas por roedores (ardillas y guatusas) se relacionó con una baja disponibilidad de frutos de todo tipo en el bosque. De igual manera Forget (1996) en un estudio con *Carapa procera* (especie diseminada por guatusas) en Guyana Francesa mencionó que las mayores tasas de remoción de semillas ocurrieron durante la época en que la diversidad de frutos disponibles decreció significativamente. Sin embargo, no sólo la disponibilidad de recursos es un factor importante para evaluar la dispersión efectiva de una especie.

Para obtener una mejor consideración acerca de la dispersión efectiva es necesario tomar en cuenta también las distancias de dispersión. Esto debido a que se ha demostrado que una de las principales ventajas del fenómeno de dispersión de propágulos es la posibilidad de evitar la alta mortalidad denso-dependiente en semillas y plántulas que permanecen cerca del árbol padre (ver Coley y Barone 1996; en el caso de *D. panamensis* ver De Steven y Putz 1984, Clark y Clark 1985, 1987).

De acuerdo con los resultados obtenidos, pareciera que *Carapa guianensis* fue la especie más favorecida por la dispersión que realizan las guatusas en comparación con *Dipteryx panamensis*. En tres de los cuatro sitios de estudio, las distancias de dispersión de *C. guianensis* fueron mayores que las de *D. panamensis*; probablemente esta diferencia se deba a la posibilidad de obtener una mayor recompensa energética lo cual justifica en los roedores un mayor esfuerzo por resguardar dicho recurso.

Con los resultados expuestos se puede concluir que para especies como *C. guianensis* y *D. panamensis* el potencial de dispersión por roedores medianos es alto en los cuatro bosques. Probablemente *D. panamensis* por el tamaño de sus semillas es más propensa a depredación por roedores pequeños (*Heteromys spp.* y *Sciurus spp.*), aunque en el presente estudio se debe destacar que esta especie presentó una dispersión efectiva relativamente alta en el bosque continuo (Cuadro 3).

En el caso de *C. guianensis* quizás exista alguna evidencia de que las semillas dispersadas son redescubiertas (depredación post-dispersión) debido a que este comportamiento en los roedores incrementa en relación con posibles disminuciones en la disponibilidad de frutos en el bosque (Forget 1996). En contraste con una baja depredación post-dispersión de las semillas de *D. panamensis*, lo cual también podría estar influenciado por variaciones de los recursos alimenticios en el espacio y el tiempo (De Steven y Putz 1984, Forget 1993)

Además, en el presente estudio se encontraron evidencias que sugieren que las guatusas podrían ejercer una fuerte presión sobre la supervivencia de plántulas germinadas a partir de semillas que estos mismos roedores dispersan. En este estudio el 50% de las plántulas de *D. panamensis* germinadas a partir de semillas dispersadas en los cuatro bosques fue depredado, mientras que en *C. guianensis* fueron depredadas el 94.74% de las plántulas. Esta diferencia en la mortalidad de plántulas de ambas especies podría deberse a una variación temporal en la disponibilidad de recursos. En ambas especies de árbol los mamíferos provocaron daños serios a las plántulas al buscar las semillas que permanecían adheridas. Este tipo de daños ha sido documentado para plántulas de *D. panamensis* en la Isla Barro Colorado, Panamá (De Steven y Putz 1984), así como para *Lecythis* en La Selva (Clark y Clark 1992) y resultados similares han sido observados en *Gustavia superba* en bosques de Panamá (Sork 1987). No obstante, a largo plazo los posibles efectos en la regeneración en los bosques fragmentados podrían ser inciertos si se considera la presión de cacería que se ejerce sobre las poblaciones de guatusas en éstas áreas (por ejemplo ver Dirzo y Miranda 1990, 1991).

5.3 Germinación de semillas y la acción de los dispersores

Se ha argumentado que muy probablemente sitios con poblaciones de guatusas tienen un mayor reclutamiento a partir de semilla, debido a que el enterramiento de los propágulos aumenta significativamente la germinación en especies de árboles cuyos frutos o semillas son dispersados por estos roedores (Smythe 1989, Forget 1990, Forget y Milleron 1991, Asquith *et al.* 1999). No obstante, los resultados del presente estudio de alguna manera solamente apoyan esta idea para el caso de una de las dos especies de árbol evaluadas.

Al comparar el número de semillas germinadas y no germinadas bajo los tratamientos enterrado y no enterrado en cada uno de los sitios, *D. panamensis* no mostró evidencia alguna de que el enterramiento aumente el porcentaje de semillas germinadas. Resultados similares fueron encontrados por De Steven y Putz (1984), al evaluar la germinación de semillas de *D. panamensis* enterradas y no enterradas en la Isla de Barro Colorado (Panamá). Forget (1997a, 1997b) menciona que la germinación de semillas enterradas de *Voucapoua americana* en los bosques de Guyana Francesa puede ser afectada por la falta de humedad en el suelo. Para este especie de árbol Forget (1997a) encontró que una baja caída de lluvia en el periodo de fructificación de la especie, deja los suelos más secos que el óptimo requerido y se previene la germinación de semillas enterradas.

En contraste con *D. panamensis* los porcentajes de germinación de las semillas de *C. guianensis* fueron mayores para las semillas enterradas. Similarmente, Forget y Milleron (1991) encontraron en la Isla de Barro Colorado una mayor germinación en semillas de *Virola nobilis* enterradas (de forma artificial) al compararlo con semillas no enterradas.

Se puede concluir entonces que *D. panamensis* a pesar de que las evidencias presentadas mostraron una mayor dispersión efectiva en bosque continuo, esta especie podría depender no solamente de la actividad de los roedores, como la guatusa, para su regeneración a partir de semillas. También otros dispersores podrían aportar al reclutamiento de la especie. Los resultados obtenidos sugieren que el enterramiento no tiene un efecto obvio sobre la germinación de esta especie y la distancia promedio de dispersión fue relativamente baja. Sin embargo, el enterramiento de las semillas de *Dipteryx* por guatusas podría prevenir la depredación por otros mamíferos, especialmente roedores pequeños. Por el contrario, *C. guianensis* aparentemente depende en mayor medida del enterramiento que realizan las

guatusas para su germinación. Además, estos roedores podrían favorecer la supervivencia de las plántulas al alejarlas a mayores distancias del árbol adulto coespecífico. A pesar de que posiblemente en épocas de escasez de recursos estos mamíferos podrían causar una alta mortalidad de plántulas germinadas a partir de semillas dispersadas por los mismos roedores.

5.4 Implicaciones para la conservación y el manejo sostenible de los bosques

Los indicios acumulados destacan la importancia de la conectividad del hábitat para mantener especies de mamíferos, las cuales posiblemente juegan papeles ecológicos de importancia para la regeneración de los bosques de la zona Norte de Costa Rica. Se han encontrado evidencias de que en un ambiente fragmentado posiblemente parches de bosque de 100 a 300 hectáreas mantienen poblaciones de mamíferos de pequeño y mediano tamaño. Esto sugiere que el fenómeno de defaunación (por pérdida de hábitat y cacería) ha provocado la extinción local de especies, en especial las de gran tamaño o con grandes ámbitos de hogar o territorio. Por otra parte, estos resultados destacan el potencial de dichos fragmentos y señalan la necesidad de realizar acciones que fomenten la conectividad entre parches para conservar comunidades de fauna a nivel del paisaje.

Este tipo de esfuerzos de conservación de fauna en ambientes fragmentados podría tener una importancia particular para la regeneración de los bosques de la zona. Especialmente si se considera que posibles alteraciones en las comunidades de mamíferos podrían afectar significativamente los patrones de regeneración del bosque (Dirzo y Miranda 1990, 1991, Asquith *et al.* 1997, 1999, Guariguata *et al.* 2000). En este sentido conviene establecer estrategias de manejo en los bosques que busquen la sostenibilidad de las comunidades de mamíferos como un requisito paralelo a la sostenibilidad del recurso forestal.

El presente estudio sugiere que la regeneración exitosa de una especie como *C. guianensis* en bosques no anegados depende en gran medida de la acción de los roedores como las guatusas (*Dasyprocta punctata*). Aunque estos mismos mamíferos pueden causar altos porcentajes de mortalidad al nivel de semillas y plántulas. De este modo, pareciera prudente que las decisiones de manejo deben de considerar el aprovechamiento de esta especie forestal en sitios donde las poblaciones de roedores presenten un mejor estado de conservación y a la vez se deben contemplar medidas necesarias para evitar la desaparición de estos mamíferos por reducción en el hábitat,

cacería y erosión genética por aislamiento

En el caso de *D. panamensis* los resultados indican que la dependencia por los roedores medianos en su dispersión efectiva podría ser fuerte en un sitio como La Selva. Pero, los resultados expuestos también sugieren que el proceso de regeneración de esta especie a nivel del paisaje fragmentado podría depender, también, de otros posibles dispersores. Autores como Bonaccorso *et al.* (1981), Flores (1992) y Reid (1997) señalaron que el murciélago *Artibeus lituratus* efectúa una dispersión considerable de *D. panamensis*, la cual a menudo alcanza cientos de metros desde el árbol parental. Esta especie de murciélago se alimenta solamente del exocarpo de la semilla por lo que el embrión queda intacto y en consecuencia no afecta significativamente las posibilidades de germinación. De este modo, el comportamiento de este murciélago podría ser de gran importancia para la regeneración de *Dipteryx* ya que evita la mortalidad denso-dependiente asociada a la cercanía con adultos coespecíficos.

Estos indicios sugieren, de forma más generalizada, que en sitios en los que existan poblaciones de guatusas (*D. punctata*) considerables el proceso de regeneración de especies de semilla grande, dependientes de fauna para su diseminación, podría ser mejor que en sitios con poblaciones de dispersores reducidas o amenazadas. De esta manera se puede decir que la cacería y la pérdida de hábitat son amenazas reales tanto para las comunidades de mamíferos como para los procesos de regeneración, especialmente para los que involucran especies de animales.

De manera general, Guariguata *et al.* (2000) plantearon que la producción forestal en el noreste de Costa Rica adyacente a parques y áreas protegidas probablemente mantenga un amplio espectro de poblaciones viables de plantas y animales en comparación con parches de bosque aislados en el paisaje. Esta medida podría tener un efecto positivo si realmente en las áreas protegidas y las zonas de amortiguamiento se logra contrarrestar el efecto de la cacería y la extracción ilegal de recursos. Sin embargo, los parches más alejados de las áreas protegidas mayores a 100 hectáreas podrían convertirse en una opción alternativa para el manejo forestal si se realizan esfuerzos para aumentar la conectividad entre los fragmentos. De esta manera, se conservarían poblaciones de posibles dispersores y la actividad forestal tendría posibilidades de ser sostenible. Además, esto liberaría la presión de una mayor actividad humana en las zonas de amortiguamiento de las áreas protegidas.

Finalmente, se debe considerar de forma imprescindible la puesta en marcha de estrategias de conservación que minimicen el efecto de la fragmentación y desaceleren la defaunación, en conjunto con la utilización generalizada de técnicas de aprovechamiento de bajo impacto, las cuales según Guariguata *et al.* (2000), podrían amortiguar cambios drásticos en la diversidad animal. De otra manera, el manejo basado en la regeneración a partir de semilla de las especies maderables dependientes de fauna tendrá pocas opciones de ser potencialmente sostenible.

6. CONCLUSIONES

1. Las evidencias obtenidas sugieren que la fragmentación del bosque ha provocado la pérdida o reducción de poblaciones en algunas especies de fauna en los fragmentos de estudio. Es así como la composición y la abundancia de mamíferos varió entre el bosque continuo y los fragmentos. Además, las evidencias indican que los fragmentos poseen comunidades de mamíferos más simples que la del bosque protegido.
2. Según los resultados obtenidos los fragmentos estudiados son parte del hábitat utilizado por especies de mamíferos de tamaño pequeño y medio. Además, se identificó la posible ausencia, o al menos una baja abundancia, de mamíferos de mayor tamaño (peso corporal ≥ 10 kg) en los fragmentos.
3. Aparentemente la actividad de cacería junto con la reducción del hábitat ejercen un efecto negativo sobre algunas poblaciones de mamíferos, tanto en los bosques cercanos a zonas protegidas como en los fragmentos más alejados. De este modo la conservación y el aumento de la conectividad entre parches de bosques podría ser una medida necesaria para mantener poblaciones de especies mamíferos de tamaño medio.
4. Los porcentajes de remoción de semillas de *D. panamensis* y *C. guianensis* fueron altos en los cuatro sitios de estudio. Esto muy probablemente se confirma debido a que tanto en el bosque continuo como los fragmentos se encontraron evidencias de poblaciones de mamíferos de hasta tamaño medio.
5. Las evidencias (alta remoción en ensayos de exclusión) sugieren que las semillas de *D. panamensis* podrían sufrir naturalmente una alta depredación debido a que son consumidas por roedores pequeños. En contraste las semillas de *C. guianensis* fueron consumidas por mamíferos medianos, principalmente guatusas (*Dasyprocta punctata*).
6. En ambas especies el potencial de dispersión fue alto, sin embargo la dispersión efectiva de *C. guianensis* fue muy baja en los cuatro sitios. La dispersión efectiva de *D. panamensis* fue alta en el bosque continuo en comparación con los fragmentos.

7. La depredación post-dispersión por guatusas podría causar una alta mortalidad de plántulas que germinaron de semillas diseminadas por éstos animales. Esto debido a que los mamíferos dañan las plántulas para consumir las semillas.
8. Las distancias de dispersión fueron mayores para *C. guianensis* que para *D. panamensis* en al menos tres de los sitios de estudio. Este resultado podría resaltar la posible importancia de otros dispersores, como murciélagos, en la regeneración de *D. panamensis*.
9. Las pruebas de germinación sugieren que la acción de enterrar semillas por parte de las guatusas no tiene un efecto aparente sobre la germinación de semillas de *D. panamensis*. Posiblemente esta acción si favorezca una menor depredación por otros mamíferos. En el caso de *C. guianensis* la regeneración a partir de semilla podría beneficiarse debido a que el comportamiento de las guatusas aparentemente produce un aumento en el porcentaje de germinación.
10. Los resultados del presente estudio sugieren que la regeneración exitosa de *C. guianensis* en bosques no inundados depende fuertemente de la acción de las guatusas. En el caso de *D. panamensis* la dependencia por estos roedores medianos en su diseminación efectiva podría ser alta en un bosque como La Selva. Sin embargo, también se encontraron evidencias que sugieren que el proceso de regeneración de esta especie a nivel del paisaje fragmentado podría depender también de otros posibles dispersores.
11. Aparentemente el proceso de regeneración de especies de semilla grande, dependientes de fauna, podría ser mejor en bosques en los que existan poblaciones de guatusas (*D. punctata*) en comparación a sitios con poblaciones de dispersores reducidas o amenazadas. Esto sugiere que la conectividad a nivel del paisaje y la protección de la cacería son factores claves, no solamente para la conservación de especies de mamíferos, sino también para asegurar que el manejo forestal de estas especies dependientes de fauna sea potencialmente sostenible.

7. LITERATURA CITADA

- Asquith, N.M.; Terborgh, J.; Arnold, A.E.; Riveros, M. 1999. The fruits the agoutilate: *Hymenea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology* 15:229-235.
- Asquith, N.M.; Wright, S.J.; Clauss, M.J. 1997. Does mammal community composition control recruitment in Neotropical Forests?. Evidence from Panama. *Ecology* 78 (3): 941-946.
- Augspergen, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distances, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65 (6): 1705-1712.
- Begon, M.; Harper, J.L.; Townsend, C.R. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. 2 ed. Oxford. Blackwell. 876 p.
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12 (2): 380-389.
- Bennett, A. 1999. Linkages in the landscape. The role of corridors and connectivity in wildlife conservation. Gland, SZ. IUCN. 254 p.
- Bennett, E.L.; Dahaban, Z. 1995. Wildlife responses to disturbances in Sarawak and their implications for forest management. *In: Primarck, R.B; Lovejoy, T.E. eds. Ecology, Conservation and Management of Southeast Asian Rainforests*. US. Yale. p. 66-86.
- Bodmer R.E., Eisenberg J.F., Redford K.H. 1997. Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian Mammals. *Conservation Biology* 11: 460-466.
- Bonaccorso, F.J.; Glanz, W.E.; Sanford, C.M. 1980. Feeding assemblages of mammals at fruiting *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) trees in Panama: seed predation, dispersal and parasitism. *Revista de Biología Tropical* 28 (1): 61-72.
- Butterfield, R. 1994. Forestry in Costa Rica: status, research priorities, and the role of La Selva Biological Station. *In: McDade, L.; Bawa, K.; Hespenheide, H.; Hartshorn, G. eds. La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. US. Chicago. p. 317-328.
- Chapman, C. A.; Chapman, L. J. 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. *Conservation Biology*. 9 (3): 675-678.
- Chapman, C. A.; Chapman, L. J. 1996. Frugivory and the fate of dispersed and non-dispersed seeds of six african tree species. *Journal of Ecology* 12:491-504.
- Chiarrello, A. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation* 89: 71-82.

- Clark, D.A.; Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62(3): 315-344.
- Clark, D.B.; Clark, D.A. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66(6): 1884-1892.
- Clark, D.B.; Clark, D.A. 1987. Population ecology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica* 19(3): 236-244.
- Coley, P.D.; Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annuals Reviews in Ecological Systematics* 27: 305-335.
- Dale, V.H.; Pearson, S.; Offerman, H.L.; O'Neill, R.V. 1994. Relating patterns of land-use change to faunal biodiversity in Central Amazon. *Conservation Biology* 8(4): 1027-1036.
- De Steven, D.; Putz F.E. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panama. *Oikos* 43: 207-216
- Dirzo, R. En prensa. Una selva es más que sus plantas: la defaunación contemporánea como evidencia. *In: Guariguata, M.; Kattan, G. eds. Ecología de bosques lluviosos neotropicales. CR. IICA (Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura).*
- Dirzo, R.; Miranda, A. 1990. Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity-a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4 (4): 444-447.
- Dirzo, R.; Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a cause of possible consequences of contemporary defaunation. *In: Price, P.W.; Lewinshon, T.M.; Fernandes, G.W.; Benson, W.W. eds. Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical Temperate Regions. New York. WILEY. p. 273-287.*
- Fa J.E., Juste J., Peres del Val J., Castroviejo J. 1995. Impact of marketing on mammal species in Ecuatorial Guinea. *Conservation Biology* 9: 1107-1115.
- Fitzgibbon C.D., Mogaka H., Fanshawe J.H. 1995. Subsistence hunting in Arabuko-Sukoke forest, Kenya, and its effects on Mammal populations. *Conservation Biology*, 9: 1116-1126.
- Fleming, T. 1991. *Heteromys desmarestianus* (Ratón semiespinoso, Spiny pocket mouse). *In: Janzen, D.H. ed. Historia natural de Costa Rica. 2 ed. Trad. M. Chavarria. San José, CR. Editorial Universidad de Costa Rica. p. 488-489.*
- Fleming, T.; Breitwisch, R.; Whitesides, G. 1987. Patterns of Tropical vertebrates frugivore diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 91-109.

- Flores, E.M. 1992. *Dipteryx panamensis*. Arboles y semillas del Neotrópico. Museo Nacional de Costa Rica/Herbario Nacional de Costa Rica 1 (1): 1-22.
- Flores, E.M. 1994. *Carapa guianensis*. Arboles y semillas del Neotrópico. Museo Nacional de Costa Rica/Herbario Nacional de Costa Rica 3 (2): 27-56.
- Frankie, G.; Baker, H.; Opler, P. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- Forget, P.M. 1990- Seed-dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 6: 459-468.
- Forget, P.M. 1992. Seed removal and seed fate in *Gustavia superba* (Lecythidaceae). *Biotropica* 24 (3): 408-414.
- Forget, P.M. 1993. Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. *Oecologia* (94): 255-261.
- Forget, P. M. 1994. Recruitment pattern of *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae), a rodent-dispersed tree species in French Guiana. *Biotropica* 26 (4): 408-419.
- Forget, P. M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 12: 751-761.
- Forget, P. M. 1997a. Ten-year seedling dynamics in *Vouacapoua americana* in French Guiana: A hypothesis. *Biotropica* 1: 124-126.
- Forget, P.M. 1997b. Effect of microhabitat on seed fate and seedling performance in two rodent-dispersed tree species in rain forest in French Guiana. *Journal of Ecology* 85: 693-703.
- Forget, P.; Milleron, T. 1991. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panamá. *Oecologia* 87: 596-599.
- Forget, P. M. ; Muñoz, E.; Giles, E. 1994. Predation by rodents and bruchid beetles on seeds of *Scheelea* palms on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 26(4): 420-426.
- Forman, R. 1995. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge. UK. 632 p.
- Guariguata, M.R.; Dupuy, J.M. 1997. Forest regeneration in abandoned logging roads in lowland Costa Rica. *Biotropica* 29:15-28.
- Guariguata, M; Pinard, M. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. *Forest Ecology and Management* 112: 87-99.

- Guariguata, M.; Rosales, A.; Finegan, B. 2000. Seed removal and seed fate in two selectively logged forests with contrasting protection levels. *Conservation Biology* 14(4): 1046-1054.
- Guevara, S.; Meave, J.; Moreno-Casasola, P.; Laborde, J. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* 3: 655-664.
- Hammond, D. S.; Gourlet-Fleury, S.; van der Hout, P.; ter Steege, H.; Brown, V.K. 1996. A compilation of known Guianan timber trees and the significance of their dispersal mode, seed size and taxonomic affinity to tropical rain forest management. *Forest Ecology and Management* 83: 99-116.
- Hartshorn, G.S. 1991. *Lecythis costaricensis*. In: Janzen, D.H. ed. *Historia natural de Costa Rica*. 2 ed. Trad. M. Chavarría. San José, CR. Editorial Universidad de Costa Rica p. 271-272
- Hill K., Padwe J., Bejyvagi C., Bepurangi A., Jakugi F., Tykuarangi R., Tykuarangi T. 1997. Impact of hunting on large vertebrates in the Mbaracayu Reserve, Paraguay. *Conservation Biology* 11: 1339-1353.
- Hobbs, R.J. 1993. Effects of landscape fragmentation on ecosystem process in the Western Australian Wheatbelt. *Biological Conservation* 64: 193-201.
- Holdridge, L. R. 1967. *Life zone ecology*. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Howe, F. H. 1979. Fear and frugivory. *American Naturalist* 114: 925-931.
- Howe, F.H.; Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Howe, F. H.; Westley, L.C. 1986. Ecology of pollination and seed dispersal. In: Crawley, M. J. *Plant Ecology*. US Blackwell. p. 185-215.
- Iida, S.; Nakashizuka, T. 1995. Forest fragmentation and its effect on species diversity in sub-urban coppice forests in Japan. *Forest Ecology and Management* 73: 197-210.
- Janson, C. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science* 219: 187-189
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104 (940): 501-527.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.

- Levey, D.J.; Moermond, T.C.; Denslow, J.S. 1994. Frugivory: An overview. *In*: McDade, L.; Bawa, K.; Hespeneide, H.; Hartshorn, G. eds. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. US. Chicago. p. 282-294.
- Loiselle, B.; Ribbens, E.; Vargas, O. 1996. Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* 28: 82-95.
- Lott, R.H.; Harrington, G.N.; Irvine, A.K.; McIntyre, S. 1995. Density-dependent seed predation and plant dispersion of the tropical palm *Normanbyia normanbyi*. *Biotropica* 27(1): 87-95.
- Malcolm, J.R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments *In*: Laurance, W.; Bierregaard, R. eds. *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. London. Chicago. p. 207-221
- McDade, L.; Hartshorn, G. 1994. La Selva Biological Station. *In*: In: McDade, L.; Bawa, K.; Hespeneide, H.; Hartshorn, G. eds. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. US. Chicago. p. 6-18.
- Mchargue, L.A.; Hartshorn, G.S. 1983. Seed and seedling ecology of *Carapa guianensis*. *Turrialba* 33 (4): 399-404.
- Mchargue, L.A.; Hartshorn, G.S. 1991. *Carapa guianensis* (Meliaceae) (Cedro macho, caobilla). *In*: Janzen, D.H. ed. *Historia natural de Costa Rica*. 2 ed. Trad. M. Chavarría. San José, CR. Editorial Universidad de Costa Rica. p. 209-210.
- Middleton, B.A.; Mason, D.H. 1992. Seed herbivory by nilgai feral cattle, and wildboar in the Keoladeo National Park, India. *Biotropica* 24(4): 538-543.
- Missouri Botanical Garden. 1999. VAST (VAscular Tropicos) nomenclatural database and associated authority files, W3TROPICOS (en línea). Missouri, US. Consultado 18 dic. 2000. Disponible en <http://www.mobot.org/W3T/search/vast.html>
- Montagnini, F. 1994. Agricultural systems in the La Selva region. *In*: McDade, L.; Bawa, K.; Hespeneide, H.; Hartshorn, G. eds. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. US Chicago. p. 307-316.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10 (2): 58-62.
- Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. *In*: Schelhas, J.; Greenberg, R. eds. *Forest patches in tropical landscapes*. US. Island. p. 19-36

- Navarrete, D.A. 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. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 99 p.
- Nepstad, D.; Uhl, C.; Serrão, E. 1991. Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20: 248-255.
- Pannell, C. M. 1989. The role of animals in natural regeneration and the management of Equatorial rain forest for conservation and timber production. *Commonwealth Forestry Review* 68 (4): 309-313.
- Peres, C.; Baider, C. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 13: 595-616.
- Peres, C.; Schiesari, L.; Dias-Leme, C. 1997. Vertebrate predation of Brazil-nuts (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), an agouti-dispersed Amazonian seed crop: a test of the escape hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 13: 69-79.
- Redford, K.H. 1992. The empty forest. *BioScience* 42 (6): 412-422.
- Reid, F.A. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. New York. Oxford. 334 p.
- Robinson, J.G. 1996 Hunting wildlife in forest patches: An ephemeral resource. *In*: Schelhas, J.; Greenberg, R. (eds). *Forest patches in tropical landscapes*. US. Island. 426 p.
- Robinson, J.G.; Redford, K.H. 1991. Sustainable harvest of neotropical forest animals. *In*: *Neotropical wildlife use and conservation*. Chicago. Chicago. p. 415-429.
- Sánchez-Asofeifa, A.G.; Quesada Mateo, C.; Gonzalez-Quesada, P.S.; Dayanandan, S.; Bawa, K.S. 1999. Protected areas and conservation of biodiversity in the tropics. *Conservation Biology* 13: 407-411.
- Saunders, D.A.; Hobbs, R.J.; Arnold, G.W. 1993. The Kellerberrin Project on fragmented landscapes: a review of current information. *Biological Conservation* 64: 185-192.
- Saunders, D.A.; Hobbs, R.J.; Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5 (1): 18-32.
- Schelhas, J.; Greenberg, R. eds. 1996. *Forest patches in tropical landscapes*. US. Island. 426 p.
- Schupp, E.W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* 71(2): 504-515.
- Schupp, E.W.; Frost, E.J. 1989. Differential predation of *Wellfia georgii* seeds in treefall gaps and the forest understory. *Biotropica* 21(3): 200-203.

- Silva, J.; Uhl, C.; Murray, G. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation Biology* 10: 491-503.
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *The American Naturalist* 104 (935): 25-35.
- Smythe, N. 1978. The natural history of Central American Agouti (*Dasyprocta punctata*). *Smithsonian Contribution to Zoology*. 257: 1-52.
- Smythe, N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica* 21: 50-56.
- Smythe, N. 1991. *Dasyprocta punctata* y *Agouti paca* (Guatusas, cherenga, agouti, tepezcuinte, paca). *In*: Janzen, D.H. ed. *Historia natural de Costa Rica*. 2 ed. Trad. M. Chavarria. San José, CR. Editorial Universidad de Costa Rica. p. 477-479
- Sork, V.L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology* 68: 1341-1350.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica* 24(2b): 283-292.
- Uhl, C. 1988. Restoration of degraded lands in the Amazonian basin. *In*: Wilson, E.O. ed. *Biodiversity*. Washington D.C. National Academy Press. p. 326-332
- Watson, V.; Cervantes, S.; Castro, C.; Mora, L.; Solis, M.; Porras, I.; Comejo, B. 1998. *Abriendo espacio para una mejor actividad forestal*. San Jose, CR. CCT (Centro Científico Tropical). 110 p.
- West, R.J. 1989. Cone depredations by the red squirrel in black spruce stands in Newfoundland: implications for commercial cone collection. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 1207-1210.
- Wright, S.J.; Gompper, M.E.; De León, B. 1994. Are large predators keystone species in Neotropical forests? The evidence from Barro Colorado Island. *Oikos* 71(2): 279-294.
- Wright, S.J.; Zeballos, H.; Domínguez, I.; Gallardo, M.M.; Moreno, M.; Ibáñez, R. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal and seed predation in a Neotropical forest. *Conservation Biology* 14(1): 227-239.
- Whitmore, T. C. 1990. *An introduction to Tropical rain forest*. US. Oxford. 226 p.
- Whitmore, T. C. 1998. *An introduction to Tropical rain forest*. 2 ed. US. Oxford. 282 p.
- Whitmore, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. *In*: Laurance, W; Bierregaard, R. eds. *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. London. Chicago. p. 3-12.