

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

RECIBIDO  
1998

**CONSERVACION DE LA BIODIVERSIDAD ANIMAL EN BOSQUES MANEJADOS:  
POSIBLE PAPEL DE LA DEFAUNACION EN EL RECLUTAMIENTO DE ESPECIES  
FORESTALES EN SARAPIQUI, COSTA RICA**

**POR**

**JESUS JUAN ROSALES ADAME**



Turrialba, Costa Rica  
1998

**Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza  
Programa de Enseñanza para el Desarrollo y la Conservación  
Escuela de Postgrado**

***CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD ANIMAL EN BOSQUES MANEJADOS:  
POSIBLE PAPEL DE LA DEFAUNACIÓN EN EL RECLUTAMIENTO DE ESPECIES  
FORESTALES EN SARAPIQUÍ, COSTA RICA***

Tesis sometida a la consideración del Comité Técnico Académico del Programa de Estudios de Postgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, para optar al grado de

***MAGISTER SCIENTIAE***

Por

**Jesús Juan Rosales Adame**

**CATIE**

Turrialba, Costa Rica  
Noviembre de 1998

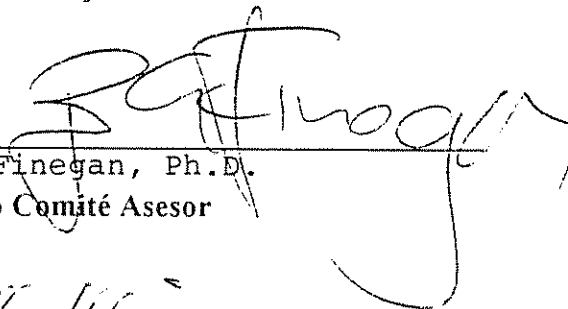
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma, por la Dirección de la Escuela de Postgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del CATIE y aprobada por el Comité Asesor del estudiante como requisito parcial para optar al grado de:

*MAGISTER SCIENTIAE*

FIRMANTES:



Manuel Guariguata, Ph.D.  
Profesor Consejero

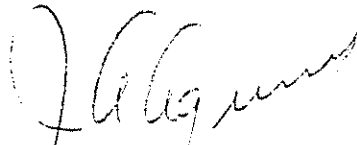


Bryan Finegan, Ph.D.  
Miembro Comité Asesor



Christoph Kleinn, Ph.D.  
Miembro Comité Asesor

Miembro Comité Asesor



Juan Antonio Aguirre, Ph.D.  
Director y Decano de la Escuela de Postgrado

Jesús Juan Rosales Adame

Jesús Juan Rosales Adame  
Candidato

A Judith Cevallos: ***Mi compañera, amiga y esposa de toda la vida. Por estar siempre en lo que he hecho, hago y formaremos en el futuro. Gracias por eso y más...***

A mis Padres: Felipe de Jesús Rosales G. y Rosa María Adame D. por su apoyo, confianza, cariño y amor en todo lo que he hecho hasta hoy.

A mis Hermanos: Dora Mónica, Roberto y Francisco Hilario Rosales Adame por tenerlos como hermanos en ésta vida.

A mis sobrinos: Dora Fernanda, Jesús Alejandro y la Bebé, por que en el futuro alcancen todas las metas que se propongan.

A la familia

Cevallos Espinosa: Por su apoyo y cariño desde mi incorporación al clan.

A Pepita Lorente: Mi prima, por toda la carga que fui para ella a control remoto en estos dos años en Costa Rica.

***Jesús Juan***

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. **Manuel R. Guariguata**, mi Profesor Consejero por todas sus enseñanzas, el apoyo en todo momento, su dedicación en mi formación y la amistad ofrecida durante este tiempo y más aun en la culminación de mi programa de Maestría. Sinceramente *GRACIAS*.

Al Dr. Bryan Finegan y Dr. Christoph Kleinn por su asesoría durante el desarrollo de la tesis.

A CATIE, por todo su trabajo en América Latina y la gente valiosa con que cuenta para hacerlo.

Al todo el personal de Postgrado: "Don Juan", Eduardo "Moli", Arturo, Emilio, Martha, Rosemary, Lucy, Janette, Tomás y Alfonso. Sinceramente *GRACIAS* por su apoyo y paciencia, los recordaré siempre.

A la Universidad de Guadalajara, así como al Centro Universitario de la Costa Sur por todo su apoyo. A todos los compañeros y amigos del Instituto Manantlán que confiaron en la culminación de mi programa de Maestría. Al Dr. Adolfo Espinosa de los Monteros C. y al Maestro Salvador Acosta Romero, Gracias.

A Martín Artavia por su apoyo en la colecta de semillas y su disponibilidad en el trabajo.

A La Estación Biológica La Selva (OET) por permitirme llevar a cabo la investigación y al personal Orlando Vargas, Erick, Tania Brenes, y Miguel Cifuentes por su apoyo durante el desarrollo del estudio.

A la Finca Tirimbina Rain Forest Center, por permitirme llevar a cabo el trabajo en ésta área.

A Marlen Camacho, Edwin Pereira y Jaime Vindas, por su apoyo en los aspectos logísticos de las salidas de campo. También a Grace, Lidiette, Hugo Brenes, Alvaro y Diego; muchas gracias.

A Marvin Zamora, Ricardo Durán, Vicente Herra, Marvin Saborio y Bernal Solano. Por toda su enseñanza en el campo y los momentos agradables durante el trabajo en la montaña.

A mis compañeros y amigos de Maestría y en especial al grupo de "Biodiversidad" por estos dos años de enseñanzas y experiencias sociales y académicas tan enriquecedoras.

Al personal de la Biblioteca Orton por todo su apoyo en los dos años de mi estancia en CATIE.

A Delmar Cancino por su ayuda en los Mapas, al igual que a Melibea Gallo y Jeffrey Jones. Así como a Francisco Solano "Macho" por todo su apoyo.

A Didier Arguedas y familia, por su amistad y gentileza, así como las tardes compartidas durante mis estancias en la Virgen de Sarapiquí.

A la Familia Caballero en CATIE por todo su apoyo en estos dos años.

A FUNDECOR, Costa Rica, por la autorización en el uso de la imagen de satélite.

<b>RESÚMEN</b>	<b>vii</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>viii</b>
<b>LISTA DE FIGURAS</b>	<b>ix</b>
<b>LISTA DE CUADROS</b>	<b>xi</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>2. HIPÓTESIS GENERAL</b>	<b>5</b>
<b>HIPÓTESIS ESPECÍFICA</b>	<b>5</b>
<b>3. OBJETIVOS</b>	<b>5</b>
<b>4. REVISIÓN DE LITERATURA</b>	<b>6</b>
Los bosques húmedos tropicales	6
Fragmentación del bosque	8
La cacería en los bosques tropicales	9
Los propágulos reproductivos en el bosque y su destino en el sistema	12
Depredación	13
Dispersión	14
Descripción de las especies en estudio	16
<i>Pentaclethra macroloba</i> (Willd) Kuntze	16
<i>Virola koschnyi</i> Wild	18
<i>Lecythis ampla</i> Miers	19
<i>Minuartia guianensis</i> Aubl.	21
<i>Carapa guianensis</i> Aubl.	22
<i>Welfia georgii</i> H. Wendl. ex Burret	23
<i>Otoba novogranatensis</i> Moldenke	24
Mamíferos frugívoros depredadores y dispersores de semillas de especies forestales	25
<i>Heteromys desmarestianus</i>	25
<i>Dasyprocta punctata</i>	26
Agoutí paca	27
<i>Tayassu tajacu</i>	28
<b>5. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>32</b>
Descripción general del área de estudio	32
Finca Tirimbina Rain Forest Center	34
Estación Biológica La Selva (EBLS)	36
Metodología	39
Depredación de semillas	39
Determinación del nivel de dispersión y sobrevivencia de semillas	43
Calendarización de establecimiento de ensayos	45

<i>Evaluación de sobrevivencia de plántulas (herbivoría)</i>	46
<i>Observaciones de mamíferos dispersores y depredadores de semillas</i>	47
<i>Muestreo de vegetación: Estación Biológica La Selva</i>	48
<i>Ensayo de preferencia de semillas y/o frutos</i>	49
<b>Estructura de la vegetación en los sitios de estudio</b>	<b>50</b>
<b>Censos y recorridos de observación para mamíferos dispersores y depredadores de semillas</b>	<b>52</b>
<b>Ensayo de preferencia de semillas para <i>Heteromys desmarestianus</i></b>	<b>55</b>
<b>Depredación o remoción de frutos y semillas</b>	<b>56</b>
<i>Pentaclethra maculoba</i>	58
<i>Welfia georgii</i>	61
<i>Minquartia guianensis</i>	62
<i>Otoba novogranatensis</i>	64
<i>Virola koschnyi</i>	64
<i>Lecythis ampla</i>	67
<i>Carapa guianensis</i>	69
<b>Dispersión de semillas</b>	<b>70</b>
<i>Dispersión por especie</i>	72
<b>Sobrevivencia de plántulas</b>	<b>78</b>
<b>7. CONCLUSIONES</b>	<b>81</b>
<b>8. BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>83</b>

## RESÚMEN

Rosales-Adame, J.J. Conservación de la biodiversidad animal en bosques manejados: posible papel de la defaunación en el reclutamiento de especies forestales en Sarapiquí, Costa Rica.

**Palabras claves:** Bosque primario intervenido, depredación y dispersión de semillas, defaunación, Estación Biológica La Selva, Tirimbina Tropical Rain Forest, *Minquartia guianensis*, *Virola koschnyi*, *Otoba novogranatensis*, *Carapa guianensis*, *Pentaclethra macroloba*, *Lecythis ampla*, *Welfia georgii*.

Se evaluó la depredación y dispersión de semillas, así como la sobrevivencia de plántulas en dos bosques húmedos tropicales, vertiente del Atlántico Norte de Costa Rica: Uno de ellos sometido a un régimen de explotación maderera y tratamientos silvícolas y no protegido de la cacería (La Tirimbina) y el otro bajo un régimen de protección y conservación (Estación Biológica La Selva). Ambos bosques presentan una estructura de la vegetación similar, sin embargo la abundancia de fauna fue mayor en La Selva que en la Tirimbina, según recorridos y observaciones realizados. La depredación de semillas se determinó bajo dos tratamientos "Exclusión selectiva" y "No exclusión", con la finalidad de determinar si roedores pequeños eran responsables de la depredación de semillas. La depredación de semillas en general fue mayor para La Selva, sin embargo a nivel de especies fue diferencial y las diferencias dependieron del sitio. En la Tirimbina, el principal responsable de la depredación fue *Heteromys desmarestianus*, un pequeño roedor muy común en la región. *Pentaclethra macroloba* no presentó depredación en la Tirimbina, contrariamente a lo presentado en La Selva. Cuatro de las siete especies presentaron altas tasas de depredación tanto en "Exclusión selectiva" como "no exclusión" para ambos bosques. Dos más fueron altamente depredadas en La Selva para el tratamiento de "no exclusión" debido a la acción de roedores medianos y grandes. La dispersión de semillas, fue significativamente más alta en La Selva, sin embargo la remoción post-dispersión fue igual en ambos sitios. *P. macroloba* y *W. georgii* no fueron dispersadas en ningún sitio, por otra parte tres especies presentaron semillas dispersadas por roedores medianos y grandes, siendo removidas posteriormente durante el estudio, tal vez debido a la escasa fructificación de las especies en estudio durante este año. Respecto a la sobrevivencia de plántulas, ésta fue mayor en la Tirimbina que en La Selva, debida probablemente a efecto de borde en el sitio, manteniendo una baja humedad y menor proliferación de patógenos, siendo éstas las principales causas de mortalidad de plántulas, seguido por la caída de ramas del dosel. Es indispensable seleccionar en el área otros sitios con la finalidad de replicar el estudio y aplicar los resultados para otros bosques tropicales.



## ABSTRACT

Rosales-Adame, J.J. Animal biodiversity conservation in managed forests: Possible role of the defaunation in the recruitment of forest species in Sarapiquí, Costa Rica.

**Key Words:** Intervened primary forest, depredation and seed dispersal, defaunation, La Selva Biological Station, Tirimbina Tropical Rain Forest, *Minuartia guianensis*, *Virola koschnyi*, *Otoba novogranatensis*, *Carapa guianensis*, *Pentaclethra macroloba*, *Lecythis ampla*, *Welfia georgii*.

Depredation and seed dispersal were evaluated as well as the survival of seedlings in two tropical humid forests in Costa Rica's north Atlantic zone. One of them has been subjected to a regimen of logging and silvicultural treatments and is not protected from hunting: la Tirimbina. The other has been managed under a protection and conservation plan: La Selva Biological Station. Both forests show similar vegetation structures, nevertheless observations showed there was greater abundance of fauna in La Selva than in La Tirimbina. Two treatments, "Caged" and "Uncaged", were conducted to determine if small rodents were responsible for seed depredation. In general, seed depredation was greater in La Selva, nevertheless, it varied on the species level and differed according to site. In la Tirimbina, *Heteromys desmarestianus*, a small rodent common to the region was chiefly responsible for the seed depredation. *Pentaclethra macroloba* showed no depredation in la Tirimbina, while it did in La Selva. In both forests, four of the seven species showed high rates of depredation in "caged" as well as "uncaged" treatments. Two more species in La Selva were highly predated by medium and large rodents as shown by the "uncaged" treatment. Seed dispersion was significantly higher in La Selva, however post-dispersal relocation was the same in both sites. *P. macroloba* and *W. georgii* were not dispersed in any site, while medium and large rodents dispersed three other species' seeds, which were relocated later in the study period. This could be due to the scant fructification of these species during the study year. Seedling survival was greater in la Tirimbina than in La Selva, probably due to the edge effect at the site, which maintains the humidity level low and discourages pathogens, which are the two main causes of seedling mortality, followed by deadfall from the canopy. Other sites should be selected in the area in order to repeat the study and apply the results to other tropical forests.

## LISTA DE FIGURAS

		Pagina
Figura 1	Ubicación geográfica de las áreas de estudio. Sarapiquí, Costa Rica.	33
Figura 2	Área de estudio, Finca Tirimbina Rain Forest Center.	35
Figura 3	Climograma de la zona de estudio, elaborado con datos de la Estación meteorológica La Selva. Promedios mensuales de los últimos 40 años para precipitación y de los últimos 6 años para temperatura.	37
Figura 4	Área de estudio, Estación Biológica La Selva.	38
Figura 5	Ensayos de depredación "Exclusión selectiva" (a), "No exclusión" (b) y dispersión (c).	42
Figura 6	Calendario de establecimiento de ensayos para La Selva (OET) y finca Tirimbina. Sarapiquí, Costa Rica.	46
Figura 7	Estructura diamétrica de todos los individuos $\geq 10$ cm DAP del Bosque Primario Intervenido de las áreas de estudio (se incluyen todas las especies bajo estudio). Sarapiquí, Costa Rica.	51
Figura 8	Tendencia de la depredación de semillas incluidas todas las especies. Tratamientos de "Exclusión selectiva" y "No exclusión". Promedios por tiempo de medición ( $\pm$ Error estándar). N = 920 semillas.	57
Figura 9	Depredación de semillas de <i>Pentaclethra macroloba</i> y <i>Welfia georgii</i> . Tratamiento de "Exclusión selectiva" y "No exclusión". Promedios por medición ( $\pm$ Error estándar). N = 15 estaciones.	59
Figura 10	Depredación de semillas de <i>Minquartia guianensis</i> y <i>Otoba novogranatensis</i> . Tratamiento de "Exclusión selectiva" y "No exclusión". Promedios por medición ( $\pm$ Error estándar). N = 15 estaciones.	63
Figura 11	Depredación de semillas de <i>Virola koschnyi</i> y <i>Lecythis ampla</i> . Tratamiento de "Exclusión selectiva" y "No exclusión". Promedios por medición ( $\pm$ Error estándar), <i>V. koschnyi</i> N = 15 estaciones, <i>L. ampla</i> N = 9 estaciones.	66
Figura 12	Depredación de semillas de <i>Carapa guianensis</i> . Tratamiento de "Exclusión selectiva" y "No exclusión". Promedios por medición ( $\pm$ Error estándar). N = 10 estaciones.	68

Figura 13	Tendencia en la dispersión de semillas incluidas todas las especies. Total de semillas por medición ( $\pm$ Error estándar). Sarapiquí, Costa Rica.	71
Figura 14	Dispersión de semillas en Sarapiquí, Costa Rica. Semillas totales ( $\pm$ Error estándar).	77
Figura 15	Sobrevivencia de plántulas de <i>Pentaclethra maculosa</i> . Todos los tratamientos por sitio ( $\pm$ Error estándar). Sarapiquí, Costa Rica.	80

## LISTA DE CUADROS

	Pagina
Cuadro 1 Características generales de los frutos y semillas de las especies en estudio	30
Cuadro 2 Densidades por hectárea para las especies en estudio. Sarapiquí, Costa Rica	50
Cuadro 3 Animales observados durante los censos y recorridos en los sitios de estudio. Sarapiquí, Costa Rica	54
Cuadro 4 Preferencia de frutos y semillas para <i>Heteromys desmarestianus</i> . Ensayos realizados con individuos en jaula	55
Cuadro 5 Totales de semillas dispersadas y removidas post-dispersión por especie. Sarapiquí, Costa Rica	74

## 1. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales alrededor del mundo se caracterizan por presentar una gran diversidad biológica, la cual se manifiesta en un alto número de especies tanto de plantas como de animales por unidad de área. Por tal motivo no es sorprendente que estos bosques proporcionen una amplia variedad de bienes y servicios, dentro de los cuales se incluye la producción de madera y de productos forestales no maderables (Peters 1996), en donde además los animales juegan un papel muy importante como fuente alimenticia para las comunidades aledañas a los bosques y como parte esencial en el funcionamiento del mismo.

Para los bosques tropicales y en especial para el bosque lluvioso, los vertebrados (mamíferos, aves, reptiles, peces y anfibios) son un componente significativo en estos ecosistemas. Una gran proporción de las especies de vertebrados nativos de estos bosques han evolucionado con o en estos hábitats naturales, además de que su sobrevivencia está muy relacionada a este hábitat. En Borneo 200 especies de mamíferos, incluyendo los murciélagos, requieren del bosque o la cobertura de los árboles para asegurar la reproducción de su población manteniendo así su sobrevivencia a largo plazo. De igual forma, 350 especies de aves, poco más de 200 de reptiles y más de 8 especies de anfibios requieren del componente arbóreo de la región (Payne 1995).

La dependencia de muchas de las especies de animales hacia el bosque lluvioso no sólo es para asegurar su sobrevivencia, sino también por su participación en el ciclo de nutrientes y su contribución en formas sutiles para el mantenimiento de la integridad del bosque. Algunas especies de vertebrados contribuyen directamente en el funcionamiento del ecosistema ya sea por participar en la polinización de flores de las especies vegetales o bien en la dispersión de semillas y frutos (Payne 1995; Hendrison 1990; Redford 1992; Frumhoff 1995).

Pese a la reconocida importancia de los ecosistemas naturales tropicales en general, los bosques de las regiones húmedas están siendo sometidos a una fuerte destrucción como consecuencia de una serie de factores entre los que destacan una mala planificación en el

manejo forestal, la existencia de políticas ambiguas en el aprovechamiento de los recursos naturales y por supuesto un limitado conocimiento en el funcionamiento de los bosques a nivel de zonas tropicales.

La extracción maderera *per se*, y mas aún cuando es mal planificada causa una serie de efectos adversos sobre la estructura, propiedades y fertilidad del suelo, el régimen hídrico, la estructura y composición florística y la abundancia en la fauna silvestre. De igual forma con la apertura de caminos dentro de las áreas donde se extrae madera, se originan condiciones para que las comunidades aledañas realicen actividades de cacería, resultando en un proceso de cambio de las poblaciones de animales quienes juegan un papel importante en los procesos de polinización y dispersión de frutos de los árboles en el bosque (Hendrison 1990; Redford 1992; Frumhoff 1995). En los bosques tropicales del total de especies arbóreas extraídas, generalmente aquellas consideradas como de mayor valor comercial son las que presentan las densidades poblacionales más bajas y además en la mayoría de los casos cuentan con una relación biológica muy estrecha con algún mamífero dispersor para su perpetuación, condiciones que les originan un efecto negativo para su conservación a largo plazo (Peters 1996; Cannon *et al.* 1994).

En América Latina, la mayoría de los estudios sobre las especies forestales comerciales de los bosques manejados ha estado dirigida principalmente al inventario y al valor actual o potencial futuro de la madera, así como de algunos aspectos sobre la regeneración posterior a la extracción. Existen muchos estudios que describen el impacto de las prácticas de extracción de la madera en la fauna silvestre (Thiollay 1992; Mason 1996; Laurance y Laurance 1996) pero no existen muchos trabajos sobre su papel directo dentro del reclutamiento de las especies forestales. Mucho menos se conoce el papel de la fauna sobre especies comerciales.

El hombre a través de sus actividades sobre el medio natural, puede disminuir o devastar la abundancia de la fauna silvestre de un hábitat en particular de dos maneras; directa e indirectamente, a tal disminución se le denomina *defaunación*. La defaunación indirecta se realiza por una serie de factores entre los que destacan la extracción forestal, actividad que

es realizada por la acción directa del hombre; la defaunación directa es aquella que realiza el hombre en sí, por medio de la cacería o explotación, ya sea de subsistencia o comercial (Redford 1992). En el presente estudio, el término *defaunación* es utilizado como la reducción o ausencia de especies de mamíferos, como resultado de la fragmentación, por actividades de extracción o por cacería, con respecto a zonas en donde todavía se mantienen las comunidades de mamíferos completas a distintos niveles tróficos en el ecosistema.

A pesar de los pocos estudios sobre la defaunación en los bosques y su implicación sobre el reclutamiento de las especies de plantas, existen algunos que documentan la influencia de la ausencia o excesiva abundancia de mamíferos sobre la dispersión y depredación de las semillas y plántulas en los bosques lluviosos tropicales de América. Asquith *et al.* (1997) y Dirzo y Miranda (1991), determinaron que una defaunación de mamíferos a escalas mediana y extrema debida a actividades antrópicas alteran significativamente la regeneración de plántulas de árboles en el bosque y la depredación de semillas. Sin embargo, la magnitud de tal alteración depende generalmente de los tipos de bosque involucrados y de las especies examinadas.

Por lo anterior el presente estudio pretende contribuir con información sobre los bosques manejados de la región tropical lluviosa de Costa Rica y el papel de la fauna silvestre sobre la sobrevivencia de semillas de especies forestales. Se compararon dos sitios: "Tirimбина Rain Forest Center", distrito La Virgen, cantón de Sarapiquí, Heredia, siendo ésta un área donde se ha llevado a cabo extracción de madera en forma selectiva (Quirós y Finegan 1994) y está (o ha estado) sujeta a fuertes presiones de cacería. Como comparación se utilizó la Estación Biológica La Selva de la Organización para Estudios Tropicales (OET), que es un área de conservación y protección estricta, a pesar de que en el pasado algunas zonas dentro de la estación estuvieron sujetas a algún tipo de aprovechamiento o de uso (Pierce 1992). Las especies forestales consideradas en el estudio son: *Minquartia guianensis* Aubl. (manú), *Virola koschnyi* Warb (fruta dorada), *Otoba novogranatensis* Moldenke (Otobo o fruta), *Carapa guianensis* Aubl. (caobilla o cedro macho), *Pentaclethra macroloba* (Willd) Kuntze (gavilán), *Lecythis ampla* Miers (jícara); todas árboles maderables comerciales clasificados según los grupos comerciales utilizados en Costa Rica como "deseables" y "aceptables".

Aunque no es una especie maderable se utilizó *Welfia georgii* H. Wendl. ex Burret (coroso) Arecaceae, por ser una especie de importancia ecológica (provee de alimento a mucha fauna silvestre) en la región y presentar una alta densidad en las áreas de estudio. Todas estas especies se encuentran catalogadas según su grupo ecológico, como esciófitas (Vera 1994; Camacho y Finegan 1997; Quirós y Finegan 1996).

Conocer el posible papel de la defaunación sobre los procesos de regeneración, remoción, dispersión y sobrevivencia de semillas y plántulas de especies forestales de los bosques manejados en la región tropical lluviosa de Costa Rica, nos permitirá contar con información pertinente para un manejo sostenible de las especies forestales seleccionadas. Conocer estos aspectos solidifica las bases ecológicas para el manejo sostenible de los bosques tropicales naturales, ya que la importancia del papel de la fauna sobre la ecología de semillas de árboles maderables ha sido en general, subestimada por los silvicultores tropicales.



## **2. HIPÓTESIS GENERAL**

En bosques tropicales sujetos a cacería o aislamiento por fragmentación, se espera que los patrones de reclutamiento de especies arbóreas que dependen de fauna dispersora se vean alterados con respecto a zonas protegidas o de gran extensión.

## **HIPÓTESIS ESPECÍFICA**

La ausencia o baja abundancia de grandes roedores reduce los niveles de reclutamiento de especies dependientes de éstos.

## **3. OBJETIVOS**

1. Identificar y evaluar los niveles de depredación de semillas, sobre las distintas especies forestales utilizadas en un bosque manejado con cacería y un bosque que fue manejado y actualmente se encuentra protegido.
2. Evaluar de forma comparativa la sobrevivencia de semillas dispersadas de las especies arbóreas forestales consideradas en el estudio.
3. Evaluar de forma comparativa la sobrevivencia de plántulas de las especies arbóreas forestales consideradas.

## 4. REVISIÓN DE LITERATURA

### *Los bosques húmedos tropicales*

En el mundo existen tres regiones donde se encuentran distribuidos los bosques húmedos tropicales (BHT); América, África y Asia, estos bosques se caracterizan por encontrarse en climas que prácticamente no presentan meses secos (lluvias de 60 mm en promedio mensual) o solamente presentan unos pocos meses secos (Whitmore 1995). En cada una de ellas se presentan profundas diferencias, a gran escala entre cada una de las regiones existen diferencias climáticas, geológicas, morfológicas, florísticas y faunísticas; mientras que a mediana escala las diferencias se presentan entre regiones biogeográficas similares climáticamente, como por ejemplo; Borneo, la Península de Malasia y Sumatra dentro de Malasia. Todas estas diferencias son debidas a la historia evolutiva del lugar, la migración de especies, la geomorfología, la geología, y los tipos de suelo, así como de los sitios en el paisaje. También los eventos pasados y las interacciones presentes entre la vegetación, los animales y el hombre agregan una heterogeneidad a los biomas de los BHT (Bruenig 1996).

El bosque húmedo es un ecosistema terrestre considerado como de los más ricos y complejos biológicamente (Whitmore 1995). Estos sistemas son dinámicos y sensibles con numerosas interdependencias biológicas y procesos químicos, debido a esto cualquier alteración por actividades humanas podría perturbar considerablemente el sistema, aunque dentro de ciertos límites existe la posibilidad de mantenerse y autorestaurarse. Sin embargo, pese a la capacidad de recuperación que tienen los ecosistemas cada día se deterioran más; un ejemplo lo constituye la disminución de su cobertura vegetal que hasta antes de iniciarse el desarrollo e industrialización del hombre, la superficie de BHT cubría más del 90 % del área de los biomas terrestres. Así pues las masas boscosas han sido drásticamente reducidas y modificadas desde que el hombre aprendió a dominar los problemas biotecnológicos de cortar los bosques tropicales siempre verdes para dedicarlos a las tareas agrícolas de las regiones más húmedas en el trópico (Hendrison 1990; Bruenig 1996).

Whitmore (1997), menciona que del área deforestada en la década de 1981-1990 de los bosques tropicales naturales, el 85 % corresponde a los bosques húmedos tropicales siendo la región de los bosques de América la que presenta la cantidad más alta de área deforestada, seguida por Asia y finalmente Africa. Al hacer la comparación en términos del porcentaje anual de pérdida de bosque, la región de Asia tiene la tasa más alta (1.1 %), seguida por Africa (0.75 %) y por último América (0.72 %).

Uno más de los graves problemas de la deforestación, conversión o deterioro de los bosques húmedos en los trópicos es la cosecha comercial de madera, debido principalmente a que las concesiones madereras organizan sus operaciones de la forma más sencilla posible, sin la elaboración de planes y actividades de manejo anticipados; lo que da como resultado una explotación desordenada del bosque y causando finalmente una serie de perturbaciones considerables en el área intervenida (Hendrison 1990).

En términos de daño a las masas forestales debido a la explotación comercial, la extracción selectiva es la que menos perturbaciones ocasiona, sin embargo a pesar de ello las alteraciones al interior del bosque siempre se presentan. De estas alteraciones podemos mencionar la apertura de caminos necesarios para el acarreo de madera, ocasionando en ellos la compactación del suelo debida a los métodos de extracción y el derribo del arbolado, por lo tanto el daño al arbolado remanente, la pérdida del intercambio suelo-planta que tiene como resultado una reducción de la vitalidad de los árboles y por ende de su crecimiento. Así mismo, la intensidad de cosecha y el período del año en que se llegue a realiza dicha explotación afectan la regeneración de los bosques, pero dependiendo de la especie vegetal y el área cosechada, el efecto puede ser negativo o positivo favoreciendo o retardando la regeneración de las especies presentes en el bosque (Verissimo *et al.* 1992).

Debido a los aspectos anteriores es imprescindible que en las explotaciones forestales en general, una de las principales consideraciones que se deben tomar en cuenta es la forma en que se lleva a cabo el establecimiento de los caminos y el impacto del daño secundario durante la extracción del arbolado remanente, además de como la intensidad de cosecha interviene en la escala de daño. Por tal motivo la sola ignorancia de este tipo de aspectos

resultaría en un daño excesivo al bosque, reduciendo su valor en los aprovechamientos futuros, al igual que en alteraciones sobre la dinámica de los organismos animales, integrantes esenciales del bosque. Johns (1988) encontró que la remoción de diversas cantidades de árboles (18 a más de 25) por hectárea causa de un 55 % o más de daño en el arbolado remanentes de las áreas intervenidas, dando paso a una fragmentación y aislamiento de las masas forestales.

### ***Fragmentación del bosque***

En las últimas décadas millones de hectáreas de bosque tropical año con año están siendo convertidas a campos agrícolas, pastizales, o parches de bosques naturales o manejados amenazando muchas de las especies hasta el borde de la extinción (Schelhas y Greenberg 1996; Whitmore 1997).

De acuerdo a Silva-López *et al.* (1993), la eliminación no natural de las concentraciones forestales continuas en unidades segregadas espacialmente entre sí y constituyendo un conjunto de piezas de distintos paisajes conformados por hábitats florísticos y usos de tierra diferentes, es entendida como fragmentación. La fragmentación se refiere a la reducción en tamaño y el incremento en el aislamiento específico de parches de bosque exponiendo a muchos de los organismos del bosque al incrementarse el efecto de borde. En este sentido un fragmento o parche de bosque puede simplemente ser tan pequeño que realmente no podría proveer de recursos suficientes a un animal con amplio ámbito hogareño, lo cual traería como consecuencia la modificación de una gran variedad de factores, entre los que destacan la extinción local o la presión de emigrar hacia otras áreas para determinado organismo e incluso la variación estocástica en el tamaño de la población (Schelhas y Greenberg 1996).

No todas las formas de fragmentación constituyen la pérdida total de un hábitat, pero si lo son de su modificación, lo significativamente grave se presenta cuando estos fragmentos aislados se encuentran rodeados por distintos y extensos usos de naturaleza propiamente antrópica,

pues lo que hacen es condenarlos a la desaparición e iniciando así un proceso de pérdida de diversidad biológica (Kattan *et al.* 1994).

Actualmente el desarrollo de estudios para entender el efecto de la fragmentación de hábitats en los trópicos es un proceso creciente. Sin embargo, en algunas regiones templadas del mundo como estudios realizados en los Andes han evidenciado que la fragmentación y las prácticas de manejo de los recursos naturales, traen como consecuencia la extinción local de un gran número de especies tanto de plantas como animales (Kattan *et al.* 1994)

Whitmore (1997), menciona que si bien los patrones de fragmentación en las regiones tropicales son muy variadas, en países como Ghana, Filipinas, Costa Rica y la Península de Malasia actualmente tienen y continúan incrementando sus bosques fragmentados como islas dentro de un mar de tierras agrícolas. Este aislamiento de las zonas boscosas trae como resultado un aumento de la población hacia estas áreas con la finalidad de acceder cada vez más a recursos del bosque como la fauna, para satisfacer sus necesidades familiares de alimento o bien como una fuente de obtención de ingresos con la venta de productos secundarios extraídos de los mismos.

### ***La cacería en los bosques tropicales***

Existen una gran cantidad de trabajos que documentan la disminución de la riqueza de especies de plantas y animales al igual que de sus poblaciones debido a la pérdida de bosques, la fragmentación y el aprovechamiento (Lovejoy *et al.* 1986; Bierregaard y Lovejoy 1989; Frumhoff 1995; Wilkie *et al.* 1992; Mason 1996; Laurance y Laurance 1996). Sin embargo, como una respuesta a la formación de parches de bosque debida a la fragmentación, la cacería en las áreas tropicales sumada a la explotación forestal y el aislamiento de las zonas boscosas pueden traer serias consecuencias para la vida silvestre de una región en particular.

La fauna silvestre alrededor del mundo sirve como fuente de alimento para la gente local de las áreas cercanas a las zonas forestales (Hill *et al.* 1996; Redford 1992). Para los pobladores de las comunidades de los países pobres, como lo son una gran proporción del continente Americano y de otras regiones en el mundo, ésta fuente de proteína es vital para su subsistencia. Sin embargo, las acciones de la caza de subsistencia y aunado por el lado contrario con el aprovechamiento de la fauna silvestre para fines comerciales donde el principal objetivo es la obtención de una ganancia sin importar una satisfacción alimenticia, el impacto causado al bosque llega a ser de tal magnitud que puede dejar a un "bosque vacío" ocasionando que el mantenimiento de la vegetación a largo plazo no pueda ser posible si la fauna dentro de éste no está presente (Redford 1992).

Según estimaciones realizadas por Redford (1992) para la Amazonía Brasileña de información con cazadores colonos de la zona aproximadamente 14 millones de mamíferos son cazados anualmente haciendo ver la cacería de subsistencia cada vez más exagerada. Ahora bien si a esta cifra se le adiciona el número de animales matados por diversión (como pájaros y reptiles) cada año, la cantidad asciende a 19 millones de animales (entre mamíferos, aves, reptiles). Pero esto no lo es todo, ya que el número de animales eliminados realmente podría aumentar a 57 millones si se consideran a todos aquellos animales que fueron heridos gravemente y que no fueron capturados. Tal vez para algunas apreciaciones parecería que estas cifras comparadas con la geografía de la Amazonía no tuvieran significancia alguna sobre las poblaciones de animales, sin embargo si consideramos que día con día el hábitat de esta fauna está más amenazado debido al aprovechamiento del bosque y la fragmentación, además del aumento de la población local y/o a nivel mundial, el efecto realmente se vislumbra devastador. Si estimaciones como éstas las hiciéramos considerando áreas o fragmentos pequeños de bosque en países igualmente pequeños donde el acceso al área forestal por parte de la población es ilimitado, el impacto de la extracción en la vida silvestre realmente sería significativo.

Dirzo y Miranda (1991), encontraron en México que la disminución o las modificaciones en la abundancia de mamíferos de tamaños medianos y grandes como resultado de la destrucción del hábitat y la cacería en dos áreas contrastantes, tiene efectos significativos sobre los

aspectos de sobrevivencia de plántulas, al no presentarse niveles de daño por vertebrados, bajos niveles de herbivoría y una extrema densidad de plántulas y hierbas en el bosque. Lo cual puede resultar a largo plazo en modificaciones a la estructura de la vegetación en los bosques tropicales.

Por su parte Wilkie *et al.* (1992), en su estudio para la región del Congo en Africa, sobre la extracción mecanizada y la cacería comercial encontró que en bosques bajo aprovechamiento selectivo de madera, se llega a destruir un 6.8 % del dosel superior, pese a que se creía que el efecto era mínimo al compararlo con la extracción a tala rasa. Además demostraron que la abundancia de primates fue excesivamente baja en zona de la selva talada. Se encontró además que la eliminación de mamíferos (primates y ungulados) y algunas presas de diversión (tortugas, aves, etc.) aumenta conforme se incrementa la cantidad de personas en el bosque; incluso que el mismo personal dedicado a la extracción de madera fue responsable de la extracción sobre la fauna silvestre. Por lo tanto si la tala comercial selectiva en ausencia de cacería podría haber limitado los efectos adversos sobre la fauna silvestre, cuando ambas actividades se combinan las consecuencias son verdaderamente graves para la sobrevivencia de la fauna en una región.

Una conclusión bastante significativa del estudio anterior fue la recomendación para el personal de conservación y biólogos en ese país para que establecieran una regulación a las concesiones madereras, para inventariar, proteger y estudiar la fauna que está siendo amenazada por las explotaciones en ésta región del planeta. Consideración que debería estar presente en todas las regiones del mundo donde se realizan actividades de extracción y aprovechamiento de madera y así como de recursos no maderables del bosque. Ya que como menciona Dirzo (1998), la selva tropical, es mucho más que sus plantas.

Impactos donde la eliminación de la fauna silvestre dentro de los bosques bajo aprovechamiento o de fragmentos de vegetación de forma general alteran significativamente los ecosistemas tropicales han sido estudiados por otros autores. Por ejemplo Cannon *et al.* (1994), mencionan que las poblaciones de algunos vertebrados frugívoros y depredadores de semillas disminuye notablemente en áreas de bosque bajo condiciones de extracción de

madera al disminuir la disponibilidad de alimento a corto o mediano plazo. Igualmente trabajos como los de Laurance y Laurance (1996) y Mason (1996) mencionan efectos similares sobre mamíferos y aves en áreas bajo aprovechamiento.

A pesar de que el impacto del hombre sobre los Bosques Tropicales ha sido observado y reconocido desde hace muchos años, la cacería dentro de todas las actividades de los humanos, es indiscutiblemente la acción más importante que determina la diversidad y abundancia de las especies de vida silvestre de tamaño corporal grande ya sea dentro de bosques no manejados o en parches de vegetación. Ya que todos los cazadores seleccionan principalmente mamíferos, aves, y reptiles de tamaños corporales mayores a 1 kg. de peso, la desaparición de estos grupos de animales trae como consecuencia secundaria efectos sobre la diversidad biológica y la estructura de las comunidades vegetales tropicales (Robinson 1996).

### ***Los propágulos reproductivos en el bosque y su destino en el sistema***

En los Bosques Húmedos Tropicales y dentro de la diversidad biológica que los caracteriza, las plantas juegan un papel clave aunque muy variable dentro del hábitat al proveer de alimento para todos los vertebrados (frutos, semillas, néctar, hojas, etc.) o bien por proporcionar alimento a las múltiples interacciones entre las cadenas tróficas dentro de la naturaleza. Igualmente las plantas pueden constituir simplemente la estructura dominante de un hábitat y de ésta manera ser una gran influencia sobre la biología de los vertebrados (Karr *et al.* 1992). Por lo tanto, cualquier modificación entre los componentes de estos sistemas puede llegar a ser fatal para el ecosistema en términos de la conservación y mantenimiento de la diversidad biológica que presentan.

De la multiplicidad de recursos que proporcionan los hábitat tropicales, los frutos y semillas de las especies presentes en el bosque son los elementos que tienen que asegurar la subsistencia de la vegetación a largo plazo. Estos se enfrentan a una serie de situaciones adversas para lograr tal fin, entre tales situaciones se encuentran diferencias en las tasas de



crecimiento, cambios en los patrones de desarrollo o de alteraciones en los procesos reproductivos de las plantas o bien una serie de efectos debidos a las actividades humanas (por ejemplo la explotación de la madera y cacería), así como una serie de efectos ocasionados por otros organismos dentro del sistema. Todos estos aspectos tienen que ser esquivados para finalmente lograr su objetivo, por tal motivo las semillas o frutos dentro del bosque solo tienen tres alternativas básicas: germinar, mantenerse sin germinar pero viables o morir (Cavers 1983).

### Depredación

Uno de los principales obstáculos a los que las semillas y/o frutos de árboles tropicales se tienen que enfrentar es la acción de los organismos vertebrados e invertebrados que se alimentan de ellos y que en la mayoría de las veces lo que les ocasionan es la muerte lo cual se llama *depredación*, culminando así con una de sus alternativas básicas que es la más perjudicial desde el punto de vista reproductivo. La depredación de frutos y semillas juega un papel muy importante en la demografía de los árboles tropicales pues se cree mantiene la diversidad ya que previene la exclusión competitiva (Janzen 1970).

Con relación a la depredación de semillas de *Welfia georgii*, una palma del sotobosque de Bosques Húmedos en Costa Rica Schupp y Frost (1989), encontraron que la sobrevivencia de semillas es menor en claros y bajo el árbol padre que en el interior del bosque, habiendo una dependencia en el aumento de la sobrevivencia por tipo de hábitat. Por otro lado en la región de la Amazonía en Brasil, Terborgh *et al.* (1993) encontraron que no existe un efecto de distancia del árbol padre en lo referente a la depredación de semillas para *Bertholletia excelsa*, *Astrocaryum macrocalyx*, *Calatola venezuelana*, *Dipteryx micrantha* e *Hymenaea courbaril*, revelando que las especies de árboles tropicales despliegan una serie de patrones demográficos para asegurar su sobrevivencia.

En el estudio sobre el efecto de la hojarasca en la depredación de semillas y plántulas de *Astrocaryum murumuru* y *Dipteryx micrantha* en los bosques de la Amazonia, se observó una gran depredación de semillas (98 %) en el piso del bosque, determinándose que la cantidad

de hojarasca presente en el micrositio donde son depositados estos propágulos ya sea al caer del árbol o ser removidas tiene un efecto significativo en su sobrevivencia comparados con áreas donde casi no existe hojarasca (Cintra 1997) demostrando un argumento más que participa en la demografía de las semillas y frutos de árboles en las regiones tropicales tendientes a asegurar su sobrevivencia.

Asquith *et al.* (1997) por su parte, encontraron que grandes niveles de depredación de semillas y plántulas en islas medianas y pequeñas en Panamá se presentan como resultado de la ausencia de mamíferos mayores a un kilogramo de peso corporal, por lo que la tasa de depredación de semillas, germinación y sobrevivencia de plántulas de distintas especies es diferencial a la abundancia de mamíferos medianos y grandes. En un bosque húmedo de México, Dirzo y Miranda (1991) determinaron que los patrones de herbivoría son marcadamente bajos en el bosque de Los Tuxtlas donde la presencia de fauna es muy baja comparado a los observados en otra área de bosque similar pero con una abundancia más alta de mamíferos.

Estos trabajos en general afirman que las modificaciones en la abundancia de fauna en un ecosistema, las estrategias demográficas de las plantas, las especies de organismos en cuestión, el tipo de hábitat, la región y las intervenciones humanas entre otras que están formando forman parte integral del sistema tropical, alteran significativamente la regeneración de las especies vegetales presentes en él.

### Dispersión

De las plantas tropicales una gran proporción (50-75 %) dentro de los hábitats naturales producen frutos frescos y atractivos que están adaptados para ser consumidos por una variedad de vertebrados, entre los que encontramos un gran porcentaje de aves y mamíferos, que adicionalmente son agentes dispersores (Howe y Smallwood 1982; Hoch y Adler 1997). Igualmente la morfología de estas semillas y frutos frecuentemente indican el medio general

de dispersión; encontrando síndromes de dispersión por animales (zoócoria), viento, gravedad, agua y autodispersión (Hammond *et al.* 1996; Howe y Smallwood 1982).

En los modos de dispersión existen dos tipos de dispersores; los dispersores primarios y los secundarios. Los primarios son aquellos vertebrados y/o invertebrados que actúan en una especie en particular dispersando sus semillas de forma inicial (aves, mamíferos, insectos), o bien la dispersión que se presentan por la biología propia de la planta (frutos explosivos). La finalidad de estos modos de dispersión es que las semillas o frutos sean llevados más allá del área que ocupa el árbol padre con el objetivo de favorecer el establecimiento de la semilla y su sobrevivencia posterior. Por otro lado los dispersores secundarios son aquellos que lo que hacen es remover las semillas que fueron movidas por un dispersor primario, expulsadas por la planta o removidas por medios no asistidos (agua, viento), encontrando entre estos a roedores medianos y pequeños, algunas aves e insectos (Forget 1993).

Respecto al fenómeno de dispersión existen varias hipótesis que son de importancia para la sobrevivencia de las semillas y plántulas dentro de los bosques en general y sobre todo para los bosques tropicales. Una de ellas es la hipótesis de "Escape", propuesta por Janzen (1970) la cual establece que la sobrevivencia de semillas y plántulas es menor bajo el árbol padre que lejos de él, debido a la depredación intensa que experimentan las semillas y frutos bajo el árbol parental, la acción de patógenos, la competencia entre plántulas o bien a que la búsqueda por parte de los depredadores o dispersores de su alimento la hacen más cerca del árbol padre debido a la alta densidad, ignorando las semillas o plántulas a solo unos metros de retirado de éste (Howe y Smallwood 1982).

La segunda es la hipótesis de "Colonización", la cual establece que el "objetivo" del árbol padre es diseminar las semillas tan ampliamente como sea posible para tratar de encontrar los mejores microambientes (Howe y Smallwood 1982; Janzen 1970). Por último, la hipótesis de "Dispersión Directa" propuesta para dispersores como aves e insectos (hormigas), establece que las semillas o frutos tomadas por estos animales son escarificados y posteriormente llevados a sitios donde las condiciones para germinar, crecer y desarrollarse son muy favorables (Howe y Smallwood 1982).

Whitney *et al.* (1998), mencionan que la dispersión de semillas es un proceso crítico para mantener los bosques tropicales y que todavía muy poco es conocido acerca de las interacciones de la mayoría de los dispersores y sus comunidades. Schupp (1993) afirma además que la importancia relativa de una especie dispersada es determinada por su *efectividad*; entendida como el producto de la *cantidad* y *calidad*. La cantidad se refiere al número de visitas del dispersor a la planta y el número de semillas dispersadas por visita, mientras que la calidad es la probabilidad de que la semilla depositada pueda sobrevivir y llegar a ser una planta adulta.

La presencia de ciertos grupos de animales en el ecosistema como lo son algunos roedores cavimórficos (Agoutis) o de otros mamíferos de tamaño mediano y grande son responsables hasta cierto punto de la dispersión de semillas y del reclutamiento de plantas en los bosques tropicales (Forget 1997). Sin embargo, también existe una dependencia de la abundancia de este tipo de especies de vertebrados para que aquellas cantidades de frutos y/o semillas sean dispersadas (Vandermeer 1979).

### ***Descripción de las especies en estudio***

En el presente estudio se han seleccionado 7 especies arbóreas comunes en el bosque húmedo tropical en la zona Norte de Costa Rica. Seis de las especies son reconocidas por su valor comercial como maderables, y otra (palma) presenta un valor ecológico significativo además de que sus hojas son utilizadas para la construcción de techos en la región. A continuación se describen brevemente:

#### ***Pentaclethra macroloba* (Willd) Kuntze**

*Pentaclethra* es un género pantropical que consta de tres especies, dos son nativas del África y una del neotrópico. Las tres especies que constituyen el género son ricas en aceites. "Gavilán" es el nombre común de la especie *Pentaclethra macroloba* debido a la similitud del

fruto con las alas de un gavián al abrirse. Ésta es la especie tipo del género, pertenece a la familia Fabaceae, subfamilia Mimosoideae y la tribu Parkieae.

Las semillas de *P. maculoba* que es la especie del neotrópico, al igual que sus congéneres contienen aceites con potencial para su industrialización en la fabricación de jabones y lubricantes. Las semillas son también ricas en el alcaloide paucina y un aminoácido libre lo que las hace ser tóxicas, incluso para los roedores heterómidos (Hartshorn 1972; Janzen *et al.* 1983). La corteza también es rica en paucina y en América algunos indígenas Brasileños y de las Guyanas la utilizan como medicamento o veneno (Flores 1994a). Actualmente en Costa Rica es una especie muy abundante y utilizada comercialmente por su madera. La especie se distribuye desde Nicaragua hasta la Amazonía, incluyendo las Guyanas, así como las Antillas. Se encuentra abundantemente en las planicies costeras y terrenos levemente inclinados, altitudinalmente se localiza desde el nivel del mar hasta los 600 metros. En América existen tres poblaciones disyuntivas a todo lo largo del continente, con probables diferencias genéticas entre ellas. Una de las poblaciones se encuentra en las tierras bajas del Atlántico de Nicaragua y Costa Rica, y el occidente de Panamá (Hartshorn 1972; Flores 1994a).

El gavián es una especie dominante en el dosel superior del bosque tropical y premontano muy húmedo, se establece muy bien en suelos aluviales o residuales derivados de basaltos, además de suelos mal drenados o pantanosos, poco fértiles y ácidos. Es una especie pionera en la regeneración del bosque, con frecuencia se le encuentra asociada a especies como *Carapa guianensis* e *Iriartea gigantea* entre otras. La madera de ésta especie es de excelente calidad, resistente, fácil de cortar y buena durabilidad natural. Actualmente ésta especie sustituye con mucho éxito a la caoba (*Swietenia macrophylla*), la caobilla (*Carapa guianensis*) y el laurel (*Cordia alliodora*) en la fabricación de muebles, puertas y ventanas.

Los árboles de *P. maculoba* son grandes, alcanzan más de 35 m de altura y 1.30 m de DAP. El fuste es cilíndrico acanalado hacia la base llega a desarrollar gambas en sitios húmedos. Bajo la copa del árbol se pueden encontrar una serie de hileras de hormigas (*Atta cephalotes*) que transportan trozos de pínulas hacia las cavernas construidas entre las raíces del árbol.

Numerosos insectos visitan las flores, los frutos atraen esporádicamente el interés de las oropéndolas. Los monos evitan el árbol y la toxicidad de las semillas previene la depredación por roedores u otros mamíferos. Generalmente las semillas son atacadas por una polilla (Sesiidae) que se alimenta de los cotiledones pero que sin embargo, no afectan su germinación. El Cuadro 1 resume algunas características fenológicas así como de los frutos y semillas.

### *Virola koschnyi* Wild

El nombre del género proviene del latín *virola* que significa brazalete o manilla, en alusión al anillo arillar que circunda a la semilla. Esta especie y otras de la familia Myristicaceae a la que pertenece son llamadas comúnmente "fruta dorada". La familia es de origen pantropical muy pequeña, y el género es conocido desde la antigüedad por sus propiedades fitoquímicas ya que presentan miristicina, aceite volátil que se encuentra en las semillas. Una especie de esta familia es la nuez moscada (*Myristica fragans*), nativa de las Molucas, India Oriental. Todas las Myristicaceae tienen ramas ligeramente retorcidas alrededor de un tallo fuertemente monopodial. Casi todas las especies de esta familia tienen savia roja acuosa en la corteza interior. *Virola* es el género más grande de los cinco neotropicales y la mayoría de las especies son de la cuenca Amazónica. En América el conocimiento de los indígenas sobre las propiedades alucinógenas de las resinas obtenidas de la corteza y hojas de diversas especies de *Virola* utilizados en rituales y ceremonias se remonta varios siglos atrás.

*Virola koschnyi* se distribuye en América Central, incluyendo Belice. Es un árbol muy común en la vertiente Atlántica y en las tierras bajas de la vertiente Pacífica. En Costa Rica se encuentra en zonas de vida tropicales húmedas y muy húmedas de las tierras bajas en donde la temperatura oscila entre 24 y 30 °C es muy frecuente encontrarla en la región nor-Atlántica y el Pacífico (Chaves *et al.* 1991), se encuentra en las partes bajas de las faldas de las colinas y orillas de los ríos y quebradas, crece bastante bien en suelos aluvionales o arenosos aunque con frecuencia se le encuentra en suelos franco arcillosos, el ámbito

altitudinal de la especie se extiende de los 10 a los 1,200 msnm. Las plántulas de esta especie son tolerantes a la sombra y responden vigorosamente a los claros en el dosel.

La madera de ésta especie es moderadamente liviana y tiene buena estabilidad dimensional, seca rápido, es fácil de aserrar y es de buenas propiedades para el cepillado. Presenta características adecuadas para la producción de madera contrachapada, tableros, y construcción en general. Los aceites del endospermo de las semillas son utilizados para hacer velas, por ser buenos combustibles. *Virola koschnyi*, está estrechamente ligada con las aves frugívoras, especialmente con los tucanes ya que actúan como comensales y agentes dispersores. Muchas especies de mamíferos como monos, martillas, zarigüeyas, venados, guatusas, tepezcuintles, saínos y dantas comen los frutos o semillas e incluso se nutren algunos de las plántulas. En los bosques tanto los insectos como los mamíferos en general eliminan más del 95 % de las semillas y plántulas en las 12 semanas siguientes a la caída del fruto (Flores 1994).

Ésta es una especie del bosque primario y secundario. Un individuo llega a alcanzar de 30-40 m de altura y hasta más de 1 m de DAP, generalmente el fuste es recto y cilíndrico, presenta gambas alargadas en el extremo basal de hasta 3 metros. Características de los frutos y semillas, así como de la fenología se presentan en el Cuadro 1.

### *Lecythis ampla* Miers

El nombre del género deriva del griego *lekythos* que significa jarra de aceite y hace referencia a los frutos en forma de olla. La especie pertenece a la familia Lecythidaceae, subfamilia Lecythidoideae Niedenzu. El género *Lecythis* es neotropical, constituido por 26 especies que se distribuyen desde el sur de Nicaragua, a través del norte de Sur América hasta Río de Janeiro. El centro de diversidad de este género se encuentra en la Guyana y la Amazonía brasileña central y Este. Existen tres especies endémicas en parte para Centroamérica y noroeste de Sudamérica, entre ellas *L. ampla*. Algunas Lecythidaceae neotropicales poseen frutos comestibles como la "pera anchoa" (*Grias cauliflora*) y la "nuez de brasil" (*Bertholletia*

*excelsa*). Numerosas especies de la familia son maderables valiosas, exportadas de Colombia hacia Europa y los Estados Unidos.

*Lecythis ampla* al igual que otras dos especies de la familia son endémicas, en parte de Centro América y el noroeste de Sur América. El ámbito de distribución para *L. ampla*, se extiende en Centro América a lo largo de la vertiente Atlántica, desde el sur de Nicaragua hasta el Darién en Panamá. En Sur América abarca el valle del río Magdalena y la zona del Chocó en Colombia, así como la costa norte de Ecuador. Altitudinalmente se distribuye de 0-800 metros, *L. ampla* es una especie emergente del dosel de los bosque de la zona de vida tropical muy húmeda. Crece bien en suelos aluviales o arenosos y frecuentemente sobre suelos franco arcillosos. En Costa Rica es muy común encontrarlo en la zona norte y Atlántica en localidades como San Carlos, Tortuguero, Santa Clara entre otros donde es conocida con el nombre de "Olla de mono" o "Jícara". En dicha zona las semillas son consumidas como alimento o en cajetas y dulces, sin embargo el consumo excesivo puede producir caída del cabello y uñas, además de náuseas, diarreas, vómitos, dolor muscular etc. todo esto causado muy probablemente por la presencia de un selenoaminoácido. Los frutos también se utilizan para la fabricación de artesanías, como recipientes para almacenar agua, objetos diversos y adornos. La madera es muy densa y se utiliza para la construcción de embarcaciones, herramientas para agricultura, armazones, traviesas para ferrocarriles, muebles, etc. (Flores 1994b).

Algunas aves frugívoras como loras y pericos, forrajean aprovechando el arilo de la semilla, siendo también muy apreciados por los murciélagos frugívoros y atraídos por el olor a rancio del arilo en fermentación, actuando como comensales y dispersores. El mono araña y congo son depredadores capaces de remover el opérculo del fruto para extraer las semillas y dispersores esporádicos que se nutren del arilo, dañan y rechazan la semilla. Guatusas, tepezcuintles, saínos y las ratas espinosas son dispersores y depredadores ocasionales que aprovechan las semillas en el suelo. Los arilos son muy apetecidos por los pizotes, esporádicamente por la martilla y tolomucos, además de venados que también comen la semilla (Flores 1994b).



Los árboles de esta especie llegan a tener fustes rectos y cilíndricos, alcanzando hasta 45 m de altura, carentes de ramas en los 2/3 basales, no presentan gambas pero si llegan a tener contrafuertes cortos y gruesos, el DAP puede ser mayor de 1 m.

*Minquartia guianensis* Aubl.

Es un árbol de la familia Olacaceae (Orden Santalales), subfamilia Dysolacoideae y tribu Couleae, éste se caracteriza por una progresiva adaptación al parasitismo. La familia tiene una distribución pantropical y comprende 27 géneros y 230 familias entre las cuáles hay numerosas especies autotróficas, así como muchas hemiparásitas. Es frecuente el depósito de oxalatos de calcio y ácido silícico en las hojas. Aunque la importancia económica de esta familia es limitada, algunas especies tienen compuestos sesquiterpenoides, constituyentes básicos de los aceites esenciales. Son pocas las familias que proporcionan maderas de buena calidad entre ellas *Minquartia*. La fitoquímica de este género es desconocida, aunque se ha comprobado la existencia de aceites volátiles en *M. guianensis* (Flores 1994b).

*Minquartia guianensis* Aubl. Es un género monotípico (única especie del género), se extiende en Centroamérica; desde el sur de Nicaragua hasta Panamá. En América del Sur abarca la Amazonía colombiana, ecuatoriana, brasileña, peruana, venezolana y las Guayanas. También se encuentra en algunas de las islas del Caribe. Es un árbol emergente, frecuente en los bosques tropicales de tierras bajas, de bosque premontano y montano, tanto en la vertiente Pacífica como Atlántica en Costa Rica. Se encuentra en bosques primarios, secundarios y de galería. El ámbito de crecimiento altitudinal de la especie varía de los 0-1,000 metros, generalmente se le encuentra asociado con *Carapa guianensis*, *Virola koschnyi*, *Lecythis ampla*, *Pentaclethra maculosa* entre otras.

El "Manú" como se le conoce comúnmente, es una especie que se ha convertido en un recurso intensamente explotado en la región mesoamericana, debido a que proporciona una madera de excelente calidad, no obstante presentar dificultades al secado. Es muy utilizada para construcción pesada (traviesas de ferrocarril, pilotes y construcciones marinas, puentes,

postes de cercas, implementos agrícolas, etc.). La madera es resistente a las termitas y al ataque de hongos. Los frutos son comestibles, su sabor es dulce, aunque el látex produce una sensación desagradable al paladar. Es un árbol que proporciona alimento a numerosos integrantes de la avifauna del bosque. Los frutos inmaduros forman parte de la dieta de loras y pericos, los maduros son utilizados por diversas aves frugívoras u omnívoras. El mesocarpo es aprovechado por los monos arañas y congos además ingieren el endocarpo y la semilla eliminándola posteriormente, siendo estos comensales y dispersores (Flores 1994b).

Los árboles son de tamaño mediano a grande, pudiendo alcanzar una altura mayor a 70 metros en el bosque tropical pluvial. El fuste es recto, angular y puede llegar a mediar hasta 1.8 m de DAP, frecuentemente presenta gambas y surcos profundos en la parte basal.

#### *Carapa guianensis* Aubl.

Esta especie pertenece a la familia Meliaceae, subfamilia Swietenioideae y tribu Xylocarpeae, conocida comúnmente como "caobilla" y "cedro macho". Numerosas especies de meliáceas poseen maderas de reconocido valor comercial, por lo que las reservas naturales de estos taxa disminuyen en forma acelerada, mientras que los esfuerzos tendientes a cultivarlas en plantaciones son siempre obstaculizados por la susceptibilidad de las especies de meliáceas nativas a las larvas de varios microlepidópteros nativos, *Hypsipyla grandella* es un buen ejemplo de ello pues atacan las plántulas y árboles jóvenes de caobilla, además de que muestran una gran especificidad por los frutos de ésta especie.

*C. guianensis* se extiende desde Belice a lo largo de la costa Atlántica de América Central (y vertiente Pacífica de Costa Rica) hasta Panamá. En América del Sur se distribuye en Colombia, Brasil, Perú, Ecuador, Venezuela (planicies del Orinoco), las Guyanas y además de las planicies de la Amazonía brasileña, en los estados de Pará y Amazonas, en las Antillas se presenta desde Cuba hasta Trinidad y Tobago.

Son un elemento del dosel en el bosque tropical húmedo y muy húmedo, los árboles de esta especie son siempreverdes deciduos, que llegan a alcanzar hasta 60 metros de altura y DAP superiores a 2 m el fuste es recto y cilíndrico, con gambas de 1-2.5 m y libre de ramas en la mayor parte de su fuste (Flores 1994b). A esta especie no se le suele encontrar en el premontano tropical ni en el subtropico y es bastante restrictiva en cuanto a descensos o aumento en el ámbito de biotemperatura. Altitudinalmente se distribuye de 0-700 metros, sin embargo, en Venezuela, Ecuador y las islas Guadalupe puede encontrarse a más de 1,000 msnm. En Costa Rica la especie se encuentra en la Zona Norte, Atlántica, Pacífico Central y con mayor densidad entre la faja de los 40-100 msnm, aunque es factible encontrarla a los 700 metros en el Parque Nacional Braulio Carrillo. Forma rodales puros en muchas zonas, se le encuentra frecuentemente en los bordes de pantanos o marismas pobladas de manglares, a lo largo de los bancos ribereños y en las zonas bajas que se inundan temporalmente. También pueden crecer en laderas de pendiente moderadas (Flores 1994b).

La madera es uno de los mejores productos que ofrece esta especie ya que es firme y tiene diversos usos, es utilizada intensamente en ebanistería, carpinterías y construcción en general, es considerada como un buen sustituto de otras maderas tropicales como caoba, nogal, roble entre otras. También tiene aplicaciones medicinales por los taninos que se encuentran en la corteza, además las semillas presentan aceites utilizables en la industria de jabón, candelas e insecticidas. Los frutos son muy apetecidos por diversas especies de aves quienes aprovechan los frutos, los principales depredadores y dispersores de semillas son los saínos, roedores mayores como guatusas y tepezcuintles, además de roedores pequeños (Flores 1994b).

*Welfia georgii* H. Wendl. ex Burret

La especie pertenece a la familia Arecaceae. El género *Welfia* contiene las palmas más grandes del grupo de las genomoides, los tallos son largos, solitarios y en ocasiones llegan a alcanzar el dosel del bosque. Las hojas son pinadas y en número de 10-30; largas y erectas. Una de las características sobresalientes es el color rojo de las hojas jóvenes o de las

plántulas. Este género contiene solo una especie presente en la región de América Central y con una extensión dentro de la región de los Andes, en las revisiones del género se han encontrado fuertes relaciones entre las especies *Welfia regia* y *Welfia georgii*, las diferencias son mínimas y muy probablemente debidas a aspectos ecológicos y distribución (Henderson *et al.* 1995; Holdridge *et al.* 1997).

*Welfia georgii* o "coroso" como se le conoce comúnmente en Costa Rica, se distribuye desde el río San Juan al sur de Nicaragua, el Chocó en Colombia occidental y Ecuador (Holdridge *et al.* 1997). En Costa Rica la palma "coroso" es un muy abundante en las bajuras del Atlántico. En la Estación Biológica La Selva se le encuentra en altas densidades, requiriendo hábitats de relativa alta precipitación, se le encuentra también en áreas cerca de las bases de las montañas con exposición hacia el Este y fuerte precipitación.

Se cree que por lo menos hay nueve especie de mamíferos y pájaros involucrados en la dispersión de las semillas (Janzen *et al.* 1983). Un individuo de *W. georgii*, llega a medir más de 15 metros de altura y con DAP de 30 cm Las hojas de "coroso" son utilizadas en la fabricación de techos en Costa Rica y los troncos son utilizados como pilares para casas en áreas costeras, pues se ha observado que cuando éstos se sumergen en agua salada son muy resistentes (Henderson *et al.* 1995). Holdridge *et al.* (1997) mencionan que la parte de afuera del tronco que es dura y negra puede ser aprovechada para "parquet" o en artículos especiales como bastones.

#### *Otoba novogranatensis* Moldenke

Esta especie al igual que *Virola koschnyi* pertenece a la familia Myristicaceae, comúnmente se le conoce como "fruta dorada", "otobo" o "sangre de drago" (debido a su savia roja), en algunas localidades la población puede llegar a confundirla con otras especies de Myristicaceae (obs. per ).

El arilo que cubre la semilla de *O. novogranatensis* es blanco, al igual que en el género *Composoneura* con frecuencia conspicuamente lacinado y el endocarpo es ruminado. En

América el género *Otoba* es fácilmente reconocida por los tricomas en forma de "T" y el envés de las hojas blancuzco, las semillas son redondas (Gentry 1993).

La especie se distribuye desde América Central hasta Sur América, en los bosques altos y de suelos ricos de la Amazonía el género *Otoba* es muy dominante (Gentry 1993). En los bosques de la vertiente Atlántica de Costa Rica a pesar de encontrarse, no es una especie muy común.

### ***Mamíferos frugívoros depredadores y dispersores de semillas de especies forestales***

En el presente estudio se enfoca principalmente a un grupo de mamíferos que tienen una importancia significativa respecto a su papel como depredadores o dispersores de semillas en los bosques tropicales. A continuación se describen brevemente las especies:

#### *Heteromys desmarestianus*

Conocido comúnmente como ratón espinoso, *H. desmarestianus* es un roedor heterómido de tamaño mediano a grande, siendo más pequeño en Panamá y más grande en las montañas de Costa Rica. Se encuentra de las elevaciones medianas a altas, desde el Sur de México (Veracruz y Oaxaca) hasta el Oriente de Panamá y al Noroeste de Colombia. A nivel del mar se localiza cerca de las costas del Caribe y la península de Osa en Costa Rica. Es un animal muy común y ampliamente distribuido en bosques semidecíduos siempreverdes y de crecimiento secundario. En elevaciones bajas se localiza usualmente en bosques maduros, húmedos y con gran abundancia de palmas (Janzen *et al.* 1983; Reid 1997). Presenta características distintivas de los roedores locales, por su tamaño, pelaje espinoso y el vientre blanco y patas delanteras oscuras. Puede ser muy similar en color a *Heteromys gaumeri* en regiones de traslape.

Esta especie hace madrigueras bajo las raíces de los árboles o en áreas abiertas en el suelo del bosque, generalmente las entradas son verticales, los nidos se localizan en la madriguera o bajo troncos caídos. Es un animal granívoro y en Costa Rica come semillas de palmas como de *Welfia georgii*, *Socratea durissima*, *Euterpe macrospadix*, *Geonoma* sp. e *Iriartea gigantea* así como semillas de *Meliosma* sp. y *Virola* sp., algunos frutos e insectos. Las semillas pueden ser almacenadas en las madrigueras o en escondrijos sobre el suelo, siendo un acaparador intensivo de semillas y dispersor. En el bosque los ratones son muy silenciosos, sin embargo en cautiverio suelen ser muy ruidosos. La densidad por hectárea puede alcanzar los 18 individuos en los bosques húmedos (Janzen *et al.* 1983; Reid 1997; Vandermeer 1979; Fleming 1974). En la región de estudio es una especie muy común (Vandermeer 1979)

### *Dasyprocta punctata*

Es un mamífero diurno, conocido en América Central como chereña o guatusa. Es un roedor cavimórfico (histicomórfico en el nuevo mundo). La guatusa es una especie de cacería pero no tan codiciada como su pariente cercano el tepezcuintle. El color va de naranja a café con el trasero redondeado y patas delgadas. Es muy similar a la especie mexicana la cual es muy oscura, y al tepezcuintle sólo que éste es moteado y rayado en blanco, además de nocturno (Reid 1997).

Se distribuye en Chiapas y Tabasco, a través de la península de Yucatán y Centroamérica hasta el Sur de Bolivia y Norte de Argentina. Desde tierras bajas hasta los 2,400 metros. Se le encuentra muy comúnmente en los bosques siempreverdes y deciduos, bosques secundarios y plantaciones. En América Central es un animal diurno, inicia su actividad por la mañana, continuando y terminando a través del día. *D. punctata*, es un animal frugívoro seminívoro, su dieta consiste principalmente de semillas y frutos, pequeñas cantidades de plantas y los hongos son un suplemento cuando los frutos son escasos. Cuando la comida es abundante, lleva las semillas lejos y las entierra para usos futuros, depositando las semillas en diferentes lugares. Como no todas las semillas son recobradas, la guatusa es un

importante dispersor de semillas para un gran número de especies de árboles (Reid 1997; Rodríguez y Vaughn 1985).

Estos roedores viven en parejas estables. Generalmente, sólo un individuo es observado y cuando éstos andan en pareja, nunca permanecen en contacto cercano uno de otro. Son muy territoriales, pero muy tolerantes con otras guatusas cuando la comida es abundante (Janzen *et al.* 1983; Reid 1997). La densidad de este mamífero varía de una región a otra y de un tipo de bosque a otro, por ejemplo en bosques húmedos de Panamá se puede encontrar una pareja por hectárea, para la región de Tikal en Guatemala las densidades son de un animal por hectárea y en Palo Verde, un bosque seco de Costa Rica se puede encontrar un animal cada 3.9 ha. (Rodríguez y Vaughn 1985).

### *Agouti paca*

Los tepezcuintles o pacas como se les conoce comúnmente son animales estrictamente nocturnos. Son de dimensiones mayores a las guatusas y el doble de peso, su color es pardo con hileras de manchas de color crema a lo largo de sus costados. Es una especie de gran valor para la cacería debido a su excelente carne y la carencia de olor (Matamoros 1982).

Se distribuye de la vertiente Atlántica de México desde San Luis Potosí hasta Chiapas y la Península de Yucatán, de América Central hasta Paraguay, el Sur de Brasil y hasta Argentina. Desde las tierras bajas hasta los 2,000 metros de altitud. Debido a su gran cacería es raramente encontrado en muchos de sus hábitats comunes. Cuando se encuentra, puede ser localizado en los bosques deciduos y siempreverdes, secundarios y jardines. Usualmente es observado cerca de fuentes de agua, sobre pequeñas cañadas, pantanos y orillas de ríos. Esta especie es muy común en pequeñas áreas de bosques ripários y en zonas agrícolas (Reid 1997; Matamoros 1982).

Es un animal frugívoro seminívoro con una gran capacidad para quebrar semillas duras, camina lentamente cruzando el bosque, al verse atacado puede correr rápidamente y

sumergirse en cuerpos de agua completamente. Duermen durante el día en madrigueras que tienen varias entradas, algunas de las cuales están tapadas con hojas. Su dieta consiste de frutos, semillas y plántulas. Las parejas son monógamas y territoriales, como pareja generalmente son vistos solos, aunque cuando se alimentan bajo un árbol suelen encontrarse ambos, son muy silenciosos pero pueden ser agresivos entre individuos del mismo sexo. El tepezcuintle corre rápidamente distancias cortas y utiliza la oscuridad del bosque para huir de sus enemigos permaneciendo inmóvil. En Costa Rica pueden ser fácilmente encontrados en pequeñas áreas protegidas como el Parque Nacional Manuel Antonio, o en otras áreas de Panamá como la Isla Barro Colorado (Janzen *et al.* 1983; Reid 1997; Matamoros 1982).

### *Tayassu tajacu*

El saíno o pejarí de collar (*Tayassu tajacu*) es un mamífero muy parecido al cerdo, relativamente pequeño con una cabeza grande y triangular, cuerpo grueso y piernas delgadas su ámbito de distribución es de los más grandes dentro de los ungulados de Norteamérica. Se le encuentra desde Arizona, Nuevo México y Texas, hasta el hemisferio Sur en Río de la Plata, Argentina, desde las tierras bajas hasta los 3,000 m de altitud.

Es un animal muy activo durante el día o la noche, usualmente inactivo al medio día cuando es caliente y en hábitats secos. Cuando está sometido fuertemente a la cacería es casi estrictamente nocturno. Vive en una gran variedad de hábitats demostrando su gran adaptabilidad. Comercialmente es un animal muy perseguido por su piel y carne, sin embargo mantiene poblaciones altas en la mayoría de las áreas. Se encuentra en bosques tropicales pluviales, caducifolios, parajes semiáridos y en bosques bajos y en regiones eminentemente agrícolas suele ser una especie plaga. La dieta de estos animales es amplia, contempla principalmente frutos y semillas (incluyendo nueces, palmas, higos, guácimos, bellotas, zapotes, etc.). Cuando los frutos son escasos comen raíces, tubérculos, bulbos, frutas y rizomas de muchas plantas, en áreas secas comen hojas y cladófilas de cactus, en robledales comen bellotas. En Costa Rica su distribución se extiende desde el nivel del mar hasta los 2,000 metros de altitud (Janzen *et al.* 1983).



En otros países como Venezuela, son asociados con la presencia de monos capuchinos (*Cebus* sp) quienes comen y tiran frutos de los árboles; aprovechando tal situación. Las manadas son de 2-50 individuos (usualmente menos de 15), pero también son vistos en grupos de hasta 5 individuos. Su ámbito territorial es grande, sin embargo no toda el área es recorrida (Reid 1997). En la Estación Biológica La Selva, la población de este mamífero es muy alta, en el área se encuentran de 12-13 grupos presentando una densidad de  $210-220 \pm 9$  animales. A estos mamíferos depredadores se les ha observado comiendo semillas de casi todas las especies que se consideraron en este estudio, *Carapa guianensis*, *Welfia georgii*, *Virola koschnyi*, *Lecythis ampla* y *Miquartia guianensis*, entre otras (Torrealba 1993).

Cuadro 1. Características generales de los frutos y semillas de las especies en estudio.

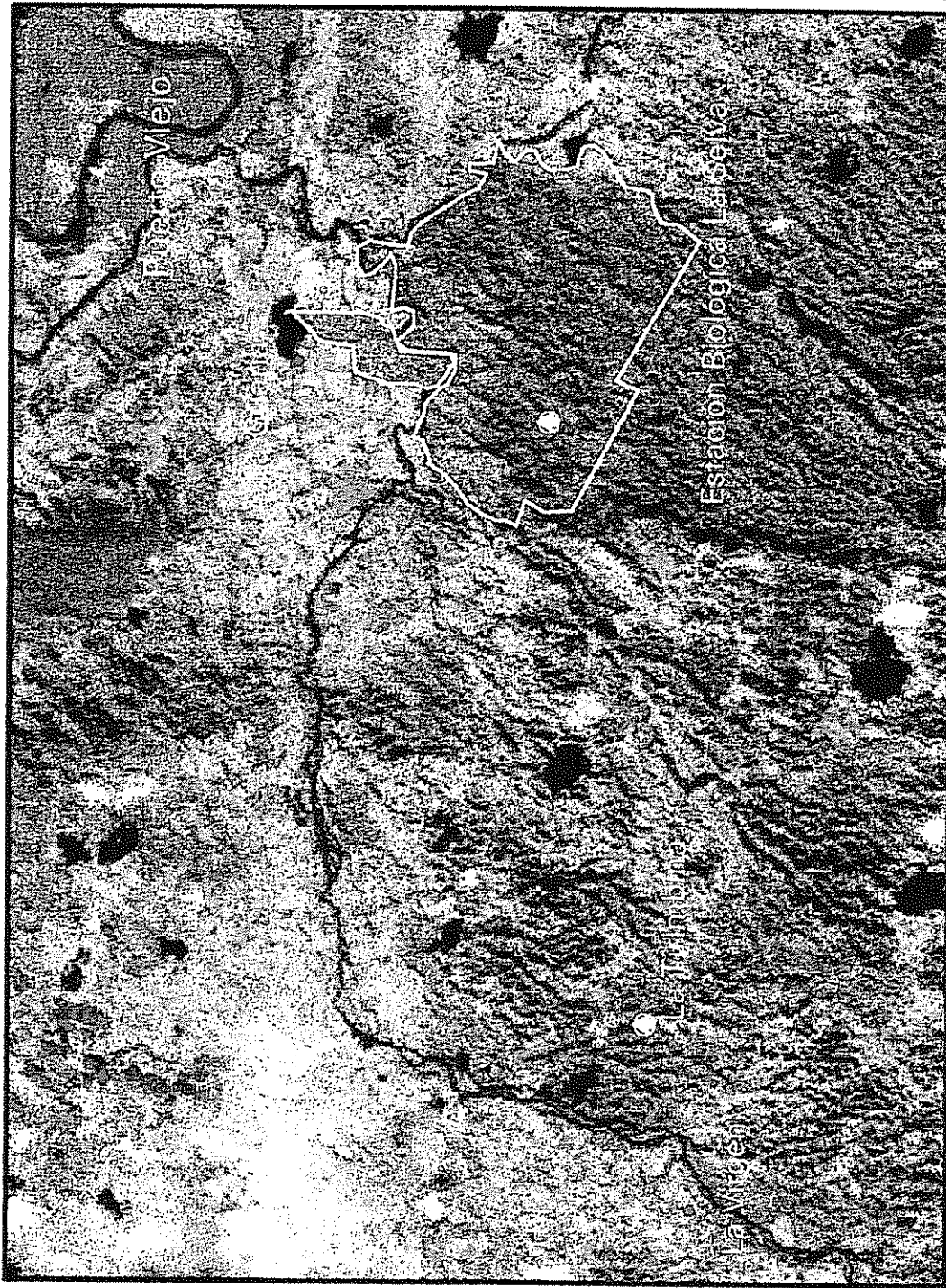
ESPECIE	FRUTO	SEMILLAS	PESO SEMILLA	FLORACIÓN	FRUCTIFICACIÓN	GERMINACIÓN	INTERACCIÓN CON ANIMALES*
<i>Minquartia guianensis</i> (Olacaceae)	Drupa monosperma ovalada de 3.0-4.5 cm de largo y 2.0-2.8 cm de ancho. Exocarpo delgado, membranáceo, brillante, color verde, con puntos glandulares en el fruto inmaduro.	Ovoide o globosa con cubierta seminal parda. De 220-235 semillas/kg recalcitrantes	4.0 gr.	La mayor se da de Marzo-Mayo, otros de Octubre-Febrero. Alternada en años e incluso entre árboles.	Se da de Enero-Marzo esporádicamente hasta Abril, de Noviembre-Diciembre se pueden encontrar frutos. El fruto se desarrolla en 6 meses.	Epigea y de plántulas criptocotilar de crecimiento lento. En vivero germina a los 4 meses después de sembrada. En un año tiene 40 cm. aproximadamente.	Dispersión: Zoocoria. Aves: comen frutos inmaduros y maduros. Comensales y dispersores: Monos, murciélagos. Depredadores: Ardillas, sainos, roedores pequeños.
<i>Carapa guianensis</i> (Meliaceae)	Cápsula dehiscente, globoso, subgloboso de 9-15 cm de diámetro.	Grandes angulares debido a la compresión, generalmente 8 por fruto y de 20-30 por kg. (4-5 cm de largo). Recalcitrantes	18-64 gr., aunque algunas pesan de 24-33 gr.	La mayor se da de Enero-Marzo y puede extenderse hasta Abril. En algunas zonas es de Agosto-Septiembre. Asincrónica cada 3 años.	Se da de Mayo-Agosto, con una maduración del fruto de 8 meses.	Hipógea y la plántula en condiciones naturales es buena y uniforme (cuando hay humedad)	Dispersión: Zoocoria. Aves comen frutos verdes. Depredadores y dispersores: Ratonés, guatusas y tepezcuintles. Pecari de collar y de labios blancos, pacas. Dispersores eficientes: guatusas.
<i>Lecythis ampia</i> (Lecythidaceae)	Grande, pero variado en forma (20-30 cm por 15-20 cm diámetro) y tamaño, seco, leñoso y dehiscente. Clasificado como Cápsula circuncisa o pixídio	36 semillas por fruto de 5-5.5 cm largo X 2.5-3 cm de diámetro, ovoides, con arilo prominente de origen funicular, carnoso, oleoso, color crema. Recalcitrante	6.5-7.0 gr.	Inicia con la época lluviosa (Mayo-Junio).	De Marzo-Mayo Desarrolla en 10 meses. Generalmente la semilla es removida antes de caer el fruto por gravedad.	Semillas susceptibles a la desecación. Hipógea y de plántula tanerocotilar y de lento crecimiento	Dispersión: Zoocoria. Comensales y dispersores: Aves y murciélagos. Depredadores: Monos. Dispersores y depredadores: Guatusas, sainos tepezcuintles, ratones espinosos, Pizotes, marfilas, tolmucacas, y venados.
<i>Oloba novogranatensis</i> (Myrsinaceae)	Cápsula bivalva de aproximadamente 25 mm de diámetro y de 3-5 cm de largo	Semilla cubierta por un arilo de color blanco, redonda, 30 mm. de diámetro.	2.7 gr.				Dispersión: Zoocoria, Ornitórica, monos y murciélagos. Dispersores en el suelo: guatusas, pacas, sainos.

<i>Pentaclethra macroloba</i> (Fabaceae-Mimosaceae)	Vaina dehiscente larga y pedicelada lineal, comprimida lateralmente en el ápice, leñosa de 20-50 cm de longitud y 4-5 cm ancho y 1-3 cm gruesa.	Ovaladas u abobada, comprimida lateralmente en los márgenes. 3-8 semillas/fruto y 280-300 semillas/kg. Tóxica para algunos animales	6.5 gr.	Intensamente en Abril-Mayo, así como en Julio-Agosto. Polinización cruzada por insectos pequeños.	Se presenta de Agosto-Septiembre y una poca de Noviembre-Diciembre.	La germinación se realiza con mucho éxito. Es hipógea y la plántula criptocotilar	Dispersión autocórica (viento y gravedad o agua). Ocasionalmente las Aves llegan a abrir el fruto y liberan las semillas.
<i>Vriola koschnyi</i> (Myrsinaceae)	Cápsula carnosa bivaiva, subglobosa o elipsoide y dehiscente de 22-30 mm de diámetro y 30-35 mm de largo (vaina carnosa)	Cubiertas por un arilo lacinado, de color rojizo, oleoso y astringente. Recalcitrantes de 18-25 mm de largo y 15-20 mm de diámetro. Encontrándose 560-600 semillas/kg.	1.6-3.0 gr.	Septiembre- Noviembre esporádicamente en Diciembre. Con alternancia en años.	Ocurre de Febrero-Marzo y una menor en junio. Los frutos caen por gravedad o con ayuda de aves o mamíferos.	Epigea y con plántula criptocotilar. Emergiendo 11-14 días después de sembrada y con crecimiento secundario de 90-95 días	Dispersión: Ornitófica por Penélopes, tucanes y trogon. En el árbol. Mamalocórica: Pacas, Guatusas. Depredadores: monos, sapos, pequeños roedores, en el suelo.
<i>Welfia georgii</i> (Arecaceae)	En inflorescencias grandes, que están pegadas por debajo de la copa. Elipsoide como de 4 cm de largo, pardo rojizo.	Nuez cubierta por mesocarpo pulposo y dulce, que se cubre con un ectocarpo suave. 2.4 x 1.3 x 1.2 cm	2.4 ± 0.4 gr.	Se puede presentar durante el año.	Ocurre de Julio-Septiembre, aunque pueden observarse palmas fructificando durante todo el año.		Dispersión: Mamalocórica y Ornitófica (loras, tucanes). Por martillas, ardillas, monos y aves. En el árbol. Depredadores: Rata espinosa. Dispersores: Guatusa, en el suelo.

\* Fuente: Flores 1994, 1994a, 1994b; Holdridge et al. 1997; Henderson et al. 1995; Gentry 1993.

Long. 84° 08' 44.1" W

Lat. 10° 29' 43.7" N



Lat. 10° 22' 13.9" N

Long. 83° 58' 56.7" W

Escala



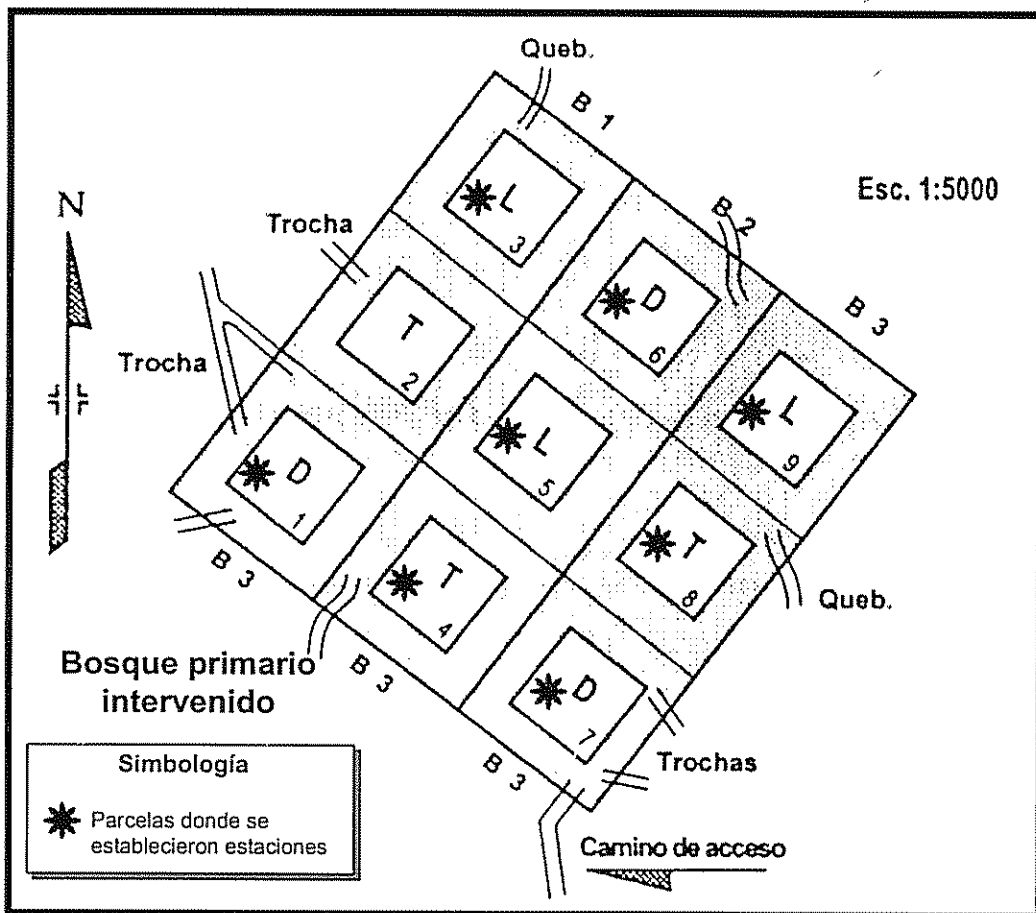
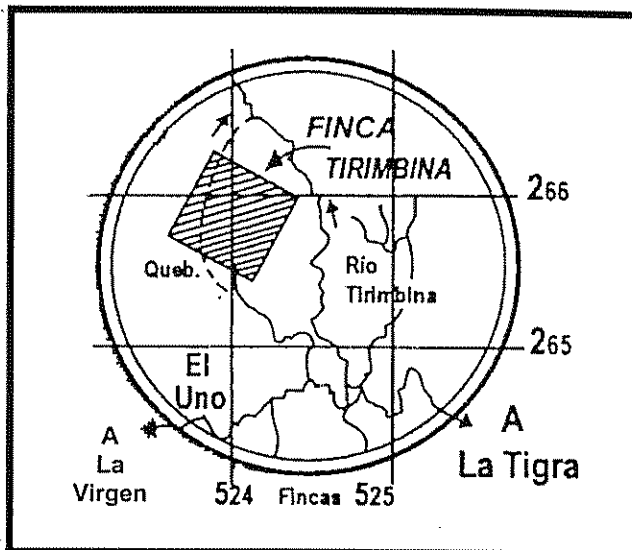
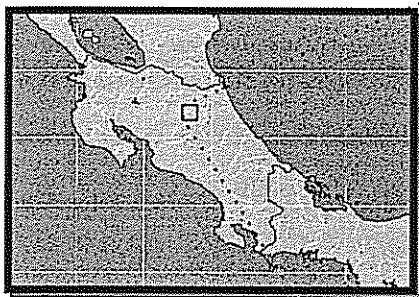
Figura 1. Ubicación geográfica de las áreas de estudio. Sarapiquí, Costa Rica

## 5. MATERIALES Y MÉTODOS

### *Descripción general del área de estudio*

El estudio se llevó a cabo en la región de la bajura de la vertiente caribeña, en el cantón de Sarapiquí, provincia de Heredia, Costa Rica. El trabajo se desarrolló específicamente en dos bosques intervenidos: el bosque primario intervenido de la finca "Tirimbina Rain Forest Center" (Delgado *et al.* 1997), localizada en el distrito la Virgen de Sarapiquí, y en el Anexo Sarapiquí de La Estación Biológica La Selva (propiedad de la Organización para Estudios Tropicales) situada entre la confluencia de los ríos Sarapiquí y Puerto Viejo (McDade *et al.* 1994) (Figura 1). Ambos sitios presentan condiciones similares con relación a la estructura de la vegetación e historial de manejo.

Las diferencias entre los sitios estriban principalmente en el cese de las actividades de extracción y al grado de protección del área, además de la implementación de algunas actividades de manejo forestal, como fue el caso de la finca Tirimbina con los tratamientos silviculturales postcosecha. En los dos sitios se asume que la presencia de fauna es diferenciada, debido principalmente al grado de protección de que han sido objeto. La Selva por ejemplo, forma parte del sistema nacional de áreas protegidas (públicas y privadas) en la región, al estar conectada con el Parque Nacional Braulio Carrillo a través de un corredor (zona de montaña) que junto con otras áreas conforman el núcleo de la Reserva de la Biosfera Cordillera Volcánica Central (McDade *et al.* 1994). La Selva cuenta además con un programa de protección y vigilancia, donde interviene personal dedicado exclusivamente a esta actividad. Por su parte, la finca Tirimbina es un área de bosque rodeado por un mosaico de usos del suelo agropecuarios y tipos de vegetación como resultado del crecimiento poblacional de la zona (Figura 1). Además la Tirimbina carece de un programa de protección y vigilancia efectivo como lo es el caso de La Selva y en ella se realizan actividades de cacería por las personas locales.



Modificado de Delgado *et al* 1997

Figura 2. Área de estudio, Finca Tirimbina Rain Forest Center.

### *Finca Tirimbina Rain Forest Center*

La Tirimbina se localiza geográficamente entre las coordenadas 10° 24' de latitud norte y 84° 06' de longitud oeste. Presenta una altitud que va de los 180 a los 220 metros (Quirós y Finegan 1994) y de acuerdo a la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1982), el área pertenece a las formaciones vegetales bosque muy húmedo tropical (Bmh-T) y muy húmedo premontano, transición a Basal (Bmh-P).

Según estimaciones realizadas con información de la estación meteorológica La Selva (OET), ubicada a 7 km línea recta de la Tirimbina (Manta 1988) la temperatura media anual alcanza 24.5 °C, con máximas de 26.2 °C y mínimas de 23.4 °C. La precipitación promedio anual es de 3,864 mm, presentando un período menos lluvioso entre enero-abril-mayo.

Mata (1997) considera que los suelos en la Tirimbina son Ultisoles y que se han establecido tres consociaciones para el bosque primario: Consociación Tirimbina parte alta, parte media y parte baja, correspondiendo respectivamente a los lomeríos de las partes altas (8 % del área total), las laderas de los interfluvios (62 %, siendo la más extensa) y la de las partes bajas de las laderas que son cortadas por las quebradas formando valles en forma de "v" (30 %). La topografía en el área es de ondulada a muy accidentada, las zonas más críticas son las orillas de las quebradas con pendientes de 35 % a más de 60 %.

El bosque en la Tirimbina se clasifica como primario intervenido, debido principalmente a la explotación selectiva de especies de alto valor comercial. Las áreas explotadas en solo una ocasión durante 1962, lograron recuperar su estructura y composición florística. Sin embargo, todavía se pueden apreciar los caminos de extracción y patios de acopio; la última explotación tradicional se llevó a cabo al inicio de los años ochenta (Quirós y Finegan 1994). El bosque primario intervenido cuenta con una superficie de aproximadamente 80 ha. de las cuales se extrajeron principalmente *Minquartia guianensis*, *Cedrela odorata* y *Terminalia amazonica* en el año de 1962 y para 1980 solo *Pentaclethra macroloba* (Camacho y Finegan 1997).

Actualmente 29.16 ha. de este bosque, se encuentran bajo actividades de manejo sostenible para la producción de madera y es en ésta área donde se llevó a cabo la investigación (Figura 2). El área presenta un diseño experimental de bloques completos al azar con tres tratamientos y tres repeticiones (9 parcelas), teniendo como objetivo el determinar los impactos de diferentes tratamientos silviculturales postcosecha. Los tratamientos en el área son (Camacho y Finegan 1997):

- I. Bosque con aprovechamiento selectivo, parcelas 2, 4 y 8 (Testigo).
- II. Bosque con aprovechamiento selectivo y tratamiento silvicultural de liberación de árboles de futura cosecha y refinamiento parcial del bosque, parcelas 3, 5 y 9.
- III. Bosque con aprovechamiento selectivo y un tratamiento de liberación del dosel protector, parcelas 1, 6 y 7.

### *Estación Biológica La Selva (EBLS)*

La Estación Biológica La Selva es propiedad de la Organización para Estudios Tropicales (OET) y está localizada en la parte baja de la cadena montañosa Volcánica Central justo en la intersección con la planicie costera Caribeña. Geográficamente se encuentra entre los 10° 26' de latitud norte y 83° 59' de longitud oeste. Los ríos que rodean a la Estación representan una gran proporción de los límites físicos naturales del área (McDade *et al.* 1994).

La superficie de la Estación es de 1,536 ha. de las cuales más del 90 % están situadas dentro de los límites naturales de la misma, el porcentaje restante se distribuye entre el anexo la Guaría, la Flaminea y el Banco este (145 ha. aproximadamente entre los tres). La elevación va de los 35 msnm hasta alcanzar los 137 m en la porción sureste de la Estación. La precipitación promedio anual en el área es de 3,961.8 mm, con una temperatura promedio anual de 25.8 °C y un rango diario de variación de temperatura entre 6-12 °C (Figura 3). Según la nomenclatura de Richards (1952) para los bosques lluvioso tropicales, la vegetación de la Selva es bosque húmedo tropical o bosque tropical lluvioso y de acuerdo con la clasificación de Zonas de Vida de Holdridge (1982) la vegetación de La Selva es Bosque Tropical Húmedo y Bosque Húmedo Premontano.



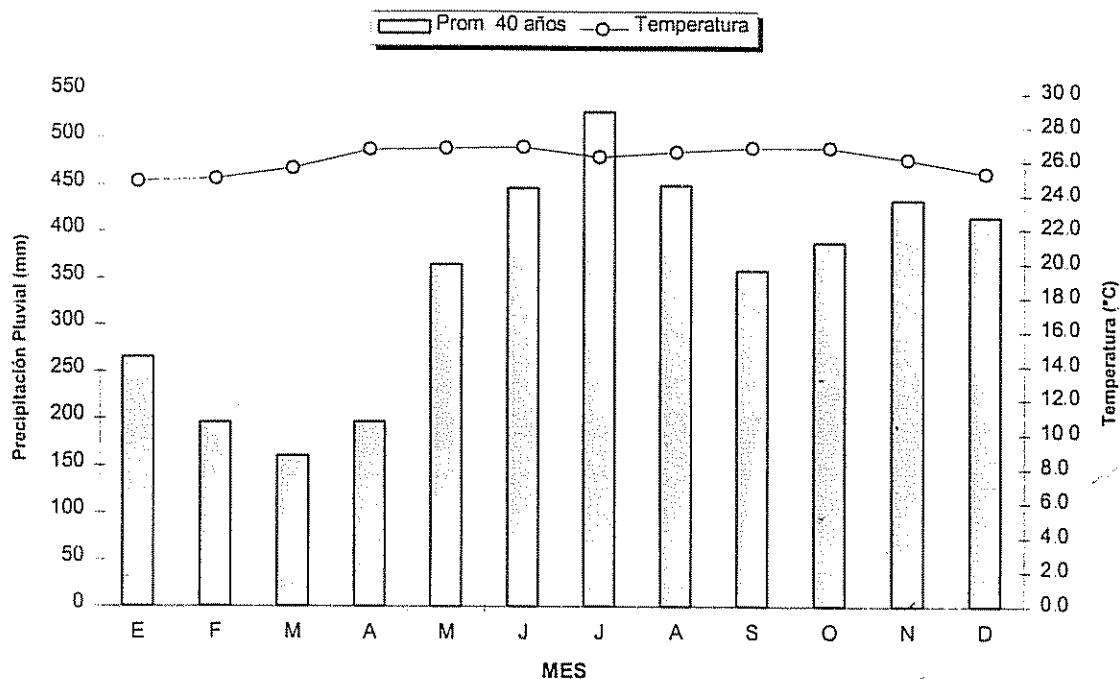
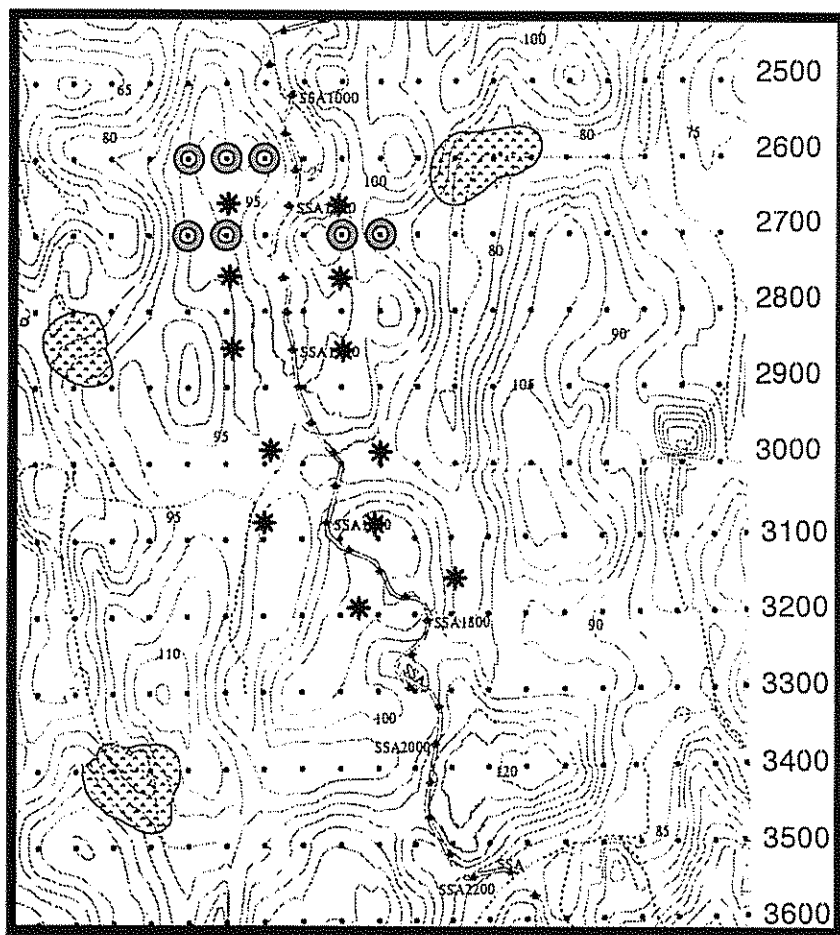
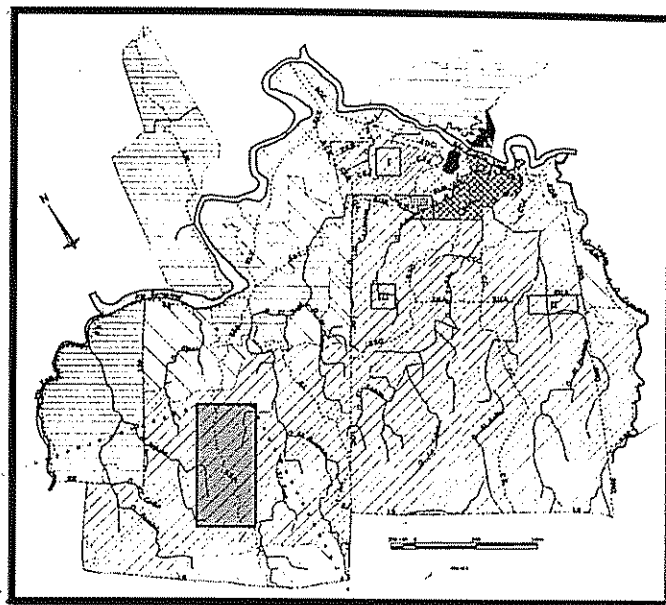
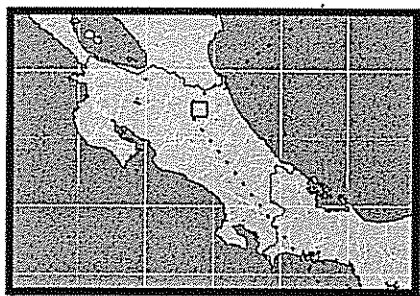


Figura 3. Climograma de la zona de estudio, elaborado con datos de la Estación Meteorológica La Selva. Promedios mensuales de los últimos 40 años para precipitación y de los últimos 6 años para temperatura.

El área dentro de La Selva donde se llevó a cabo este estudio corresponde al Anexo Sarapiquí, específicamente en el Sendero Sarapiquí (Figura 4). El anexo Sarapiquí ha sido el área con el historial más complicado con relación al uso de la tierra, debido a su dimensión y al constante cambio respecto a sus propietarios y las prioridades de uso de estos, estableciéndose cultivos de subsistencia, establecimiento de pastos y actividades de extracción selectiva de madera, en aproximadamente 140 ha. (Pierce 1992). Posteriormente en los ochenta se dieron las negociaciones para adquirir este anexo por parte de la OET, contando a la fecha con un período de protección de aproximadamente 17 años (McDade y Hartshorn 1994; Pierce 1992).

En La Selva, la topografía en general es irregular con excepción de las áreas cercanas a la confluencia de los ríos Sarapiquí y Puerto Viejo que son terrazas aluviales. Los suelos son Ultisoles y en el Anexo Sarapiquí pertenecen a la consociación "Matabuey" siendo suelos residuales, muy ácidos, ricos en materia orgánica y altamente solubles (Sanford *et al.* 1994; Sollins *et al.* 1994).



**Anexo Sarapiquí.  
Bosque primario  
intervenido**

**Simbología**

- ⊙ Ubicación de algunas parcelas de vegetación
- ★ Ubicación de algunas Estaciones
- Curvas de nivel cada 5 m

Modificado de McDade et al/ 1994

Figura 4. Área de estudio, Estación Biológica La Selva (OET).

## **Metodología**

El trabajo se dividió en tres componentes básicos de naturaleza comparativa entre sitios. Estos consistieron en:

1. Determinación de los niveles de *depredación* de semillas para las especies seleccionadas (Cuadro 1).
2. Determinación del nivel de *dispersión* y evaluación de sobrevivencia de semillas dispersadas.
3. Evaluación de sobrevivencia de plántulas (por causas de herbivoría).
4. Observación de mamíferos dispersores y depredadores de semillas en los dos sitios.

### *Depredación de semillas*

Para el presente estudio, el término depredación fue considerado como todo fruto o semilla que fue removido de donde se colocó o bien como la eliminación evidente del propágulo al observar restos de alguna parte del fruto o semilla (por ejemplo pericarpio de los frutos o semillas parcialmente mordidas y asumiendo que son incapaces de germinar posteriormente).

La recolección de semillas se hizo de la región de estudio con la colaboración de personal del Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales (PROSIBONA/CATIE) y el Centro Agrícola Cantonal de Sarapiquí (CACSA) Puerto Viejo. Las semillas de *C. guianensis* fueron obtenidas de la zona Sur del país (Costa Rica), debido a la baja producción en la zona de estudio.

### *Finca Tirimbina Rain Forest Center*

Del arreglo de bloques al azar establecido en la Tirimbina, se realizó una selección aleatoria para determinar las áreas donde se ubicaron los ensayos. Todas las parcelas fueron consideradas (no se discriminaron tratamientos) ya que si bien el bosque presenta una diferencia estructural dependiente del tratamiento, de forma general se puede apreciar un estrato arbóreo alto muy bien diferenciado (dosel) y para los objetivos del estudio esto fue

considerado como un criterio indispensable, las parcelas seleccionadas fueron 8 (Figura 4). Posteriormente en cada una de las parcelas seleccionadas inicialmente, se llevo a cabo otra selección aleatoria por subparcela (25 cuadrantes de 400 m<sup>2</sup> cada uno; 20 X 20 m.) en ésta selección fue donde finalmente se establecieron los ensayos (llamados también estaciones) de depredación (aproximadamente 70 subparcelas en las 8 parcelas).

En cada subparcela y con la finalidad de evaluar las tasas de sobrevivencia de semillas entre sitio por especie de árbol y los vertebrados que intervienen en esto, fueron establecidos dos tratamientos. El primero (estación de "Exclusión selectiva") consistió en colocar una jaula de exclusión semipermeable. La jaula contaba con la parte superior abierta, además tenía una luz de malla de 5 cm de diámetro permitiendo así el acceso de pequeños mamíferos (ratones). La finalidad principal fue excluir mamíferos de acuerdo al tamaño corporal y ver si roedores pequeños eran los responsables de la remoción de semillas dentro de la jaula vs. el piso del bosque sin protección. La jaula presentaba una estructura cilíndrica elaborada con malla de gallinero (cedazo) de 2 x 48 pulgadas, con un diámetro de 0.70 m y una altura de aproximadamente 1 metro, cuando fue posible debido a las condiciones del terreno y el suelo la malla fue enterrada (hasta 10 cm), sin embargo, cuando no se logró esto (dureza del suelo y presencia de raíces) la malla fue sujeta al suelo por medio de estacas de madera obtenidas del lugar, impidiendo de ésta forma que la malla fuera levantada por la fauna presente en el área. Así mismo la malla fue sujeta a tres varillas de 1.20 m enterradas al suelo (por aproximadamente 20 cm), y amarrada con alambre galvanizado tanto en la base de la varilla (cerca del suelo) como en la parte superior (Figura 5a).

En la gran mayoría de los casos las jaulas fueron ubicadas al centro de la subparcela siempre bajo dosel y en lugares planos o relativamente planos (cuando el terreno lo permitió), la superficie de suelo donde se colocaron las semillas fue ligeramente limpiado de la hojarasca presente al establecimiento de las semillas, al colocar las semillas éstas fueron presionadas suavemente contra el suelo para evitar deslizamientos por el agua de lluvia.

El segundo tratamiento consistió en la estación de "No exclusión". La cual se ubicó a un rumbo al azar seleccionado en el momento de estar en el campo, colocándola entre 5 y 10 metros alejada de la jaula. La distancia entre tratamientos se realizó con la finalidad de

obtener independencia estadística entre tratamientos asumiendo que no habría atracción de un grupo de semillas a otro con relación al animal que visitaría las mismas. Se siguió el mismo criterio para colocar las semillas que el realizado para las de la jaula. En la estación fueron colocadas varitas de madera obtenidas del lugar señalando el espacio donde estuvieron colocadas las semillas (Figura 5b). Metodologías similares con la implementación de ensayos de "Exclusión" y "No exclusión", han sido utilizadas en varias regiones de América (Panamá, Perú, Brasil, México) en los trabajos de Asquith *et al.* (1997), Terborgh y Wright (1994), Terborgh *et al.* (1993), Peres *et al.* (1997), Brewer y Rejmanek (1998), Hoch y Adler (1997), Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo (1998), entre otros.

Para todas las especies, con excepción de *Lecythis ampla* y *Carapa guianensis*, se establecieron grupos de 10 semillas por tratamiento ("Exclusión selectiva" y "No exclusión") y 15 repeticiones (llamadas estaciones, n=150 semillas por tratamiento). El número de semillas por tratamiento y las repeticiones para *L. ampla* y *C. guianensis* fue menor debido a su disponibilidad. Para *L. ampla* se establecieron grupos de 10 semillas con 9 estaciones (n=90 semillas por tratamiento), mientras que para *C. guianensis* fueron grupos de 8 semillas con 10 estaciones (n=80 semillas por tratamiento). En cada tratamiento y para cada estación se colocó una cinta que permitió ubicar con mayor rapidez la estación al interior del bosque.

#### *Estación Biológica La Selva*

En la Selva, se estableció el mismo número de ensayos para las siete especies consideradas en la investigación, así como cantidades iguales de semillas por tratamiento tal y como se colocaron para el bosque de la Tirimbina. El segmento del "Sendero Sarapiquí" considerado para la investigación fue de la numeración SSA 1,000 a la SSA 2,200 (suroeste de la Estación), por corresponder aproximadamente al área considerada como bosque primario intervenido (McDade y Hartshorn 1994; Guariguata y Dupuy 1997). Los ensayos fueron colocados tomando como referencia el sendero y hacia el interior del bosque a una distancia elegida al azar que no excedió los 100 metros y que no fue menor de 30 m al borde del mismo, tratando de evitar efectos de borde. También para colocar el ensayo se tomaron en consideración las marcas de numeración (señalización cada 50 m.) en el sendero (Figura 4).

Las marcas en el sendero fueron aleatorizadas al establecer cada una de las semillas de las especies disponibles durante el período del estudio.

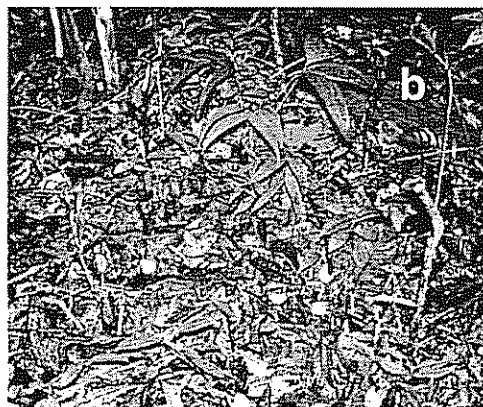


Figura 5. Ensayos de depredación "Exclusión selectiva" (a), "No exclusión" ( b) y dispersión (c).

La cercanía de las semillas al árbol padre no fue considerada en el estudio, ya que el objetivo principal fue evaluar el efecto de la depredación en general a nivel de sitio (Tirimbina vs. La Selva) en relación a la abundancia de fauna dispersora. Se asumió que el efecto de sitio sería mucho mayor que el efecto de distancia al árbol parental. En los dos sitios, la primera medición se realizó al día siguiente del establecimiento del ensayo, la segunda al octavo día, la tercera al día quince, la cuarta al día veintidós, la quinta a los veintiocho, la sexta a los treinta y seis días y la última a los cincuenta días. En cada medición se registró el número de semillas removidas o depredadas y se determinaron los porcentajes para cada repetición, así como un promedio total por medición.

Al porcentaje de frutos o semillas que permanecieron en la estación (sobrevivencia) se le aplicó una prueba de Mann-Whitney para comparar la sobrevivencia entre sitios para cada tratamiento al tiempo 22 (T22) días de establecido el ensayo. Se utilizó éste tiempo por ser el período de "vida media" de las semillas entre las mediciones, así como por las observaciones del comportamiento tan diverso en la sobrevivencia de semillas por especie, ya que al último tiempo de medición muchas especies presentaron valores de cero, respecto a la sobrevivencia.

#### *Determinación del nivel de dispersión y sobrevivencia de semillas*

##### *Finca Tirimbina Rain Forest Center*

En las mismas parcelas y subparcelas seleccionadas aleatoriamente en el bosque la Tirimbina para la evaluación de *depredación*, se estableció el ensayo para determinar la sobrevivencia de semillas dispersadas y evaluar si la abundancia o ausencia de mamíferos dispersores por sitio, tiene algún efecto sobre este proceso. El criterio seguido para colocar los grupos de semillas por estación fue el mismo que para la depredación, así como las cantidades y el número de repeticiones para cada una de las especies consideradas en el estudio.

En cada estación, se colocaron grupos de 10 semillas (8 para *L. ampla*) previamente "preparadas". Esto consistió en colocarles a cada una de ellas un hilo plástico de 0.45 mm de

grosor (cuerda para caña de pescar) con una longitud aproximada de 0.70 m (Forget 1990). *Dispersión* fue considerada como toda diáspora (fruto o semilla) que fue removida de la estación pero que posteriormente fue encontrada enterrada en el suelo dentro de un radio de 10 metros donde fueron colocadas las semillas.

Las semillas fueron perforadas en uno de sus extremos con un taladro pequeño y utilizando una broca que no excedió el grosor del hilo. El hilo permitió cerrar en la manera de lo posible el agujero hecho para tal fin. Forget (1993), menciona que este tipo de métodos aparentemente no afecta el comportamiento animal, la viabilidad de la semilla, su germinación o el establecimiento de la misma. Cada hilo fue pintado (pintura en aerosól) en el extremo posterior a la semilla (colores fluorescentes), lo que permitió su fácil localización en el campo. Para algunas semillas como en otros estudios (Forget 1990; Asquith *et al.* 1997), también fueron utilizadas pequeñas banderas en vez de pintura, sin embargo el proceso de colocación fue más lento. El área donde se colocaron las semillas fue ligeramente limpiado de hojarasca y las semillas colocadas perfectamente distribuidas en la estación (Figura 5c). Peres y Baider (1997) utilizaron un método similar para evaluar la dispersión de semillas de *Bertholletia excelsa* en la Amazonía, sólo que ellos no perforaron las semillas, si no que utilizaron un material epóxico (cemento) para colocar el hilo.

En éste experimento, todas las semillas que fueron removidas de la estación y que no se encontraron fueron consideradas como *depredadas* (al igual que los hilos encontrados sin semilla). El radio (10 metros) considerado de búsqueda fue establecido de acuerdo a otros estudios que han utilizado distancias menores o similares (Foster y Delay 1998). Toda semilla encontrada enterrada fue marcada con una estaca color blanco (plástica) para permitir su localización y posterior evaluación a través del tiempo (posible germinación y sobrevivencia). La primera medición se realizó al día siguiente del establecimiento del ensayo, la segunda al octavo día, la tercera al día quince, la cuarta al día veintidós, la quinta a los veintiocho, la sexta a los treinta y seis días y la última a los cincuenta días. Las evaluaciones se llevaron a cabo con el apoyo de una segunda persona con la finalidad de maximizar la probabilidad de localización de las semillas. Se cuantificaron las semillas depredadas y dispersadas, además de las post-dispersadas para cada especie siendo éstas las semillas que fueron desenterradas durante el muestreo. Con la información de semillas dispersadas y no



dispersadas por sitio se realizó una prueba de "x<sup>2</sup>" para evaluar si existía diferencia en el número de semillas dispersadas. El uso de los términos *dispersión* y *remoción post-dispersión* utilizados en el presente estudio son convencionales y no necesariamente indican el mecanismo que se presenta para cada especie en condiciones naturales, aunque para algunas especies si aplica.

### *Estación Biológica La Selva*

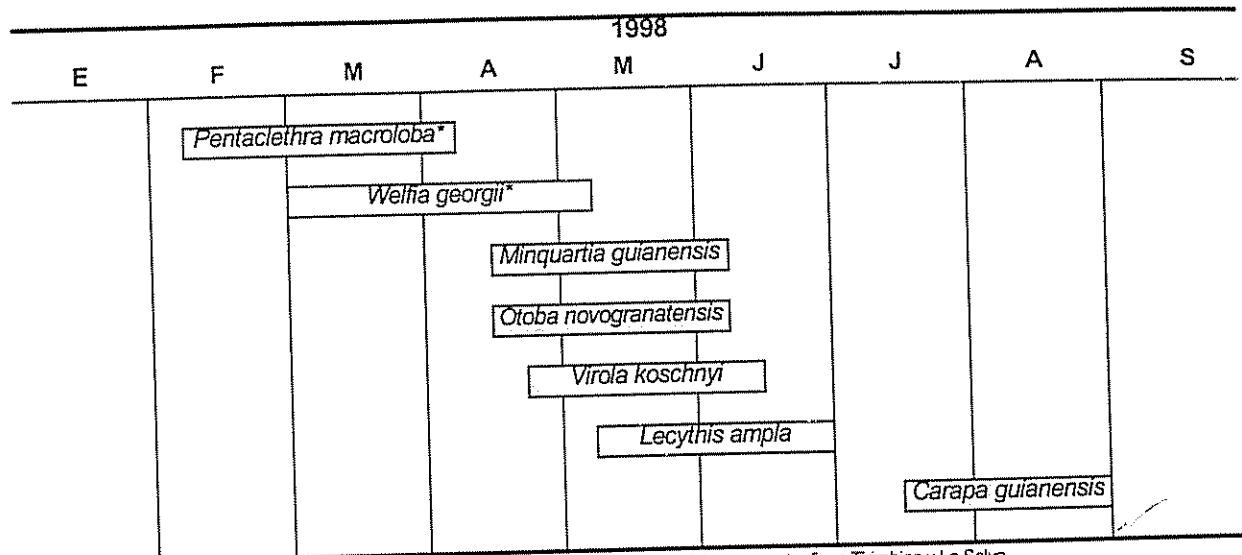
El establecimiento del ensayo de dispersión para La Selva, fue realizado bajo los mismos criterios considerados para el ensayo de depredación en cuanto a la selección de las estaciones y además cumpliendo con los mismos lineamientos observados para el establecimiento del este mismo ensayo en el bosque de la Tirimbina.

El conteo de semillas para ambos ensayos en muchas ocasiones se realizó primero en un sitio y al día siguiente en el otro, sin embargo, cuando el tiempo y las condiciones lo permitían las mediciones se realizaron el mismo día, siendo éstas durante las primeras horas en el día (0700 a.m. a 1200 p.m.).

### *Calendarización de establecimiento de ensayos*

A partir de febrero y hasta julio de 1998, se establecieron los ensayos para las especies arbóreas en estudio (Figura 6). El establecimiento de cada especie dependió de la disponibilidad de semillas en la zona. Los ensayos se realizaron una sola vez para cada especie (50 días de medición por especie).

Los frutos y/o semillas fueron revisadas minuciosamente con la finalidad de detectar en la manera de lo posible y por observaciones cualitativas de su morfología (color, forma, consistencia, etc.) aquellos que estuvieran en mal estado. Para todas las semillas por especie se contó con un excedente, asegurando el número requerido para los ensayos.



\* Para estas dos especies existe un desfazamiento de una semana en el establecimiento del ensayo entre finca Tirimbina y La Selva.

Figura 6. Calendario de establecimiento de ensayos para La Selva (OET) y finca Tirimbina. Sarapiquí, Costa Rica

### Evaluación de sobrevivencia de plántulas (herbivoría)

La evaluación de sobrevivencia de plántulas, se realizó solamente para aquellas semillas que lograron germinar antes de desaparecer de las estaciones y que pudieron producir y expandir al menos los dos primeros folíolos. La evaluación de la sobrevivencia y el daño de plántulas se realizó solo para *Pentaclethra macroloba*, debido a que de todas las especies fue la única que presentó las semillas con la mayor germinación. Otra especie que logró germinar durante el período de estudio fue *Carapa guianensis*, sin embargo ésta no fue evaluada ya que no se consideró como plántula debido a que al término del período de medición (T50) aun no emergían el primer par de hojas a pesar de que la plúmula ya alcanzaba en algunos casos los 20 cm.

Las semillas de *P. macroloba* germinadas en cada uno de los ensayos (*depredación*: "exclusión selectiva", "no exclusión" y *dispersión*), fueron registradas durante cada medición (1, 8, 15 días, etc.) pero sólo fue hasta el día 22 (T22) de haber sido colocadas todas las semillas, que fueron consideradas como plántulas, al contar ya con las dos primeras hojas (Flores 1994a). Las mediciones iniciaron a finales de febrero y terminaron la tercera semana de agosto (1998).

En cada plántula sobreviviente se observó la presencia de daños por defoliación total de la plántula, remoción de la misma o herbivoría por mamíferos parcial o total. Adicionalmente se midió la altura total de la plántula en cada medición. También se observó la presencia de daños por caída de ramas.

### *Observaciones de mamíferos dispersores y depredadores de semillas*

Un mamífero dispersor de semillas fue considerado como aquel individuo que remueve una semilla hacia otro lugar y que además presenta el comportamiento de esconderla o enterrarla sin ocasionarle daño alguno, favoreciendo probablemente a la semilla al colocarla en un medio con mejores características para su sobrevivencia. Por otro lado un mamífero depredador es aquel que come y mata una semilla (Janzen 1970).

Tanto en la Tirimbina como en La Selva, se llevaron a cabo mensualmente recorridos a través de transectos dentro del bosque, de entre 1,200 y 1,300 metros de longitud con la finalidad de realizar observaciones de mamíferos dispersores o depredadores en el área. Dependiendo del sitio, los transectos fueron segmentados (300 metros) pero siempre recorriendo la longitud mencionada anteriormente. El ancho del transecto considerado fue de 15 metros. Durante las mediciones de los ensayos (conteo de semillas) también se hicieron anotaciones con relación a la presencia de fauna en el área general (es decir fuera de los transectos).

Los mamíferos a los que estuvieron focalizadas las observaciones de individuos fue para roedores medianos y grandes como *Agouti paca* (Tepezcuintle) y *Dasyprocta punctata* (Guatusa), así como algunos roedores pequeños, además de mamíferos grandes depredadores de semillas como es el caso de los saínos (*Tayassu tajacu*), así como de monos (por ejemplo *Cebus* sp.) que llegan a ser depredadores o dispersores de semillas (Flores 1994b). En cada transecto o recorrido realizado en el interior del bosque para los dos sitios, se contaban los individuos observados.

Los caminos de acceso del área no fueron utilizados para las observaciones de fauna, debido a que estos pueden estar siendo utilizados por cazadores locales. En cada transecto se caminó silenciosamente y muy despacio, además se realizaron paradas aproximadamente cada 50 metros, permaneciendo un minuto quieto con la finalidad de favorecer las observaciones (Bennett y Dahaban 1995). Adicionalmente, la información de parte de los pobladores del área relacionada a la abundancia de fauna en el sitio fueron tomados en cuenta. De Febrero a Agosto de 1998, se llevaron a cabo un total de 7 censos de observación de fauna (uno mensual) para cada sitio (La Selva y la Tirimbina). La distancia recorrida en caminatas por el bosque, fue para La Selva de 8.4 km y cubriendo una superficie aproximada de 40.8 ha. (número de transecto por longitud y ancho). Para la Tirimbina se recorrió un total de 9.1 km (cubriendo una superficie de 48.1 ha. aproximadamente).

Incluyendo censos y recorridos, en La Selva se caminó aproximadamente 40.8 km en línea recta, cubriendo una superficie de aproximadamente 61.2 hectáreas, a través de 34 visitas al lugar. Por otro lado en la Tirimbina, la superficie cubierta correspondió aproximadamente a 72.1 hectáreas o 48.1 km recorridos en línea recta, para un total de 37 visitas al área.

#### *Muestreo de vegetación: Estación Biológica La Selva*

En el bosque primario intervenido de la EBL, se realizó un muestreo de vegetación con la finalidad de determinar la estructura y composición del arbolado mayor o igual a 10 cm. de DAP. El objetivo fue hacer una comparación de este tipo de información con la que ya se cuenta sobre la vegetación para el bosque de la finca Tirimbina (ya cuantificada por la Unidad de Manejo de Bosque Naturales/CATIE) y además ver las similitudes entre éstos con relación a su estructura.

Fueron establecidas 76 parcelas circulares de 6.5 m de radio (132.73 m<sup>2</sup>), utilizando para esto la red de tubos existentes en la Estación cada 50 y 100 m con dirección este-oeste y norte-sur respectivamente, el área total muestreada fue de una hectárea. El muestreo inició de la línea de tubos (red) 2,600 (correspondiendo aproximadamente a la estación SSA 1,100) a la línea 3,400 (SSA 2,050) y de la -600 a la -1,350 (Figura 4).

Posteriormente a localizar el tubo, se estableció cada parcela y en ella se midieron las siguientes variables: Número de árboles  $\geq$  a 10 cm de DAP, determinando si el individuo era de la especie en estudio, la especie y el diámetro a la altura de pecho (DAP).

#### *Ensayo de preferencia de semillas y/o frutos*

Para *Heteromys desmarestianus* (rata espinosa), se llevó a cabo un pequeño ensayo de preferencia de frutos y/o semillas. En éste se ofreció a 7 ratones en cautiverio (obtenidos de un estudio paralelo en el área durante la presente investigación) semillas y/o frutos de las siguientes especies: *Pentaclethra macroloba*, *Minquartia guianensis*, *Otoba novogranatensis*, *Carapa guianensis*, *Virola koschnyi* y *Welfia georgii*, con la finalidad de observar sus preferencias alimenticias con relación a estos frutos y semillas. Sólo fue utilizado *Heteromys* debido que ésta especie es considerada básicamente como depredadora de semillas para muchos bosques en los trópicos. *Lecythis ampla* no fue utilizado debido a que no estuvo disponible, al tiempo de los ensayos.

Las semillas no fueron ofrecidas simultáneamente para todas las especies a los siete ratones a la vez, debido a la disponibilidad diferencial de frutos. Cuando el ratón fue puesto en la jaula con las semillas se observó si comió o no comió lo ofrecido. En algunas ocasiones se acompañó al ratón observándolo todo el tiempo, en otros casos la observación se hizo al inicio y varias horas después de introducir el ratón a la jaula, con la finalidad de no intimidarlos. Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero (1993) realizaron un estudio similar con la misma especie de roedor para evaluar si las semillas recogidas naturalmente por éste, eran energéticamente más valiosas que los frutos y semillas de otras especies que nos son recogidas en el campo. Por su parte, Hartshorn (1972) llevó también a cabo un pequeño ensayo ofreciendo semillas de *P. macroloba* a *H. desmarestianus* y encontró que la toxicidad de las semillas mató a los roedores. Vandermeer (1979) realizó un estudio donde evaluó el comportamiento en cautiverio de roedores sobre la acumulación y consumo de frutos de *Welfia georgii* y encontró que *H. desmarestianus* es un gran depredador de semillas.

## 6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Estructura de la vegetación en los sitios de estudio

En el Cuadro 2 se presentan los resultados obtenidos de la densidad de individuos por hectárea en los dos sitios, tanto para individuos  $\geq 10$  cm de DAP como para  $\geq 20$  cm de DAP de las especies estudiadas. Los valores para la Tirimbina corresponden a una estimación de las densidades encontradas en tres hectáreas del tratamiento testigo (bosque sólo aprovechamiento) en el bosque primario intervenido, mientras que para La Selva corresponden al muestreo de una hectárea.

Cuadro 2. Densidades por hectárea para las especies en estudio. Sarapiquí, Costa Rica.

ESPECIE	FAMILIA	DENS. (Ind./ha) $\geq 10$ cm DAP		ENS. (Ind./ha) $\geq 20$ cmDAP	
		TIRIMBINA*	LA SELVA	TIRIMBINA*	LA SELVA
<i>Welfia georgii</i> H Wendl ex Burret	ARECACEAE	22.70	48.00	0.70	7.00
<i>Pentaclethra macroloba</i> (Willd.) Kuntze	FABACEAE/MIMOSOIDEAE	71.00	69.00	54.70	47.00
<i>Lecythis ampa</i> Miers	LECYTHIDACEAE	0.30	1.00	0.30	-
<i>Carapa guianensis</i> Aubl	MELIACEAE	4.00	8.00	1.00	4.00
<i>Otoba novogranatensis</i> Moldenke	MYRISTICACEAE	0.70	0.00	0.30	-
<i>Virola koschnyi</i> Warb.	MYRISTICACEAE	2.30	4.00	1.30	1.00
<i>Minquartia guianensis</i> Aubl.	OLACACEAE	10.30	14.00	5.30	10.00

\* Información de PROSIBONA/CATIE

*Pentaclethra macroloba* y *Welfia georgii* presentan las densidades más altas para los dos sitios, con relación a los individuos  $\geq 10$  cm de DAP, seguidos por *Minquartia guianensis* y *Carapa guianensis*. Sin embargo, el número de individuos varía entre sitio por ejemplo, *W. georgii* es más abundante en la La Selva que en la Tirimbina, ocurriendo exactamente lo mismo para las otras dos especies mencionadas anteriormente. *Lecythis ampa*, *Otoba novogranatensis* y *Virola koschnyi* presentan densidades más bajas para la Tirimbina. Respecto a los individuos  $\geq 20$  cm de DAP, se observa un patrón de densidad similar al tamaño diamétrico considerado anteriormente, sólo que algunas especies no estuvieron registradas en La Selva a partir de este diámetro.

Si analizamos la estructura diamétrica en los dos sitios, podemos observar que son muy similares entre sí, pese a que algunas clases diamétricas tiene un número mayor de individuos para uno u otro sitio (Figura 7).

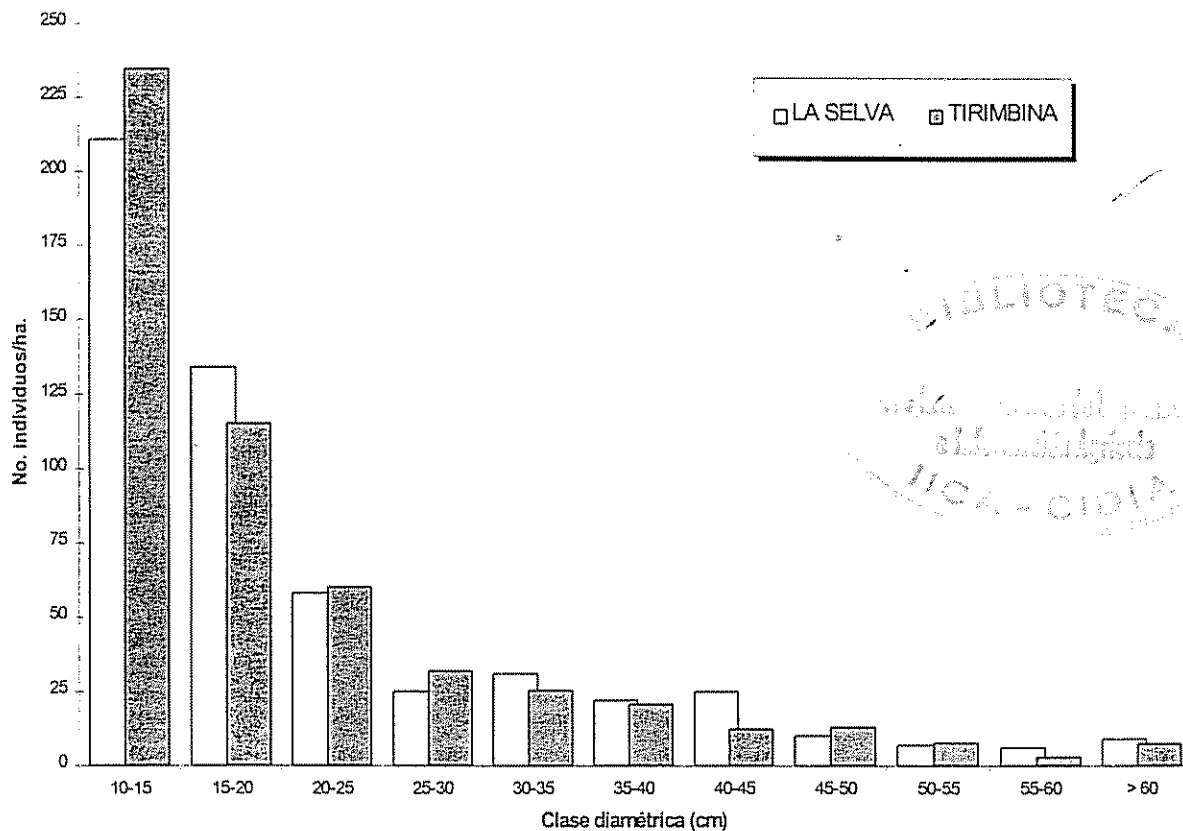


Figura 7. Estructura diamétrica de todos los individuos  $\geq 10$  cm. DAP del Bosque Primario Intervenido de las áreas de estudio (se incluyen las especies bajo estudio). Sarapiquí, Costa Rica.

La prueba estadística de Mann-Whitney realizada para determinar si existían diferencias en el número de individuos por clase diamétrica de los dos sitios, arrojó que las distribuciones son similares ( $P > 0.05$ ). Determinando de ésta forma que ambos sitios son comparables con relación a las estructura diamétrica de la vegetación arbórea.

## **Censos y recorridos de observación para mamíferos dispersores y depredadores de semillas**

Los resultados de las observaciones de fauna por sitio, considera tanto los censos mensuales como los recorridos realizados durante la cuantificación de los ensayos de semillas, debido a que durante éstos también se pudieron observar una gran cantidad de animales en el bosque. La justificación en la utilización de los recorridos de medición de los ensayos para mostrar el número de animales observados en el bosque es debida a que dichos recorridos fueron realizados por caminatas dentro del mismo.

El Cuadro 3 presenta los elementos faunísticos a los que estuvo dirigido el censo de observación y además a todos los animales que fueron vistos de manera directa. De acuerdo al total de recorridos, para el bosque de la Tirimbina la presencia de fauna (principalmente mamíferos) fue muy baja. Los únicos ejemplares observados en éste sitio fueron monos (*Allouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, *Cebus capuchinus*), que tienen ámbitos y rangos hogareños muy grandes debido a su alta motilidad, ya que pueden desplazarse por el arbolado. También algunos ratones (*H. desmarestianus*) observados por capturas de un estudio paralelo en el área (Navarrete 1998) y algunas aves grandes (*Nothocercus bonaparti*, *Ramphastos sulfuratus* y *Penelope purpurascens*). Mientras tanto, para el bosque de La Selva los resultados fueron distintos, ya que se pudo observar una gran variedad y diversidad de elementos faunísticos como lo son: Monos (*A. palliata*, *A. geoffroyi*, *C. capuchinus*, en mayor cantidad respecto a la Tirimbina), *Felis concolor*, *Dasyprocta punctata*, *Tamandua mexicana*, *Tayassu tajacu*, *Sciurus variegatoides*, aves grandes (*N. bonaparti*, *R. sulfuratus*, *Ara ambigua*, *Crax rubra*, *Campephilus guatemalensis*, *P. purpurascens*, entre otras) y serpientes (*Lachesis muta*). Las observaciones de aves no fueron sistemáticas, por no ser las de mayor interés en el estudio y sólo se anotaron las más evidentes (aves grandes).

Es muy claro que La Selva mantiene una gran variedad de fauna comparado con la Tirimbina, condición debida principalmente a la protección del área, además de la existencia del corredor boscoso que permite una comunicación entre la Estación Biológica La Selva y la zona montañosa hacia el Parque Nacional Braulio Carrillo. Característica que le permite a ésta, contar con una serie de elementos faunísticos de gran ámbito hogareño que no tiene



dificultad en cruzar de las partes altas a las bajas (G. Hernández com. per.). Esto se pudo constatar por el encuentro con un par de pumas (*Felis concolor*) del que fui protagonista. La presencia de estos grandes felinos, es un indicador de la existencia de los distintos niveles tróficos en la fauna para este sitio. Por el contrario, la Tirimbina que es un parche de bosque rodeado de fragmentos de distintos usos de suelo, además de estar sometido a fuertes presiones de cacería, las observaciones de ciertos grupos de animales fue nula.

Ningún individuo de *Agouti paca* (Tepezcuintle) fue observado en los recorridos para los dos sitios, ya que como se sabe es un animal nocturno y durante el desarrollo del estudio no se realizó ningún recorrido durante la noche. Es importante mencionar, sin embargo que se pudieron observar e identificar huellas de ésta especie en el interior del bosque, muy cerca de quebradas y lugares anegados (barrales) para La Selva. Sin embargo para el bosque de la Tirimbina, nunca se observó alguna huella de este animal.

Resultados como los encontrados en este estudio, concuerdan con los estudios de Redford (1992), Frumhoff (1995) y Hill *et al.* (1996). Ellos mencionan que la fragmentación del bosque y la cacería disminuyen la abundancia de fauna, originando consecuencias serias para la permanencia de la vegetación en un sitio y de su diversidad biológica en general. Por su parte Dirzo y Miranda (1991), mencionan que la diferencia en la abundancia de fauna para sitios de bosque similar y que han estado sometidos a presiones por fragmentación del bosque y al efecto de la cacería, trae como consecuencia una situación anormal sobre la estructura y diversidad de la vegetación en el sotobosque. Asquith *et al.* (1997) por su parte encontraron que la diferencia en la abundancia de mamíferos en islas de distintos tamaños afectan la dinámica de reclutamiento de especies vegetales.

Cuadro 3. Animales observados durante los censos y recorridos en los sitios de estudio. Sarapiquí, Costa Rica.

Especie	Nombre común	Familia	La Selva (OET)		La Tirimbina	
			No. indiv.	Cen/Recorr.	No. indiv.	Cen/Recorr.
<i>Agouti paca</i>	Tepezcuintle	Agoutidae	(-)	34	(-)	37
<i>Alouatta palliata</i>	Mono congo	Cebidae	8	34	4	37
<i>Ateles geoffroyi</i>	Mono araña	Cebidae	15	34	2	37
<i>Cebus capuchinus</i>	Mono capuchino	Cebidae	7	34	7	37
<i>Dasyprocta punctata</i>	Agouti	Dasyproctidae	2	34	(-)	37
<i>Felis concolor</i>	Puma	Felidae	2	34	(-)	37
<i>Tamandua mexicana</i>	Oso hormiguero	Myrmecophagidae	2	34	(-)	37
<i>Tayassu tajacu</i>	Saino	Tayassuidae	4	34	(-)	37
<i>Lachesis muta stenophrys</i>	Matabuey o Cascabel muda	Viperidae	2	34	(-)	37
<i>Sciurus variegatoides</i>	Ardilla	Sciuridae	2	34	1	37

(-) No observados.

## Ensayo de preferencia de semillas para *Heteromys desmarestianus*

De todas las semillas y frutos ofrecidos, las semillas de *Pentaclethra macroloba* no fueron consumidas por los tres (de siete) ratones en cautiverio a los que se les ofreció ésta especie. Esto tal vez debido a que los ratones distinguen entre semillas con sustancias que les son tóxicas de aquellas que no lo son. El resultado coincide con lo encontrado en otros estudios donde se menciona que las semillas de "gavilán" son tóxicas para este grupo de roedores (Hartshorn 1972; Janzen *et al.* 1983).

En el Cuadro 4 se puede observar las especies ofrecidas a los ratones y aquellas que fueron o no comidas por ellos, siendo la mayoría de semillas duras. Como ya se mencionó, *Lecythis ampa* no pudo ser utilizada para el ensayo, debido a que no se confó con semillas durante los periodos en los cuales se tuvieron los ratones.

Cuadro 4. Preferencia de frutos y semillas para *Heteromys desmarestianus*. Ensayo realizado con individuos en jaula.

ESPECIE	FAMILIA	COMIO	NO COMIO
<i>Welfia georgii</i> H.Wendl. ex Burret	ARECACEAE	X	
<i>Pentaclethra macroloba</i> (Willd.) Kuntze	FABACEAE/MIMOSOIDEAE.		X
<i>Lecythis ampa</i> Miers	LECYTHIDACEAE	ND	ND
<i>Otoba novogranatensis</i> Moldenke	MYRISTICACEAE	X	
<i>Virola koschnyi</i> Warb.	MYRISTICACEAE	X	
<i>Minquartia guianensis</i> Aubl.	OLACACEAE	X	

ND = semillas no disponibles al momento de realizar los experimentos.

Harrington *et al.* (1997), en un ensayo similar encontró que pequeños roedores prefieren los frutos más apetecibles y con semillas duras, quitando los pericarpios carnosos para llegar a éstas y observó que por lo menos seis de la especies en estudio todas con semillas duras, atraían a este tipo de roedor pequeño (*Uromys caudimaculatus*).

Los cuatro ratones restantes fueron puestos en las jaulas, solamente con semillas de *Carapa guianensis* que no aparece en el Cuadro 4 ya que que ésta especie no fue consumida por los roedores en cautiverio, a pesar de haber observado semillas en el campo mordidas por pequeños ratones (tratamiento de "Exclusión selectiva" en la Tirimbina). La razón de no

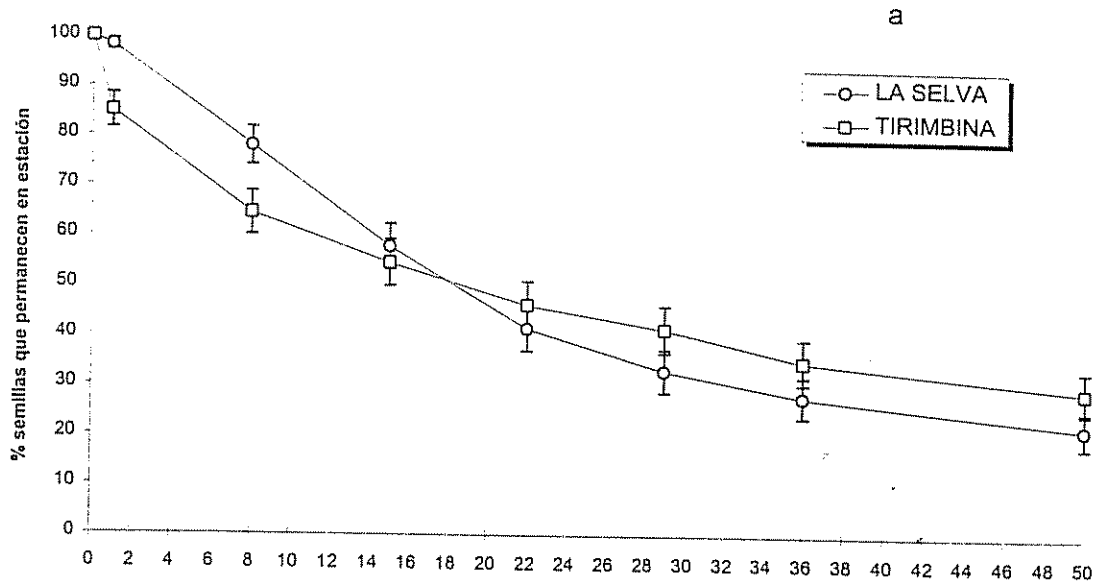
consumir las semillas de *Carapa* en cautiverio, puede ser atribuida al estrés presentado por los ratones durante el tiempo que permanecieron en la jaula. Pues éstos pasaron la mayor parte del tiempo queriendo escapar de la jaula sin poner atención en disfrutar la semilla. Esta observación puede estar respaldada, por el hecho de que los tres primeros ratones fueron utilizados durante la noche, siendo durante éste tiempo su período de mayor actividad en el bosque.

### ***Depredación o remoción de frutos y semillas***

Con la finalidad de observar la tendencia general de la depredación por sitio, los resultados de todas las especies y para cada tratamiento fueron considerados en conjunto como si hubiera sido una sola especie (Figura 8). El porcentaje de sobrevivencia de semillas para el tratamiento de "Exclusión selectiva" al último día de medición (T50) en la Selva fue de 21.8 %, mientras que para la Tirimbina fue de 29.2 %, no presentando diferencias significativas ( $P > 0.05$ ). La tendencia observada sugiere que en general para los dos sitios, existen depredadores de semillas de tamaños pequeños que están entrando a las jaulas o bien que algunos animales con la capacidad de trepar la malla (ej. ardillas) están favoreciendo ésta tendencia. Para el tratamiento de "No exclusión" la sobrevivencia de semillas fue de 6.2 % y 17.7 % para La Selva y Tirimbina, respectivamente encontrándose diferencias significativas ( $P < 0.05$ ). En general, la sobrevivencia de semillas nuevamente es más alta para el bosque de la Tirimbina que para el de La Selva, lo que puede ser debido a diferencias de algunos grupos de animales vertebrados por sitio y a mayor abundancia de fauna en La Selva.

Entre los tiempos T15 y T8 para los tratamientos de "Exclusión selectiva" y "No exclusión", respectivamente, la curva de sobrevivencia para La Selva cruza la curva de la Tirimbina observándose un aumento en la depredación de semillas. Indicando muy probablemente que las semillas colocadas en el estudio fueron descubiertas por más vertebrado en este sitio o bien que la abundancia de éstos es mayor para La Selva.

"EXCLUSIÓN SELECTIVA"



"NO EXCLUSIÓN"

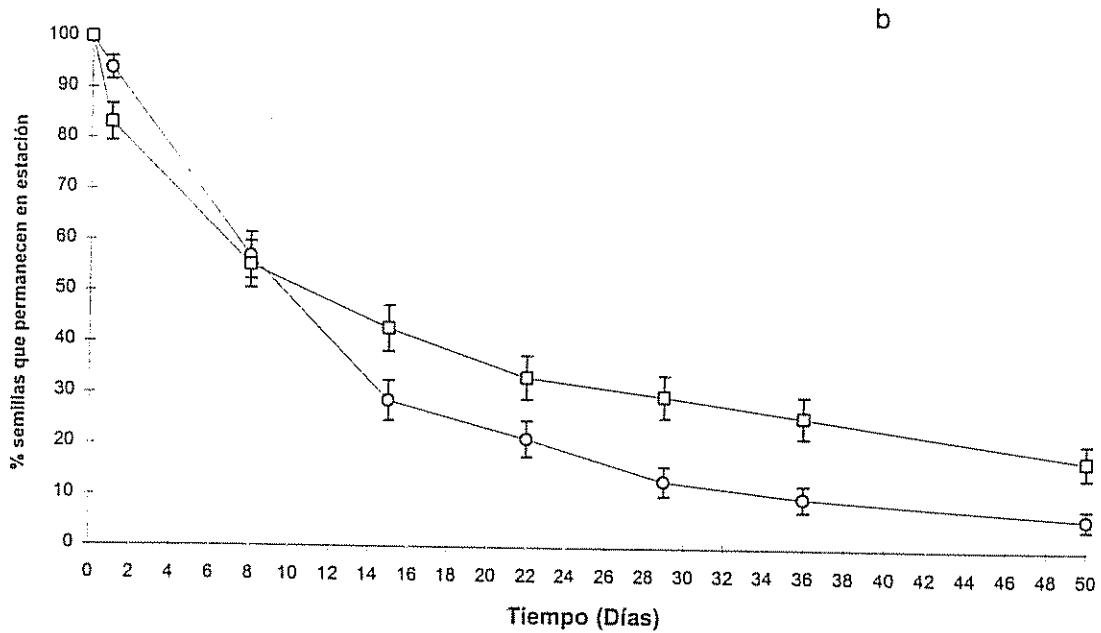


Figura 8. Tendencia de la depredación de semillas incluidas todas las especies. Tratamientos de "Exclusión selectiva" y "No exclusión". Promedios por tiempo de medición ( $\pm$  Error estándar). N=920 semillas.

Para el análisis a los 22 días (T22), no existieron diferencias significativas en sobrevivencia para el tratamiento de "Exclusión selectiva" ( $P > 0.05$ ) entre sitio (Figura 8a). Mientras que para el tratamiento de "No exclusión" (Figura 8b) si existieron diferencias ( $P < 0.05$ ), manteniéndose este patrón hasta el último tiempo de medición (T50). De nuevo esto sugiere que probablemente la abundancia de vertebrados depredadores (por un efecto de la protección del sitio) tiene un peso mayor para el bosque de La Selva que para la finca Tirimbina.

A continuación se analiza el efecto sobre la sobrevivencia de semillas entre sitios a nivel de especie.

#### *Pentaclethra macroloba*

La sobrevivencia de semillas al final del ensayo (T50) para el tratamiento de "Exclusión selectiva" fue de 63.3 % y 96.6 % (de 150 semillas por sitio) para la Selva y Tirimbina respectivamente (Figura 9). Prácticamente en la finca Tirimbina no existió depredación de semillas de *P. macroloba*, mientras que en La Selva ocurrió lo contrario. Durante el muestreo tanto las semillas establecidas en La Selva como en la Tirimbina presentaron infestación de una polilla (Sesiidae) que se alimenta de los cotiledones pero que en ningún momento afectó la germinación de las mismas. Flores (1994a), también menciona que la acción de esta polilla no afecta la germinación de "gavilán". Las semillas también presentaron mordeduras en los cotiledones posiblemente por ratones y muchos de los cotiledones fueron observados con agujeros producidos por algún insecto (polillas y hormigas). Igualmente las radículas de algunas semillas germinadas fueron comidas.

En el análisis al día 22 (T22) se presentaron diferencias significativas entre la sobrevivencia de semillas por sitio ( $P < 0.05$ ), siendo más alta en la Tirimbina. El hecho de que "gavilán" no sea depredado en la Tirimbina dentro de las jaulas, indica que animales de cuerpo pequeño como roedores no están entrando a comer estas semillas. Hartshorn (1972), Janzen *et al.* (1983) y Flores (1994a), mencionan que ésta especie es tóxica ya que las semillas contienen alcaloides y un aminoácido libre que le confiere ésta característica, en especial para los

roedores heterómidos muy comunes en los bosques de la zona. Contrariamente en La Selva, la sobrevivencia de semillas fue menor pudiendo inferir que existen otros animales

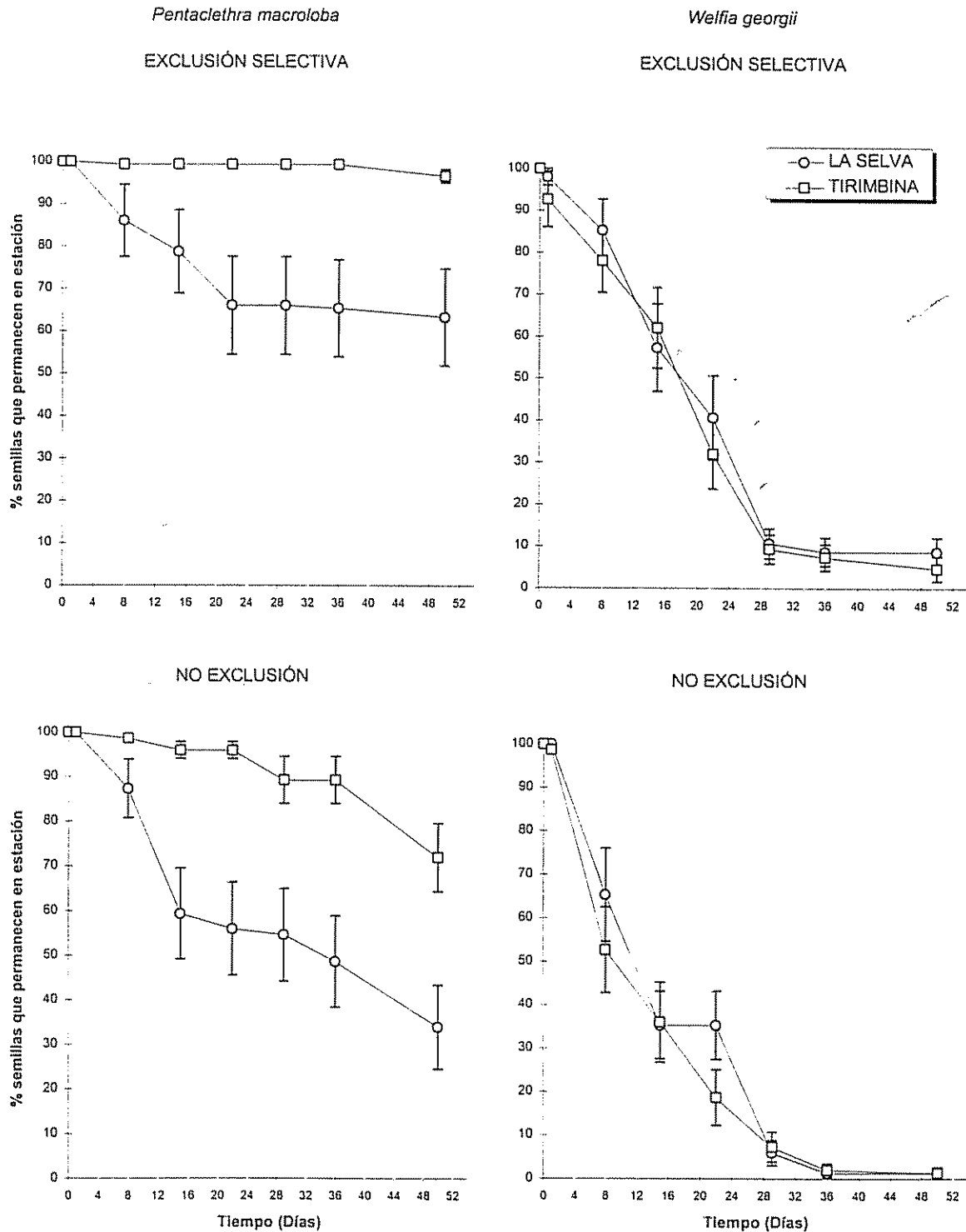


Figura 9. Depredación de semillas de *Pentaclethra macroleoba* y *Welfia georgii*. Tratamientos de "Exclusión selectiva" y "No exclusión. Promedios por medición ( $\pm$  Error estándar). N=15 estaciones.

(no *Heteromys*) que están depredando las semillas. Hartshorn (1972) encontró que algunos animales pueden comer cantidades pequeñas de éstas semillas sin ocasionarles problemas. Durante el muestreo encontré ardillas (*Sciurus variegatoides*) por encima de las jaulas en árboles o arbustos alrededor de la misma, tal vez buscando semillas; ésta especie de ardilla es muy común en la zona.

La sobrevivencia de semillas en el tratamiento de "No exclusión" muestran una tendencia similar a lo observado para la "Exclusión selectiva". El porcentaje de sobrevivencia a T50 para La Selva fue de 34 % y para la Tirimbina de 72 % (Figura 9), la diferencia a este tiempo con respecto a los porcentajes obtenidos de la "Exclusión selectiva" son más bajos. Esto puede ser debido a que una significativa proporción de las semillas que permanecieron hasta la última medición experimentaron una descomposición bastante alta, al estar sometidas a procesos de sequía y al ataque de insectos, pudiendo resultar en una subestimación de las semillas realmente depredadas al momento de la cuantificación en ese período de medición. Es probable aún con ésta observación que para la Tirimbina en este tratamiento, algún animal está removiendo una pequeña cantidad de semillas. Analizando las distribuciones para el tratamiento a T22, se observó que existe una diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) entre sitios para la sobrevivencia de semillas.

Hartshorn (1972) en un ensayo de depredación realizado en La Selva encontró que loros, ardillas e insectos destruyen semillas de "gavilán", estimando además una tasa de remoción de semillas de 47 % ( $n=200$  semillas en el suelo) para un período de dos semanas, porcentaje similar a lo encontrado en este estudio. La remoción de las semillas en el trabajo de Hartshorn (1972), no necesariamente significó que las semillas hubieran sido comidas, tal vez debido a su toxicidad. Adicionalmente, Hartshorn llevo a cabo un pequeño ensayo ofreciendo semillas de *P. macroloba* a 3 ratones (*H. desmarestianus*) vs. otros 3 ratones (testigo) a los cuales solo les dió agua; en el caso de los ratones que comieron semillas éstos murieron a las 36 horas. Reid (1997), menciona que *P. macroloba* es parte de la dieta de *H. desmarestianus* para los bosques de Costa Rica, sin embargo de acuerdo a Hartshorn y los resultados obtenidos en el presente estudio para el bosque de la finca Tirimbina (Sarapiquí, Costa Rica), "gavilán" no forma parte de la dieta de éste tipo de roedor. Esto fue ratificado con el ensayo donde se les ofreció a varios ratones en cautiverio de la Tirimbina semillas de



"gavilán" y éstas no fueron ingeridas por ellos. Con base en estas consideraciones es muy probable que en la Tirimbina lo que más abunda son los roedores *Heteromys desmarestianus*. Esta aseveración también puede estar soportada por el hecho de que la gran mayoría de los depredadores de roedores como puede ser el caso de víboras, es reducida en éste sitio (obs. per.).

### *Welfia georgii*

La sobrevivencia de semillas a T50 en el tratamiento de "Exclusión selectiva" fue de 8.6 % para la Selva y de 4.6 % para la Tirimbina. Para el tratamiento de "No exclusión" en el mismo período fue de 1.3 % para ambos sitios (Figura 9). Las curvas de sobrevivencia de semillas para los dos tratamientos son muy semejantes, salvo algunas fluctuaciones en el caso de La Selva. Ésta tendencia demuestra la preferencia que tienen los frutos de ésta especie del sotobosque de parte de varios grupos de vertebrados. La depredación de semillas en "Exclusión selectiva", demuestra que roedores pequeños están consumiendo estos frutos aunque la depredación es menos abrupta en "No exclusión" (Figura 9), donde las tasas de depredación son más rápidas al caer casi a 35 % de sobrevivencia sólo a T15.

En el análisis para la sobrevivencia de semillas a T22 la prueba de Mann-Whitney mostró que no existen diferencias significativas entre sitios para los tratamientos de "Exclusión selectiva" y "No exclusión" ( $P > 0.05$ ). Vandermeer (1979) y Schupp y Frost (1989) encontraron que *Heteromys desmarestianus* es un gran depredador de semillas de *Welfia georgii* y que la depredación es dependiente de la disponibilidad de semillas y el tipo de hábitat. En este estudio de acuerdo a los resultados obtenidos se confirma que este roedor es depredador de semillas de ésta palma. Sin embargo, aún bajo el dosel del bosque la depredación es muy alta, contrariamente a lo que Shupp y Frost (1989) encontraron en condiciones similares también para La Selva. Muy probablemente la depredación fuera de las jaulas (no exclusión) se vea favorecida por otro tipo de animal (tal vez, ardillas, aves) ya que la desaparición de semillas es muy alta o tal vez debido a que es más fácil encontrar estas semillas fuera de las jaulas. Reid (1997) menciona que las semillas de *Welfia georgii* en los bosques de Costa Rica son un componente de la dieta de *Heteromys*. Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo (1998), encontraron para un bosque en México, que pequeños roedores también son responsables

de la desaparición de semillas de varias especies tropicales, siendo incluso la remoción más alta bajo dosel que en claros.

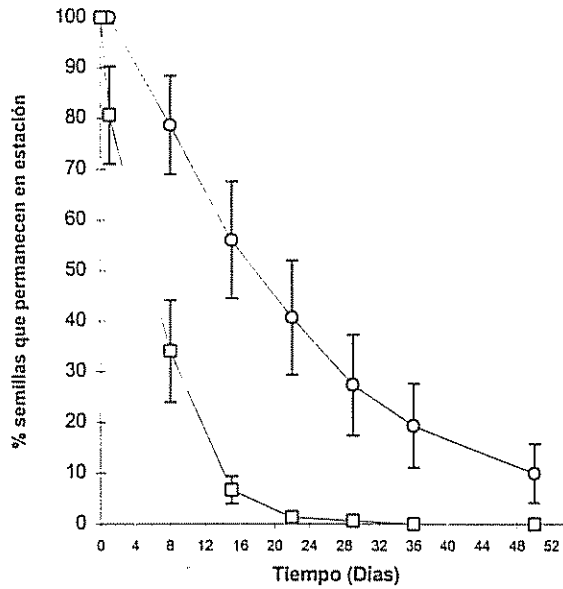
### *Minuartia guianensis*

La sobrevivencia de semillas en La Selva para el tratamiento de "Exclusión selectiva", mostró una disminución gradual hasta el final de la medición, llegando hasta 10 % (T50). Para el bosque de la Tirimbina a T29 fue ya de 0.6 %, presentando una depredación casi total (99.3 %). Para el tratamiento de "No exclusión" en La Selva la sobrevivencia fue de 0 % a partir de T29, sin embargo para el mismo período en la Tirimbina la sobrevivencia fue de 11.3 % y llegando a 0 % en T50 (Figura 10). En el análisis para evaluar la sobrevivencia a T22 se encontró que para "Exclusión selectiva" existen diferencias significativas entre la Tirimbina y La Selva ( $P < 0.05$ ) habiendo más depredación de semillas en el bosque la Tirimbina. Respecto al análisis para el tratamiento de "No exclusión" no existieron diferencias significativas a T22 ( $P > 0.05$ ).

La depredación de semillas fue mucho más rápida en el bosque de la Tirimbina dentro de las jaulas, lo que nos hace suponer nuevamente como en el caso de *Welfia* que la depredación por roedores pequeños es un factor clave en la sobrevivencia de semillas dentro de este bosque. Durante el ensayo, la producción de "manú" estuvo en su pico máximo y la disponibilidad de semillas en el bosque fue abundante (obs. pers.). En el bosque de La Selva a pesar de que a T50 el valor de sobrevivencia fue bajo (Exclusión selectiva), la pendiente de la curva no fue tan pronunciada como en la Tirimbina. Esto nos hace suponer que la abundancia de roedores pequeños en La Selva es menor, como para que repitan el efecto del fenómeno observado en la Tirimbina. Las altas tasas de depredación para el tratamiento de "No exclusión" en La Selva, comparadas con el tratamiento de "Exclusión selectiva" en el mismo sitio nos sugieren que la abundancia y diversidad de vertebrados depredadores de semillas son los responsables de dicha situación para la Estación Biológica La Selva.

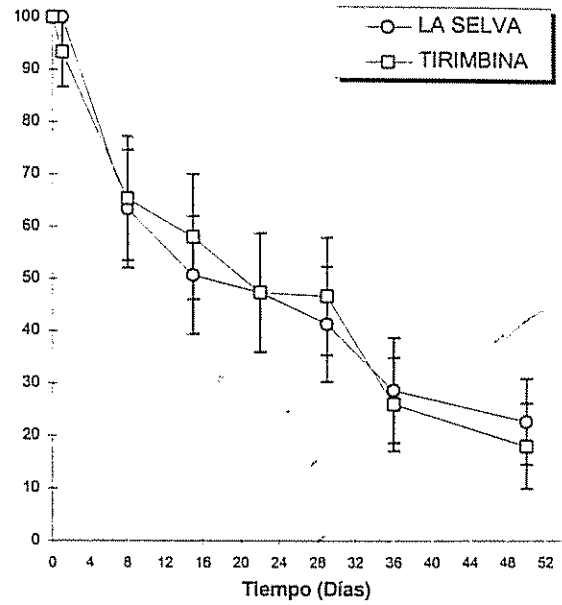
*Minquartia guianensis*

EXCLUSIÓN SELECTIVA

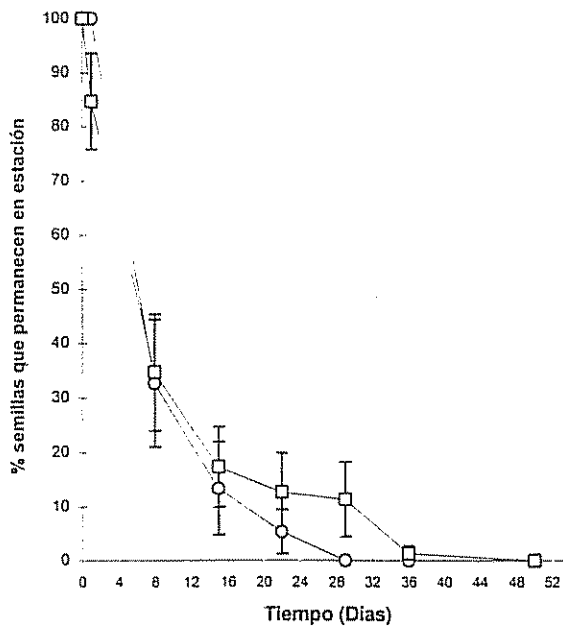


*Otoba novogranatensis*

EXCLUSIÓN SELECTIVA



NO EXCLUSIÓN



NO EXCLUSIÓN

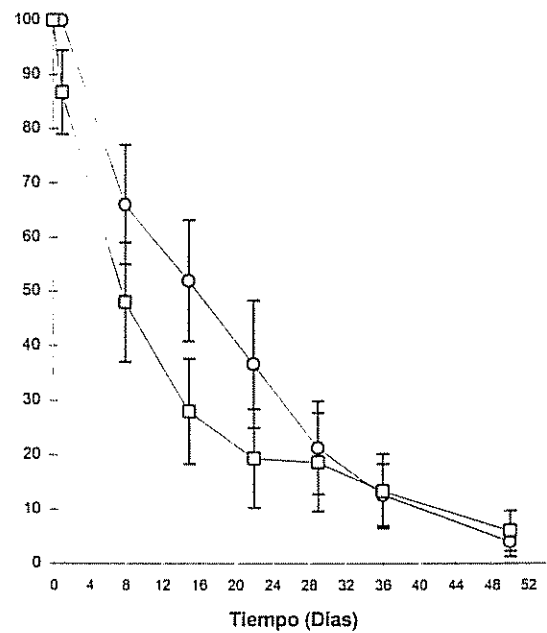


Figura 10. Depredación de semillas de *Minquartia guianensis* y *Otoba novogranatensis*. Tratamientos de "Exclusión selectiva" y "No exclusión. Promedios por medición ( $\pm$  Error estándar). N=15 estaciones.

### *Otoba novogranatensis*

La sobrevivencia de semillas fue de 22.6 % y 18 % para el tratamiento de "Exclusión selectiva" en La Selva y Tirimbina respectivamente, mientras que para el tratamiento de "No exclusión" en el mismo orden fue de 4 y 6 % todos en T50 (Figura 9). Las tendencias en la sobrevivencia de semillas son muy similares para ambos sitios sobre todo en lo que se refiere al tratamiento de "Exclusión selectiva". Para el tratamiento de "No exclusión" hubo pequeñas diferencias, pero la depredación fue un poco más rápida en la Tirimbina, aunque al final el comportamiento fue casi igual. La depredación en las jaulas nos indica que animales pequeños están entrando a comer semillas, presentándose el mismo patrón en ambos sitios. En el análisis a T22 para la sobrevivencia de semillas, no se encontraron diferencias significativas para ninguno de los dos tratamientos ( $P > 0.05$ ) entre sitios.

Las semillas de *O. novogranatensis* al igual que las del género *Virola* son muy apetecidas por su arilo tanto por las aves (dispersoras) como por roedores medianos y pequeños. Al igual que para depredadores estrictos como los saínos muy comunes en La Selva. Sin embargo por las tendencias tan similares mostradas en los dos sitios, es muy probable que los roedores pequeños son los que están jugando un papel preponderante en la depredación de éstas semillas. Además ocasionalmente dentro de las jaulas las semillas fueron amontonadas, pero removidas posteriormente debido probablemente a roedores como *Heteromys*, pues éste es un comportamiento muy común en estos pequeños mamíferos.

### *Virola koschnyi*

El porcentaje de sobrevivencia de *V. koschnyi* para el bosque de La Selva fue de 0.6 % a T50 en el ensayo de "Exclusión selectiva", lo cual significa que sólo una de las 150 semillas utilizadas en el ensayo permaneció dentro de por lo menos una de las jaulas; mientras que para la Tirimbina el porcentaje de sobrevivencia de semillas fue de 0 % desde T22 (Figura 11), no encontrándose diferencias significativas entre sitios ( $P > 0.05$ ). Esto nos muestra que la preferencia por parte de la fauna hacia ésta semilla es muy alta y además que la aceptación que existe de las semillas de *Virola*, es de parte de pequeños roedores. Como se

observa en la curva, la sobrevivencia fue aparentemente más alta durante las primeras mediciones en La Selva, pese a que a T50 casi llegó a 0 %. Por otro lado al compararla con lo ocurrido en la Tirimbina se puede observar que la depredación de semillas a T8 era ya de 86 %.

Para el tratamiento de "No exclusión" el comportamiento en la depredación de semillas fue muy similar al tratamiento anterior, sólo que la remoción de semillas se dió en un tiempo más corto sobre todo para la Tirimbina, coincidiendo con lo obtenido por Lima (1994) para la remoción de semillas de ésta especie en la misma área. En ambos sitios la sobrevivencia fue de 0 % en el T50, sin embargo desde T22 en el caso de la Tirimbina y T36 para La Selva ya no permanecieron semillas en ninguna de las estaciones, no presentando diferencias entre sitios ( $P > 0.05$ ) a T22. Al igual que en el ensayo anterior la sobrevivencia fue mayor durante los primeros días de establecido el ensayo para La Selva, pues la remoción de semillas fue más lenta (Figura 11) ya que en el bosque la Tirimbina a T8 la depredación fue casi total (98 %) mientras que para La Selva había sido sólo de 68 %.

Howe y Smallwood (1982), mencionan que otras especies de *Virola* son muy apetecidas por mamíferos y aves depredadoras y dispersoras de semillas en los bosques tropicales, al ser los frutos ricos en nutrientes. Además, de que éstas especies mantienen vertebrados especialistas en cuanto a su modo de dispersión debido a la inversión que realizan las plantas para producir sus frutos de buena calidad, permitiendo de esta manera una dispersión de semillas más exitosa. Por otro lado Asquith *et al.* (1997), encontraron altas tasas de depredación de semillas para una especie de *Virola* en islas pequeñas y medianas, comparadas con islas de tamaños más grandes del Lago Gatún o en tierra firme en Panamá. En estas áreas existe una gran diferencia en las abundancias de mamíferos; por ejemplo en islas pequeñas solo se registraron roedores pequeños, mientras que roedores más grandes como guatusas, conejos y tepezcuintles fueron observados para las islas medianas, todas comparadas con áreas donde la diversidad de mamíferos fue más grande.

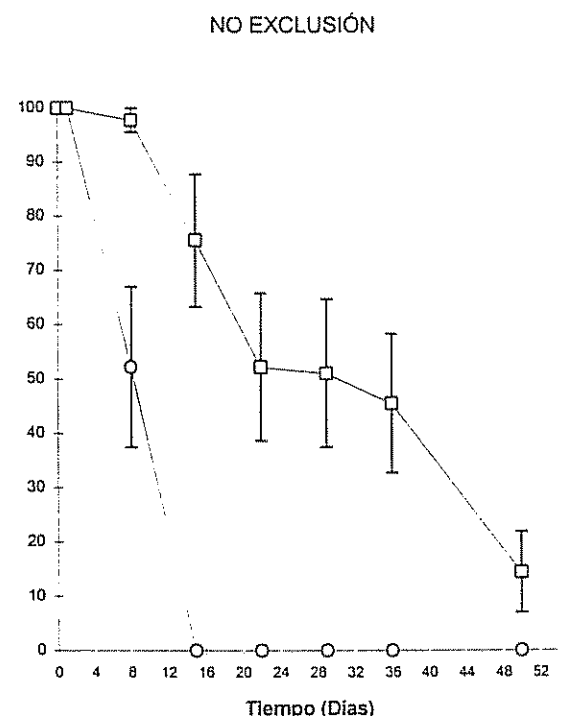
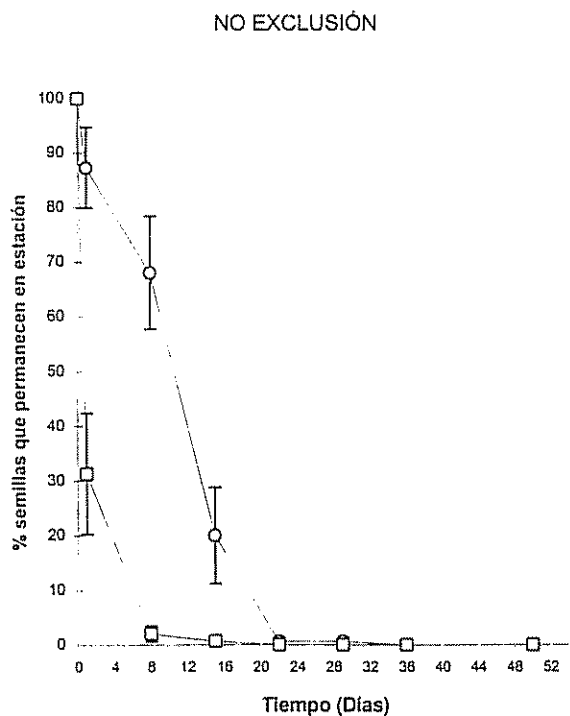
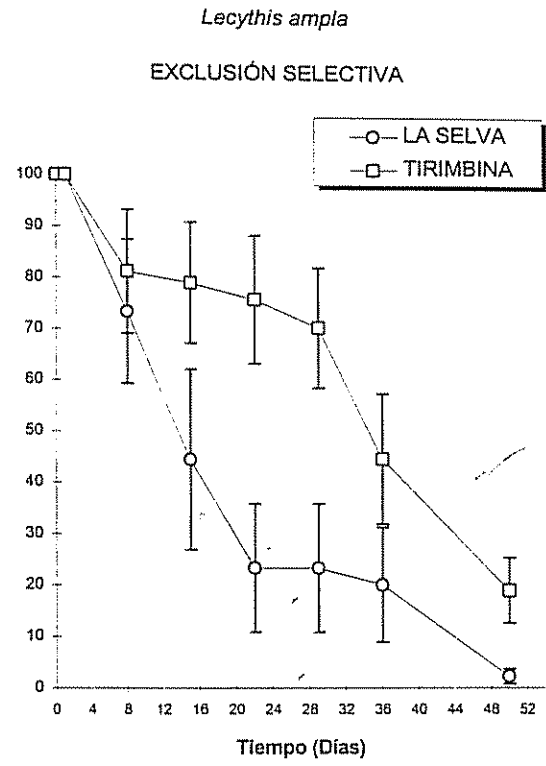
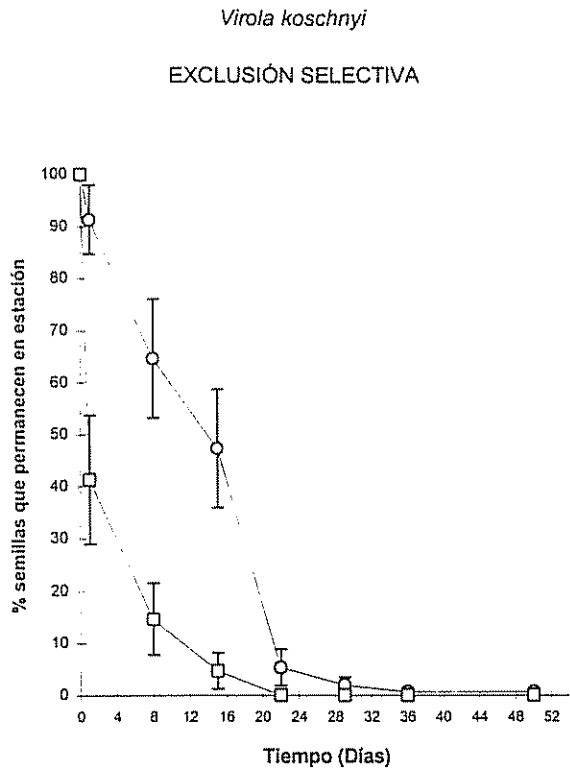


Figura 11. Depredación de semillas de *Virola koschnyi* y *Lecythis ampla*. Tratamientos de "Exclusión selectiva" y "No exclusión. Promedios por medición ( $\pm$  Error estándar), *V. koschnyi* N=15 estaciones. *L. ampla* N=9 estaciones.

## *Lecythis ampla*

Para el tratamiento de "Exclusión selectiva" en el bosque de La Selva a T22, la sobrevivencia de semillas fue de solamente 23.3 %, mientras que para el bosque de la Tirimbina en el mismo período fue de 75.5 %. Al final del muestreo (T50) los porcentajes de sobrevivencia fueron de 2.2 % y 18.8 % para La Selva y Tirimbina, respectivamente. La sobrevivencia de semillas para "jicaro" fue mayor para la Tirimbina (Figura 11). El análisis a T22 para este tratamiento muestra que existen diferencias significativas entre sitio ( $P < 0.05$ ).

Para el tratamiento de "No exclusión", el comportamiento fue muy similar, aunque las tasas de depredación para La Selva fueron bastante altas comparadas con la Tirimbina e incluso con las del tratamiento de "Exclusión selectiva". La Selva a T8 contaba con un porcentaje de sobrevivencia de sólo 52.2 % y siete días después (T15) el total de semillas habían desaparecido. Por su parte la Tirimbina a T15 contaba todavía con un porcentaje de sobrevivencia de semillas de 75.5 %, sin embargo al término del estudio fue de 14.4 % (Figura 11). En el análisis a T22 se determinó que existen diferencias significativas entre sitio ( $P < 0.05$ ).

Los resultados obtenidos para La Selva, demuestran que existe una gran preferencia hacia los frutos de ésta especie por parte de la fauna del lugar. Además, las tasas de depredación de La Selva respecto a las de la Tirimbina nos dan un indicio de que la diferencia en la abundancia y diversidad de fauna y/o de la preferencia de los frutos entre sitios es, de nuevo, un elemento clave para la sobrevivencia de ésta especie.

Como se puede observar en las curvas de sobrevivencia (Figura 11) para ambos tratamientos, la sobrevivencia de semillas en la Tirimbina fue mayor a través de todo el muestreo, esto es, los frutos permanecieron por más tiempo en el suelo. Sin embargo, es importante mencionar que una gran proporción de semillas que quedaban en el suelo en este sitio fueron depredadas no por vertebrados, sino por hormigas. Se pudo establecer que a pesar de que la cubierta de la semilla permanecía en la estación, ésta se encontraba hueca, llegándose a encontrar hasta un 100 % de semillas depredadas por estos insectos para algunas estaciones. De igual forma debido al ataque de las hormigas, en semillas que no

fueron depredadas algunas sufrieron putrefacción por lo que también fueron consideradas como depredadas. En La Selva solamente 2-3 semillas presentaron este tipo de depredación.

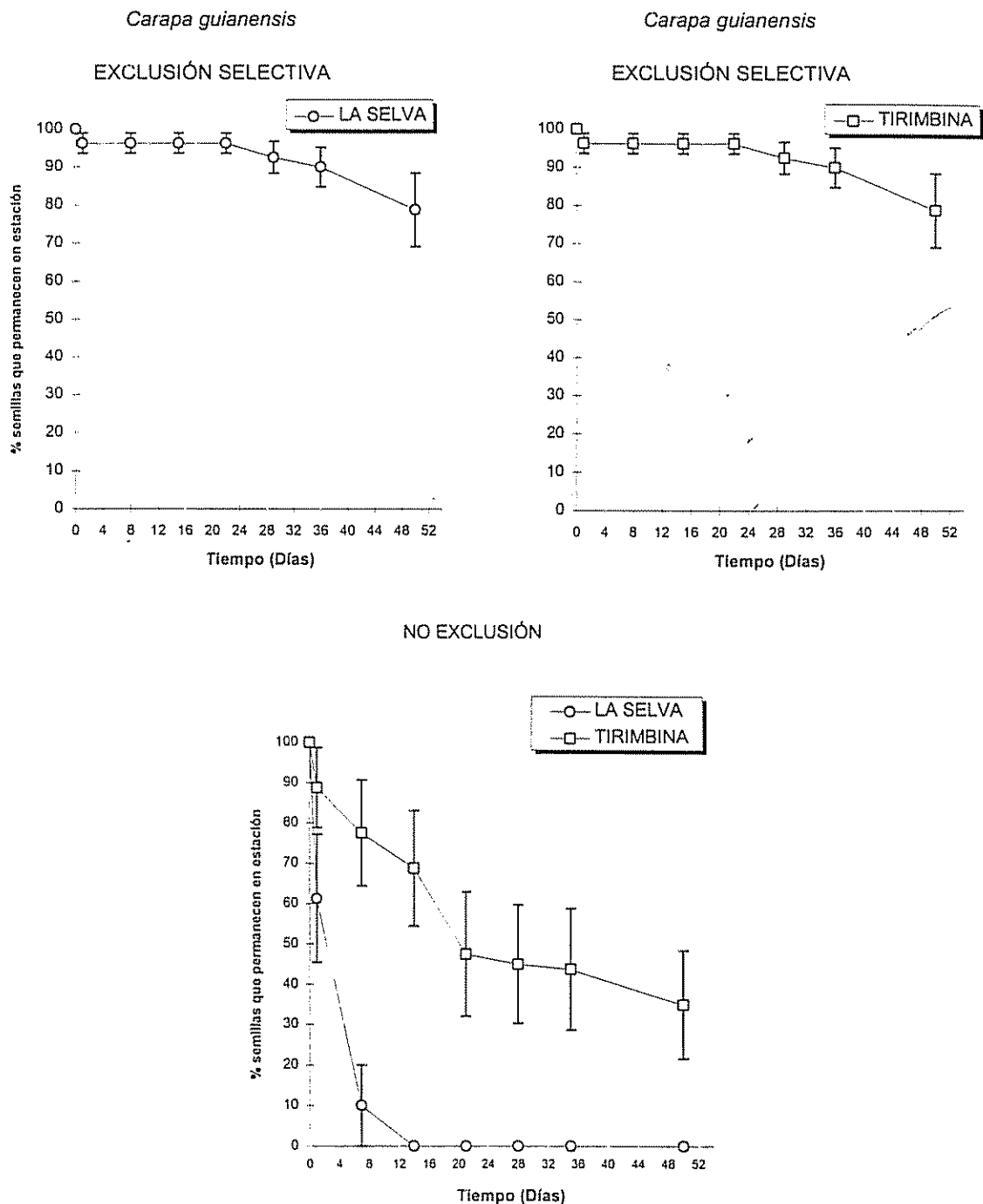


Figura 12. Depredación de semillas de *Carapa guianensis*. Tratamientos de "Exclusión selectiva" y "No exclusión". Promedios por medición ( $\pm$  Error estándar). N=10 estaciones.



Las semillas de ésta especie son muy apetecidas por roedores medianos y grandes como es el caso de guatusas y tepezcuintles, muy probablemente las altas tasas de depredación para el tratamiento de "No exclusión" en La Selva sea debido a estos mamíferos, ya que la abundancia de guatusas en este lugar es alta. Si bien durante el muestreo nunca se observaron directamente tepezcuintles en el área, si se lograron identificar algunas huellas en el piso del bosque en pequeñas quebradas, las cuales pudieron ser identificadas con ayuda del personal (pobladores locales) que me acompañaba.

Peres *et al.* (1997) y Peres y Baidier (1997) en su estudio sobre la depredación y dispersión de la "nuez de Brasil" (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) encontraron igualmente tasas de depredación altas para ésta especie, debida principalmente a roedores cavimórficos (como lo son guatusas y tepezcuintles), aunque también observaron otros vertebrados depredar este tipo de semillas (aves y otros mamíferos). Ellos encontraron además, que la sobrevivencia en jaulas semipermeables fue baja, como se encontró en el presente estudio para *L. ampla*.

#### *Carapa guianensis*

Para el tratamiento de "Exclusión selectiva" el porcentaje de sobrevivencia fue exactamente igual para ambos sitios durante todo el periodo de muestreo. Los porcentajes de sobrevivencia fueron muy altos comparados con las otras especies en el mismo tratamiento, excepto para *Pentaclethra maculosa*. A T50 la sobrevivencia de semillas fue de 78.7 % (Figura 12), no mostrando diferencias significativas ( $P > 0.05$ ) entre sitios. Es importante aclarar que esta especie tiene semillas que son muy apetecidas por roedores medianos y grandes, por lo tanto la preferencia de este grupo de vertebrados mamíferos puede estar influenciando el comportamiento de las semillas dentro de la jaula, al no poder entrar.

Para la Tirimbina, en algunas jaulas fueron amontonadas semillas de ésta especie, lo cual nos indica que pequeños roedores estaban depredando éstas semillas. También en algunas mediciones, semillas que fueron tratadas de sacar de la jaula quedaron atrapadas en los agujeros de la malla por encima del suelo o en el agujero cercano al suelo e igualmente se encontraron semillas comidas hasta la mitad o poco más y con marcas de dientes de roedores pequeños, al interior de las jaulas.

Para el tratamiento de "No exclusión" la depredación de semillas fue muy alta, ya que la totalidad de semillas fueron depredadas a T15 para el bosque de La Selva. La sobrevivencia de semillas un día después de establecido el ensayo fue de 61 % aproximadamente y a T8 era menor de 10 %. Por su parte para la Tirimbina a T8 la sobrevivencia fue de 77.5 % y al final del muestreo (T50) de 35 % (Figura 12). En el análisis a T22, se presentaron diferencias significativas entre sitio ( $P < 0.05$ ). Una vez más se observa que las tasas de depredación de semillas son más altas en La Selva respecto a la Tirimbina.

Las tendencias observadas en la depredación de semillas para La Selva demuestran que la abundancia de mamíferos grandes afectan significativamente la sobrevivencia de los propágulos de ésta especie. McHargue y Hartshorn (1983) encontraron altas tasas de depredación para las semillas de *Carapa guianensis*, mencionando que la asincronía en el período de fructificación es una forma en que ésta especie escapa a las altas tasas de depredación que presenta. Otros estudios mencionan que las altas tasas de remoción y sobrevivencia de frutos y semillas están también en función de la historia de vida de los árboles y por supuesto de los animales involucrados (Chapman y Chapman 1996; Pizo 1997)

En el bosque de La Selva la depredación de semillas de *Carapa* es muy alta para aquellas que fueron colocadas en el suelo sin protección. Observaciones personales en campo para este mismo sitio, respaldan estos resultados al constatar que frutos caídos de un árbol de la especie considerada, no permanecieron en el piso del bosque de un día para el otro. La depredación de semillas fue tan rápida que frutos caídos por la mañana después de una o un par de horas, las semillas ya habían desaparecido. Bajo la copa del árbol fructificando se observaron guatusas (*Dasyprocta punctata*) muy temprano por la mañana buscando semillas (0700-0800 a.m.).

### ***Dispersión de semillas***

Siguiendo el mismo procedimiento realizado para la depredación, respecto a la tendencia general de la dispersión se llevó a cabo un análisis de las semillas dispersadas considerando a todas las especies como si fueran una sola especie (Figura 13). La dispersión de semillas

en general fue muy baja, el porcentaje más alto correspondió a las semillas establecidas en el bosque de La Selva con poco más del 5 % del total de semillas utilizadas por sitio (920), y de 2.1 % para el bosque de la Tirimbina con un número igual de semillas. Ésta diferencia sin embargo, es altamente significativa entre sitios ( $\chi^2 = 12.6$ , 1 gl,  $P < 0.001$ ) constatando que la dispersión es mayor para La Selva.

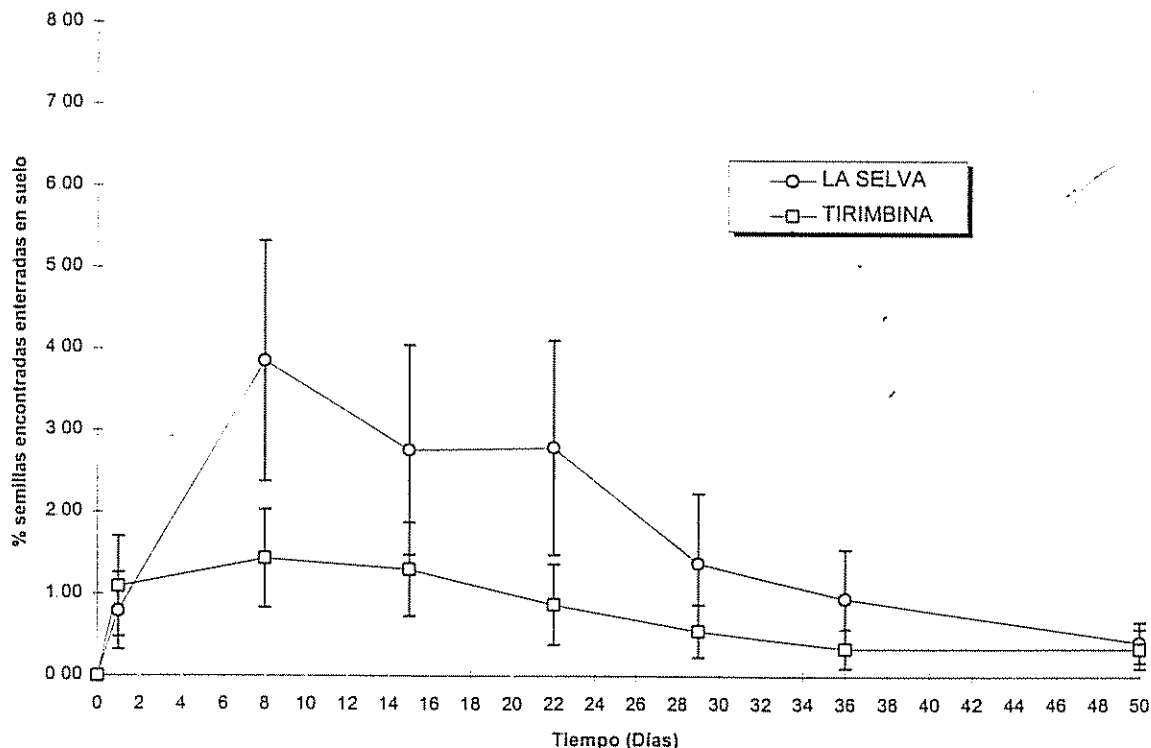


Figura 13. Tendencia en la dispersión de semillas incluidas todas las especies. Porcentaje de semillas por medición ( $\pm$  Error estándar). Sarapiquí, Costa Rica.

Los valores totales de semillas dispersadas y removidas post-dispersión por especie y sitio se presentan en el Cuadro 3. De todas las semillas localizadas post-dispersión la distancia mayor a la que fue encontrada una semilla fue de 7.5 metros y las menores fueron a 0.10-0.30 m de la estación. La profundidad a la que se encontraron las semillas enterradas fue de entre 2-4 cm y en todos los casos las semillas parecían que habían sido cuidadosamente enterradas, pues no se encontraron señales de haberse realizado una excavación y la tierra sobre la semillas parecía "normal". Generalmente las semillas dispersadas siempre estuvieron aisladas, aunque en una especie algunas semillas fueron encontradas en grupos.

Los porcentajes de remoción post-dispersión fueron para La Selva de 91.8 % (45 semillas) y 90 % (18 semillas) para la Tirimbina, encontrando que no existe una dependencia del sitio con respecto a la remoción post-dispersión ( $\chi^2 = 0.003$ , 1 gl,  $P > 0.05$ ). Permaneciendo una dispersión neta (producto, de las semillas dispersadas menos las removidas post-dispersión) de 4 (8.1 %) semillas en La Selva y 2 (10 %) en la Tirimbina hasta el último día de medición "T50".

### *Dispersión por especie*

*Pentaclethra maculosa* y *Welfia georgii* no presentaron semillas dispersadas en lo absoluto para ninguno de los dos sitios (Cuadro 5). Sin embargo, hubo por lo menos un par de semillas que fueron removidas de la estación, pero debido a que no se encontraron enterradas no fueron consideradas como dispersadas. Las semillas en ésta situación fueron también marcadas con una estaca donde fueron encontradas, ya que no fueron regresadas a la estación. Es probable que las semillas hayan sido removidas por algún animal involuntariamente, como "cusucos", los cuales son muy comunes en el área. Además en muchas ocasiones observe gran parte de suelo removido muy cerca de las estaciones sin que las semillas fueran tocadas. Ésta remoción de tierra fue realizada por los armadillos (*Dasyus novemcinctus*) que al buscar su alimento escarva el suelo, característica de muy fácil identificación en ésta especie, según los pobladores locales.

El armadillo es muy común en el área de estudio, apesar de la fuerte presión sobre la fauna en la zona ocasionada por la cacería de autoconsumo. Según pobladores locales ésta especie no es muy preferida por los cazadores, tal vez debido a la condición económica, status social y educación de la población. La información de los locales respecto a la cacería en la zona y la ausencia de fauna en las áreas cercanas a los centros poblacionales, coincide con Hill *et al.* (1996) quienes encontraron una situación similar para la Reserva Mbaracayu en Paraguay. Sin embargo, difiere significativamente respecto a la presencia de armadillos, los cuales en Mbaracayu son muy escasos, ya que es una de las principales especies de vertebrados que conforman la dieta protéica de la gente local.

Las semillas removidas de *P. maculosa* y *W. georgii* desaparecieron posteriormente. Una gran proporción de semillas fueron depredadas y otras no pudieron ser encontradas. De las semillas depredadas, los hilos fueron encontrados en la estación o bien debajo de troncos de árboles caídos, ramas y hojarasca sobre el suelo, así como arriba de algunos ramas o bejucos formando una maraña por encima del suelo (60-70 cm) probablemente utilizada por pequeños roedores para moverse de un lugar a otro. Los hilos no encontrados tal vez fueron llevados a sitios similares o bien pudieron ser llevadas más allá de la distancia establecida. Aunque las semillas fueron buscadas ocasionalmente en una distancia mayor a la considerada, nunca se encontró un hilo.

Forget (1990) en su estudio sobre la dispersión de semillas de *Vouacapoua americana* por roedores cavimórficos de las Guayanas, encontró que una proporción de las semillas utilizadas fueron localizadas bajo raíces de árboles, lianas, palmas y ramas en el suelo. La situación con el destino de las semillas parece similar, sin embargo, difiere significativamente ya que en mi estudio solamente se recuperaron los hilos habiéndose depredado todas las semillas.

Solamente para *Minuartia guianensis*, *Otoba novogranatensis*, *Virola koschnyi*, *Lecythis ampla* y *Carapa guianensis* hubo dispersión de semillas real (Cuadro 5). La dispersión entre sitios fue diferencial por lo menos para tres de las cinco especies mencionadas. Para "manu", en La Selva fueron dispersadas 16 semillas (10.66 %, n = 150), mientras que para la Tirimbina solamente 4 (2.66 %, n = 150). La distancia de dispersión de las semillas no fue mayor de 3 metros para los dos sitios. El porcentaje de semillas removidas post-dispersión fue de 81.2 % para La Selva y de 50 % para la Tirimbina, permaneciendo dispersadas 3 y 2 semillas para La Selva y Tirimbina, respectivamente. Una consideración importante respecto a las semillas dispersadas de ésta especie en la Tirimbina, fue el hecho de haberlas encontrado enterradas bajo un tronco lo que hace suponer que roedores pequeños fueron los que realizaron ésta acción, pues contrariamente a lo observado en La Selva las semillas estuvieron enterradas en el piso del bosque y nunca cerca o debajo de algún tronco o ramas caídas.

Cuadro 5. Totales de semillas dispersadas y removidas post-dispersión por especies. Sarapiquí, Costa Rica

	<i>P.m.</i>		<i>W.g.</i>		<i>M.g.</i>		<i>O.n.</i>		<i>V.k.</i>		<i>L.a.</i>		<i>C.g.</i>		Todas las sp.	
	LS	TIR	LS	TIR	LS	TIR	LS	TIR	LS	TIR	LS	TIR	LS	TIR	LS	TIR
Semillas																
Dispersadas	0 (150)	0 (150)	0 (150)	0 (150)	4 (150)	4 (150)	5 (150)	1 (150)	14 (150)	15 (150)	12 (90)	0 (90)	2 (80)	0 (80)	49(920)	20(920)
T50																
Semillas																
Removidas	0	0	0	0	13	2	4	1	14	15	12	0	2	0	45	18
Post-dispersión																
T50																
Dispersión	0	0	0	0	3	2	1	0	0	0	0	0	0	0	4	2
Neta																
T50																

El valor en parentesis representan el numero total de semillas en el tiempo 0 (T0).

*C.g.* = *Carapa guianensis*, *L.a.* = *Lecythis ampla*, *M.g.* = *Minquartia guianensis*, *O.n.* = *Oloba novogranatensis*, *P.m.* = *Pentaclethra macroloba*, *V.k.* = *Viroia koschnyi*, *W.g.* = *Welfia georgii*.

LS = La Selva, TIR = Tirimbina

Dispersión Neta = Semillas dispersadas - Semillas removidas post-dispersión -

Las semillas dispersadas de *O. novogranatensis* fueron 5 para La Selva y una para la Tirimbina. De la remoción post-dispersión, solamente permaneció una semilla para La Selva al final de la medición. Las semillas prácticamente fueron enterradas en la estación, entre los 10 y 30 centímetros de la misma, solo en la Tirimbina la distancia fue mayor y coincidiendo con la presencia de ramas en el suelo. Una gran cantidad de semillas fueron depredadas, ya que una buena proporción de hilos fueron encontrados dentro del área de búsqueda. Lo cual es concordante con lo obtenido para el ensayo de depredación donde la sobrevivencia de ésta misma especie es muy baja. Es probable que la dispersión de semillas observada en La Selva fue debido a la presencia de roedores medianos y grandes, ya que éstos presentan el comportamiento de enterrar de una sola semilla y en general sobre el piso del bosque, que es como fue observado para las semillas en éste sitio.

*Virola koschnyi* fue la especie de la que más semillas dispersaron en ambos sitios, siendo además muy similar en cuanto al número de semillas. En La Selva dispersaron 14 semillas y para la Tirimbina 15 (9.3 y 10 %, respectivamente; n = 150 por sitio), sin embargo a T50 el total de semillas dispersadas habían desaparecido. Si bien los datos son bajos con relación a los que se han encontrado en otros trabajos, los resultados no difieren mucho de lo que encontraron para islas pequeñas y medianas en Panamá con una especie del género *Virola* (Asquith *et al.* 1997). Las semillas dispersadas en La Selva, todas fueron enterradas alrededor de las estaciones y sin colocarlas en grupos, comportamiento que se ha observado sólo en roedores medianos y grandes ("scatter-hoarding"). Contrariamente, en la Tirimbina algunas semillas fueron enterradas en grupos, comportamiento que contrasta con el anterior pero que es muy común para otros roedores ("larder-hoarding") que lo que hacen es almacenar muchas semillas en un mismo escondrijo o hueco, como el caso de pequeños roedores.

*Lecythis ampla* y *Carapa guianensis*, solo presentaron semillas dispersadas en La Selva. Para *L. ampla* el número total de semillas dispersadas fue de 12 (13.3 %, n = 90), todas las semillas fueron removidas post-dispersión antes de finalizar las mediciones. Para *C. guianensis* solamente 2 semillas fueron dispersadas (2.5 %, n = 80), siendo removidas post-dispersión antes de dar por terminado el ensayo. Fue para *L. ampla* donde se encontraron las mayores distancias de dispersión de semillas, siendo hasta 7.5 metros de la estación. Estas

dos especies en La Selva fueron depredadas significativamente para las semillas con hilo, tal y como se presentó en el tratamiento de "No exclusión" para la medición de depredación.

A lo largo de América otras especies de los géneros *Lecythis* y *Carapa* en diferentes regiones también son dispersadas por roedores cavimórficos como agoutís, agouchís y tepezcuintles, que dispersan semillas enterrando una a la vez. Forget (1997), menciona que roedores que entierran semillas como los anteriores, son dispersores exclusivos de las especies *Carapa procera* y *Vouacapoa americana* en los bosques de las Guayanas. Por su parte Terborgh *et al.* (1993), concluyeron que este tipo de roedores eran responsables de la dispersión de especies como *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae) y otras cuatro especies en la Amazonía Brasileña.

Peres y Baider (1997), encontraron altas tasas de dispersión para *Bertholletia excelsa* y un gran porcentaje de semillas fueron enterradas entre los primeros 11 metros de la estación. Aunque también llegaron a encontrar semillas a más de 20 metros y las profundidades a que fueron encontradas las semillas estuvieron entre 1-3 centímetros. Peres *et al.* (1997), en su estudio para probar la hipótesis de escape de *Bertholletia excelsa* encontraron que los agoutis quienes son dispersores primarios de ésta especie raramente llevan las semillas más allá de los 25 metros del árbol padre.

El hecho de haber encontrado una dispersión diferencial por sitio y que algunas semillas sean dispersadas en un sitio más que en otro, además de considerar que las especies en estudio cuentan con una interrelación con algún vertebrado sobre su modo de dispersión de semillas. Nos sugiere que la abundancia de fauna por sitio también es diferencial, siendo más grande en el caso de La Selva. Demostrándose igualmente por los resultados obtenidos de los transectos y recorridos realizados para las observaciones de fauna durante el período de estudio.

Probablemente, los bajos resultados respecto a la dispersión de semillas encontrados sean debidos a que los bosques presentan una muy baja o nula (en el caso de la Tirimbina) abundancia de este tipo de roedores cavimórficos, o bien a que los animales responsables de



ésta acción están llevando las semillas más allá de la distancia considerada para buscar las semillas en este estudio (10 metros de radio).

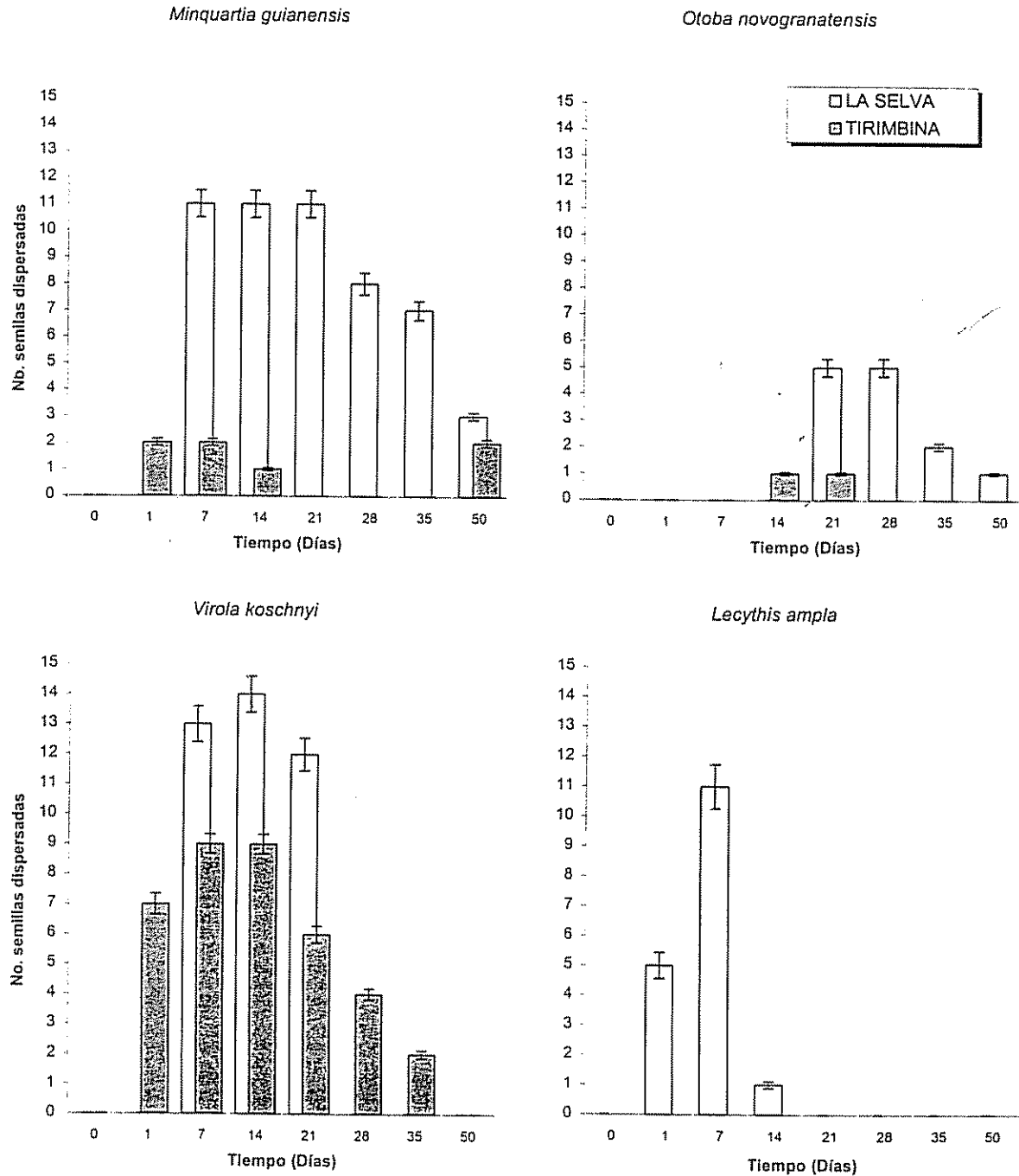


Figura 14. Dispersión de semillas en Sarapiquí, Costa Rica. Semillas totales por medición ( $\pm$  Error estándar).

En la Figura 14 se observa el comportamiento de la dispersión de semillas para cuatro de las cinco especies mencionadas anteriormente. Los valores presentes en los gráficos corresponden a las semillas totales dispersadas para cada tiempo de medición (T1, T8, ... etc.), esto significa que para un tiempo determinado hay o puede haber entrada y/o salida con relación al número total de semillas dispersadas. Por ejemplo, para *Minuartia guianensis* en la Tirimbina en T8 se observan dos semillas dispersadas, en T15 una ya había desaparecido y durante los tres tiempo siguientes de medición dicha semilla desapareció. Sin embargo, en la medición a T50 vuelven a aparecer dos semillas más dispersadas, siendo éstas las que permanecieron al final del ensayo. Las gráficas representan una idea general de la diferencia en la dispersión de semillas por sitio, así como de la sobrevivencia de semillas dispersadas durante el período de duración del ensayo (50 días).

### ***Sobrevivencia de plántulas***

A pesar de que *Otoba novogranatensis*, *Virola koschnyi* y *Carapã guianensis* lograron germinar, ninguna de ellas alcanzó el estadio de plántula. Ya sea por haber sido depredadas o porque al final no se dispuso de suficiente tiempo para llevar a cabo dicha evaluación por un período de tiempo significativo.

Las plántulas de *Pentaclethra macroloba* fueron, 186 (73 "Exclusión selectiva", 58 "No exclusión" y 55 "Semillas con hilo") para La Selva y 332 (115 "Exclusión selectiva", 105 "No exclusión" y 112 "Semillas con hilo") para el bosque la Tirimbina. Inicialmente se puede apreciar que la germinación y el paso de un estadio a otro por parte de las semilla de "gavilán" es más alto para la Tirimbina que para La Selva. Esto coincide con los resultados obtenidos en el ensayo de depredación y dispersión, pues ésta especie casi no es removida ni dispersada en la Tirimbina, contrariamente a las tasas de depredación presentadas en La Selva. Lo cual nos indica que las diferencias en la germinación y establecimiento de las plántulas encontradas por sitio, es un efecto de la remoción (depredación) de las semillas.

En la figura 15 se observan los porcentajes de sobrevivencia de plántulas de *Pentaclethra macroloba* por tratamiento. El tratamiento de "Exclusión selectiva" fue el que presentó la

sobrevivencia de plántulas más alta de todos los tratamientos y fue en donde para los dos sitios se mantuvieron plántulas hasta el final del tiempo de medición (6 meses). Para los tratamientos de "No exclusión" y "Semillas con hilo" la sobrevivencia de plántulas fue mayor en la Tirimbina. Para ambos sitios, la causa de muerte de las plántulas nunca fue por herbivoría (vertebrados o invertebrados), pero si una gran proporción de plántulas sufrieron el efecto de la desecación y el ataque de hongos desde las primeras mediciones. Una minoría de plántulas murieron debido a que fueron dobladas y desenterradas, sin mostrar daño alguno. Para otras plántulas la caída de ramas del dosel del bosque fue la causa de muerte. La mayor mortalidad se presentó durante los primeros períodos de medición. Lima (1994), encontró resultados similares respecto a la mortalidad de plántulas para dos especies de *Virola* en ésta misma área.

De acuerdo a los resultados obtenidos de la sobrevivencia de plántulas podemos decir que los primeros meses de vida, ya sea para las semilla y/o las plántulas es donde se presenta el mayor porcentaje de muerte. Tal y como se ha encontrado para otros trabajos (Howe y Smallwood 1982). El hecho de no haber observado herbivoría en las plántulas de ésta especie, como causa de muerte puede ser debido a la toxicidad de "gavilán". Además el que se haya observado una mayor sobrevivencia de plántulas para la Tirimbina, puede ser debido a que los roedores pequeños presenten en este bosque, no afectan dicha sobrevivencia. Adicionalmente, el hecho de que la Tirimbina tenga una mayor proporción de claros en el bosque, mantiene un mayor efecto de borde originando condiciones más secas. Comparado con La Selva donde la humedad es mayor debido al escaso efecto de borde, favoreciendo de este modo la proliferación de patógenos que afectan la sobrevivencia de plántulas de *P. macroloba*.

*Pentaclethra macroloba*

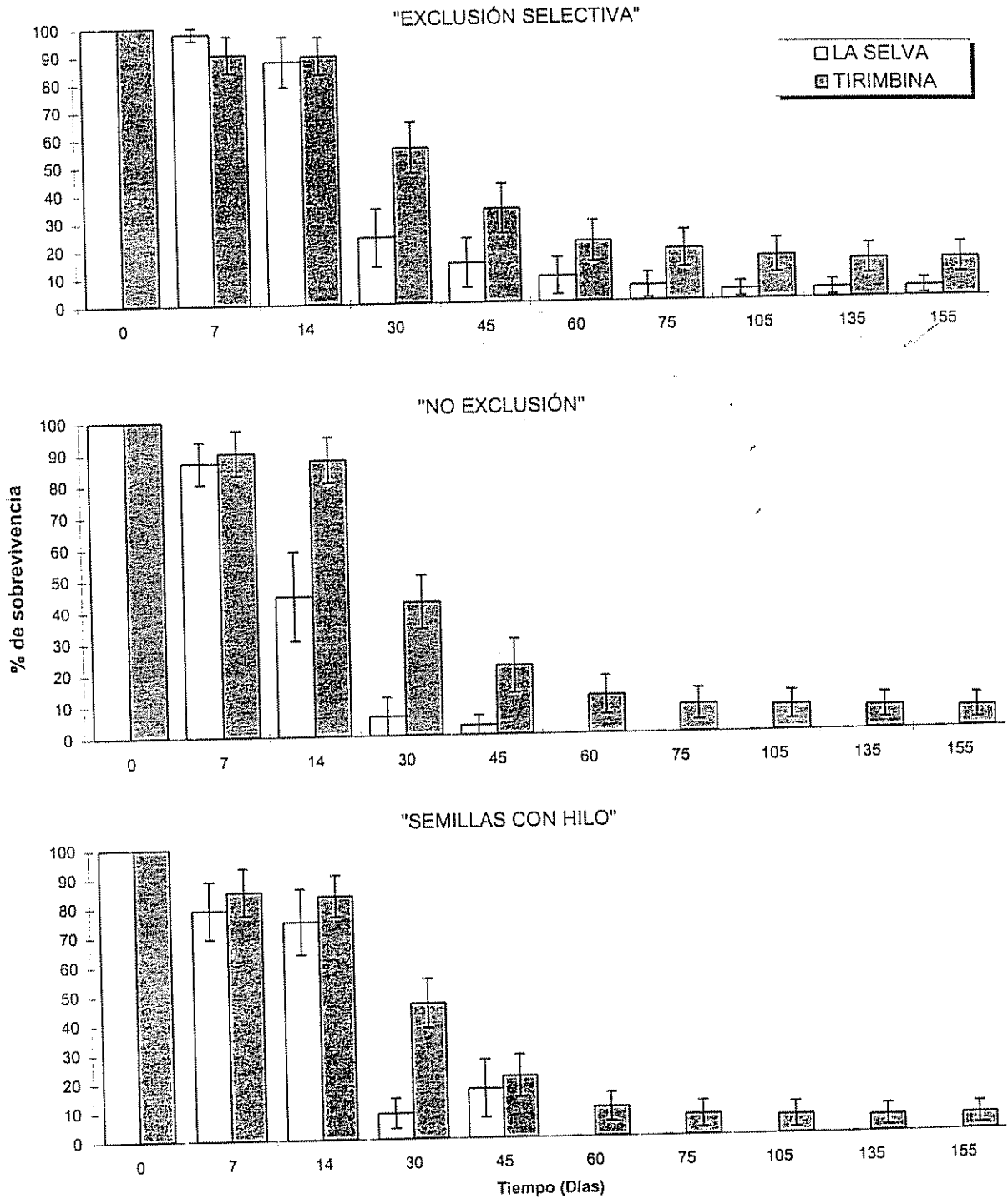


Figura 15. Porcentaje de sobrevivencia de plántulas de *Pentaclethra macroloba*. Todos los tratamientos por sitio ( $\pm$  Error estándar). Sarapiquí, Costa Rica.

## 7. CONCLUSIONES

De acuerdo a los resultados obtenidos durante el presente estudio, podemos concluir lo siguiente:

En general la sobrevivencia de semillas fue mayor para el bosque de la Tirimbina que para La Estación Biológica La Selva, quizás debido al efecto de una mayor abundancia de mamíferos depredadores y dispersores en La Selva. Esto concuerda con las observaciones de animales que se hicieron, cuya abundancia fue mayor en La Selva, debido a la protección del área y la escasa cacería.

Las altas tasas de depredación de semillas en el tratamiento de "Exclusión selectiva", demostraron, que roedores pequeños (como la especie, *Heteromys desmarestianus*) muy comunes en los bosques húmedos de la región de estudio, son los principales responsables de la depredación.

*Pentaclethra macroloba*, en la Tirimbina con baja o escasa abundancia de mamíferos dispersores o depredadores de semillas, mantuvo altos niveles de sobrevivencia de semillas. Ocurrió exactamente lo contrario en el bosque de La Selva, con una alta abundancia de vertebrados depredadores y dispersores de semillas.

*Minuartia guianensis*, presentó altas tasas de depredación en la Tirimbina, ocasionado principalmente por la acción de roedores pequeños. Por otro lado, las especies *Welfia georgii*, *Otoba novogranatensis* y *Virola koschnyi* presentaron altas tasa de depredación de semillas, tanto en el bosques con baja o escasa abundancia de mamíferos medianos y grandes como en el área donde estos animales están bien representados.

*Lecythis ampla* y *Carapa guianensis*, son especies que dependen de mamíferos medianos y grandes para su dispersión. Sin embargo para la Tirimbina, la depredación de semillas por invertebrados (hormigas) fue una de las principales causas de la baja sobrevivencia de semillas en *L. ampla*, y pequeños roedores para *C. guianensis*.

Si bien los porcentajes de dispersión de semillas en general son significativamente bajos para el presente estudio, a nivel de sitio, la dispersión de semillas fue mayor para La Selva que para la Tirimbina. Sin embargo, los niveles de remoción post-dispersión fueron similares. De cualquier manera, el potencial de dispersión fue mayor para La Selva.

*Pentaclethra macroloba* y *Welfia georgii*, no presentaron dispersión de semillas en ninguno de los dos sitios. *Virola koschnyi* por su parte presentó un número de semillas dispersadas muy similar en la Tirimbina al presentado en La Selva, esto puede significar que roedores pequeños como el caso de *H. desmarestianus*, muy abundante en la Tirimbina. También participa como dispersor de semillas al esconder al menos superficialmente (entre ramas), semillas que pueden escapar de la depredación posterior.

El alto porcentaje de semillas desenterradas de las que fueron dispersadas en ambos sitios, muy probablemente es debido a la baja producción de frutos que tuvo lugar en la región de estudio durante el desarrollo de la investigación, ocasionadas por el fenómeno del Niño.

La sobrevivencia de plántulas de *Pentaclethra macroloba*, fue mayor para la Tirimbina en comparación con La Selva. Esto es debido principalmente a las condiciones diferentes de humedad en la Tirimbina probablemente ocasionadas por un mayor efecto de borde comparado con La Selva, así como a la depredación de semillas más alta obtenida para La Selva.

El efecto de la fragmentación del bosque y aunado a éste la acción de la cacería, altera significativamente la dinámica de reclutamiento de las especies de semillas grandes en los sitios de estudio.

Los resultados obtenidos se remiten solamente a los sitios de estudio y el poder predictivo a nivel regional es poco. Debido a esto es necesario realizar estudios similares a corto o mediano plazo considerando replicar las áreas de estudio, con la finalidad de generalizar los resultados. Además, es indispensable desarrollar metodologías que consideren ensayos donde se evalúe dispersión asistida de semillas grandes, para compararla con lo que ocurre normalmente en el bosque con la presencia o ausencia de los animales dispersores.

## 8. BIBLIOGRAFÍA

- Asquith, N.M., S.J. Wright y M.J. Clauss. 1997. Does mammal community composition control recruitment in neotropical forest? evidence from Panama. *Ecology* 78(3):941-946.
- Bennett, E.L. y Z. Dahaban. 1995. Wildlife responses to disturbances in Sarawak and their implications for forest management. *In Ecology, conservation and management of southeast Asian rainforests* (ed.) R.B. Primack y T. Lovejoy. Yale University Press. London. P 66-86
- Bierregaard Jr., R.O., T.E. Lovejoy., V. Kapos., A. Augusto dos Santos, y R.W. Hutchings. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments: A prospective comparison of fragments and continuous forest. *BioScience* 42(11):859-866.
- Brewer, S.T. y Rejmanek, M. 1998. Small rodents are significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Biotropica* (supplement to vol 30):17-18.
- Bruenig, E.F. 1996. Conservation and management of tropical rainforests. CAB International. Wallingford, UK. 339 p.
- Camacho, M., y Finegan, B. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica. Colección manejo diversificado de bosques naturales. Serie técnica, Informe técnico No. 295. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 37 p.
- Cannon, Ch. H., D.R. Peart., M. Leighton, y K. Kartawinata. 1994. The structure of lowland rainforest after selective logging in West Kalimantan, Indonesia. *Forest Ecology and Management*. 67:49-68.
- Cavers, P.B. 1983. Seed demography. *Canadian Journal of Botany*. 61:3578-3590
- Cintra, R. 1997. Leaf litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in Amazonia forest. *Journal of Tropical Ecology*. 13:709-725.
- Cintra, R. y V. Horna. 1997. Seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in gaps in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 12:257-277.
- Champan, C.A. y L.J. Chapman. 1996. Frugivory and the fate of dispersed and non-dispersed seeds of six African tree species. *Journal of Tropical Ecology*. 12:491-504.
- Chaves, S.E., E. González, J. y J. Rodríguez. 1991. Fruta dorada (*Virola koschnyi* Warb.) una especie promisorio para la reforestación en el bosque húmedo y muy húmedo tropical. *Brenesia* 34:41-50.

- Delgado, D., B. Finegan, N. Zamora y P. Meir. 1997. Efectos del aprovechamiento forestal y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica: cambios en la riqueza y composición de la vegetación. Serie Técnica. Informe técnico No. 298. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 55 p.
- Dirzo, R. 1998. Una selva es más que sus plantas: La defaunación contemporánea como evidencia. *In* Ecología del bosque lluvioso tropical. M. Guariguata y G. Kattan (Ed.). En preparación.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. *In* Plant animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions. Edited by P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes y W.W. Benson. 1991. John Wiley and Sons. Inc. New York.
- Fleming, T.H. 1974. The population ecology of two species of Costa Rican Heteromyid rodents. *Ecology* 55:493-510.
- Flores, E.M. 1994. Árboles y semillas del neotrópico. Museo Nacional de Costa Rica/Herbario Nacional de Costa Rica. 1(1):45-64
- Flores, E.M. 1994a. Árboles y semillas del neotrópico. Museo Nacional de Costa Rica/Herbario Nacional de Costa Rica. 3(1):1-25
- Flores, E.M. 1994b. Árboles y semillas del neotrópico. Museo Nacional de Costa Rica/Herbario Nacional de Costa Rica. 3(2):1-77
- Forget, P. 1990. Seed-dispersal of *Vouacapoua americana* (Cesalpiniaceae) by cavimorph rodents in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 6:459-468.
- Forget, P. 1993. Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panamá. *Oecología* 94:255-261.
- Forget, P.M. 1997. Effect of microhabitat on seed fate and seedling performance in two rodent-dispersed tree species in rain forest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 85:693-703.
- Foster, M.S. y L.S. Delay. 1998. Dispersal of mimetic seeds of three species of *Ormosia* (Leguminosae). *Journal of Tropical Ecology* 14:389-411.
- Frumhoff, P.C. 1995. Conserving wildlife in tropical forests managed for timber. *Bioscience* 45(7):456-464.
- Gentry, A.H. 1993. A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador y Perú). Conservation International, Washington, D.C. 895 p.



- Guariguata, R.M. y J. Dupuy. 1997. Forest regeneration in abandoned logging roads in lowland Costa Rica. *Biotropica* 29(1):15-28.
- Hammond, D.S. 1995. Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, México. *Journal of Tropical Ecology* 11:295-313
- Hammond, D.S., S. Gourlet-Flury, P. van der Hout, H. ter Steege y V.K. Brown. 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. *Journal Ecology and Management*. 83:99-116.
- Harrington, G.H., A.K. Irvine, F.H.J. Crome y L.A. Moore. 1997. Regeneration of large-seeded trees in Australian rainforest fragments: A study of higher-order interaction. *In Tropical Forest Remnants: Ecology, management, and conservations of fragmented communities*. W.E. Laurance y R.O. Bierregaard Jr. (Ed). The University of Chicago Press. p. 292-303
- Hartshorn, G.S. 1972. The ecological life history and population dynamics of *Pentaclethra macroleoba*, a tropical wet forest dominant and *Stryphnodendron excelsum*, an occasional associate. Thesis of Ph. D. University of Washington. Seattle. 119 p.
- Henderson, J. 1990. Damage-controlled logging in managed rain forest in Suriname. Agricultural University, Wageningen, The Netherlands. 204 p.
- Henderson, A., G. Galeano y R. Bernal. 1995. Field guide to the palms of Americas. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 352 p.
- Hill, K., J. Padwe, C. Bejyvag, A. Bepurangi, F. Jakugi, R. Tykurangi y T. Tykurangi. 1996. Impact of hunting on large vertebrate in the Mbaracayu Reserve, Paraguay. *Conservation Biology*. 11(6):1339-1353.
- Hoch, G.A. y G.H. Adler. 1997. Removal of black palm (*Astrocaryum standleyanum*) seeds by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). *Journal of Tropical Ecology*. 13:51-58.
- Holdridge, L. 1982. Ecología basada en zonas de vida. San José, Costa Rica. IICA. 216 p.
- Holdridge, L. R., L.J. Poveda, Q. Jiménez. 1997. Árboles de Costa Rica. Vol. 1. Centro Científico Tropical. San José, Costa Rica. 522 p.
- Howe, H.F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review Ecology Systems*. 13:201-28.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:502-528
- Janzen, D.H. y 174 colaboradores. 1983. Historia natural de Costa Rica. Organización para estudios tropicales. Editorial de la Universidad de Costa Rica, Costa Rica. Traducción por Manuel Chavarría. 822 p.

- Johns, A.D. 1988. Effects of "Selective" timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores. *Biotropica* 20(1):31-37
- Karr, J.R., Dionne, M. y Schlosser, I.J. 1992. Bottom-Up versus Top Down regulation of vertebrate populations: Lessons from birds and fish. *In* Effects of resource distribution on animal-plant interactions. Hunter, M.D., Ohgushi, T. y Price, P.W. (Eds.). Academic press, Inc. p. 243-286
- Kattan, G.H., Alvarez-López, H., Giraldo, M. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eight years later. *Conservation Biology* 8(1):138-146
- Lima, Araujo de Sousa, J. 1994. Factores que afectan la regeneración de dos especies del género *Virola* (Myristicaceae) en dos bosques naturales de la vertiente Atlántica de Costa Rica. Tesis de *Magister Scientiae*, CATIE, Turrialba, Costa Rica. 121 p.
- Lurance, W.F. y Laurance, S.G.W. 1996. Response of five arboreal marsupials to recent selective logging in tropical Australia. *Biotropica* 28(3):310-322.
- Martínez-Gallardo, R. y Sánchez-Cordero, V. 1993. Dietary values of fruits and seeds to spiny pocket mice, *Heteromys desmarestianus* (Heteromyidae). *J. of Mammal.* 74(2):436-442.
- Mason, D. 1996. Response of Venezuelan understory birds to selective logging enrichment strips, and vine cutting. *Biotropica* 28(3):296-309.
- Mata, R. 1997. Estudio detallado de suelos. Area de Demostración e Investigación La Tirimbina, Sarapiquí, Heredia, costa Rica. Universidad de Costa Rica, Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA). 52 p.
- McDade, L.A., K.S. Bawa, H.A. Hespenheide y G.S. Hartshorn. 1994. La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest. The University of Chicago Press. USA. 486 p.
- McDade, L.A. y G.S. Hartshorn. 1994. La Selva Biological Station. *In* La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest. McDade, L.A., K.S. Bawa, H.A. Hespenheide y G.S. Hartshorn (Ed.). p 6-18
- McHargue, L.A. y G.S. Hartshorn, 1983. Seed and seedling ecology of *Carapa guianensis*. Turrialba 33:399-404.
- Navarrete, G.D.A. 1998. Criterios e indicadores de biodiversidad, aplicación y validación en un bosque tropical manejado para la producción de madera. Turrialba, Costa Rica. Tesis M.Sc., CATIE. En preparación.
- Payne, J. 1995. Links between vertebrate and the conservation of southeast asian rainforest. *In* Ecology, conservation and management of Southeast Asian rainforests (ed.) R.B. Primack y T. Lovejoy. Yale University Press. London. p 54-65.

- Peres, C.A. y C. Baider. 1997. Sees dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in Southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*. 13:595-616.
- Peres, C.A., L.C. Schiesari y C.L. Dias-Leme. 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.
- Peters, Ch. M. 1996. The ecology and management of non-timber forest resources. The World Bank. Washington, D.C. World Bank Technical Paper Number 322. 157 p.
- Pierce, S.M. 1992. La Selva Biological Station history: Colonization/land use/ deforestation of Sarapiquí, Costa Rica. Thesis for the degree of Master of Science. Colorado State University, USA. 320 p.
- Pizo, M.A. 1997. Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 13:559-578.
- Quirós, D. y B., Finegan. 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica: definición de un plan operacional y resultados de su aplicación. CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico No. 225. 25 p.
- Quirós, D. y B. Finegan. 1996. Manejo en un bosque muy húmedo premontano área de demostración e investigación la Tirimbina. Series de enseñanza No. 34. CATIE. p. 13-24
- 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 México. New York, Oxford. Oxford University Press. 334 p.
- Richards, P.W. 1952. The tropical rain forest, Cambridge: Cambridge University Press.
- Robinson, J.G. 1996. Hunting wildlife in forest patches: an ephemeral resource *In* Forest patches in tropical landscapes. Ed Schelhas, J y R. Greenberg. Island Press. Washington, D.C. p. 111-130.
- Rodríguez, J.M. y Vaughn, Chr. 1985. Notas sobre la ecología de la guatusa (*Dasyprocta punctata* Gray) en el Bosque Seco Tropical de Costa Rica. *Brenesia* 24:353-360.
- Sánchez-Cordero, V. y R. Martínez-Gallardo. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in México. *Journal of Tropical Ecology*. 12:139-151.
- Sanford, Jr. R.L., P. Paaby, J.C. Luvall y E. Phillips. 1994. Climate, geomorphology and aquatic systems. *In* La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest. McDade, L.A., K.S. Bawa, H.A. Hespenheide y G.S. Hartshorn (Ed.). p 19-33

- Schelhas, J. y R. Greenberg. 1996. Forest patches in tropical landscapes. Island Press. Washington, D.C. 426 p.
- Schupp, E.W. y W.J. Frost. 1989. Differential predation of *Welfia georgii* seeds in treefall gaps and the forest understory. *Biotropica* 21(3):200-203.
- Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108:15-29.
- Silva-López, G., Benítez Rodríguez, J., y Huerta-Jiménez, J. 1993. Uso del hábitat por monos araña (*Ateles geoffroyi*) y aullador (*Alouatta palliata*) en áreas perturbadas. *In Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Medellín, R., Ceballos, G. (ed). Publicaciones especiales, Vol. 1. Asociación Mexicana de Mastozoología A.C. México. 464 p.
- Sollins, P., F. Sancho M., R. Mata Ch. y R.L. Sanford Jr. 1994. Soils and soil process research. *In La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest*. McDade, L.A., K.S. Bawa, H.A. Hespeneheide y G.S. Hartshorn (Ed.). p 34-53
- Terborgh, J. y S.J. Wright. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two Neotropical forests. *Ecology* 75(6):1829-1833.
- Terborgh, J., E. Losos, M.P. Riley y M. Bolaños R. 1993. Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an Amazonian forest. *Vegetatio* 107/108:375-386.
- Thiollay, J.M. 1992. The influence of selective logging on bird species diversity in a Guiana rain forest. *Conservation Biology* 6:47-63.
- Torrealba, S.I.M. 1993. Ecología de los grupos de saínos (*Tayassu tajacu*) y daños que ocasionan en los cultivos vecinos a la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. Tesis de Maestría en Vida Silvestre. Universidad Nacional, Costa Rica.
- Vandeermere, J.H. 1979. Hoarding behavior of captive *Heteromys desmarestianus*, (Rodentia) on the fruits of *Welfia georgii*, a rainforest dominant palm in Costa Rica. *Brenesia* 16:107-116.
- Vera, N.E. 1994. Variación de microclima y su efecto sobre las características fotosintéticas y de morfología foliar de 10 especies arbóreas de un bosque lluvioso de Costa Rica. Tesis Magister Scientiae. Turrialba, Costa Rica. CATIE.
- Verissimo, A.P. Barreto., M. Mattos., R. Tarifa y Ch. Uhl. 1992. Logging impacts and prospects for sustainable forest management in an old Amazonian-frontier: the case of Paragominas. *Forest Ecology and Management* 55:169-199.
- Whitmore, T.C. 1995. Comparing Southeast Asian and other tropical rainforests. *In Ecology, conservation and management of Southeast Asian rainforests* (ed.) R.B. Primack y T. Lovejoy. Yale University Press. London. p 5-15.

- Whitmore, T.C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance and species loss. *In* Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities (Ed.) W.F. Laurence y R.O. Bierregaard, Jr. Chicago University Press. Chicago, USA. p 3-12
- Whitney, K.D., M.K. Fogiel, A.M. Lamperti, K.M. Holbrook, D.J. Sauffer, B.D. Hardesty, V.T. Parker y T.B. Smith. 1998. Seed dispersal by *Ceratogymna* hornbills in the Dja Reserve, Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*. 14:351-371.
- Wilkie, D.S., J.G. Sidle y G.C. Boundzanga. 1992. Mechanized logging, market hunting, and a bank loan in Congo. *Conservation Biology*. 6(4):570-80.