

Thesis  
J77r

**INSTITUTO AGRONOMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ENSEÑANZA**

**PROGRAMA DE ENSEÑANZA PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACION**

**ESCUELA DE POSGRADUADOS**

RECIBIDO  
DICIEMBRE 2000

**REGENERACIÓN TEMPRANA DE DOS ESPECIES ARBÓREAS DE  
SEMILLA GRANDE EN BOSQUES FRAGMENTADOS DE  
LA ZONA NORTE DE COSTA RICA**

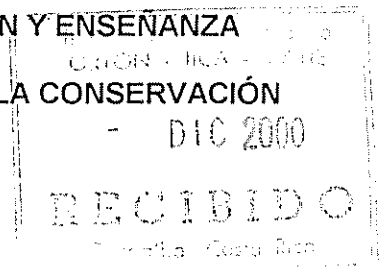
**POR**

**GABRIELA JONES ROMAN**

**CATIE**

Turrialba, Costa Rica  
2000

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA  
PROGRAMA DE ENSEÑANZA PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACIÓN  
ESCUELA DE POSTGRADO



REGENERACIÓN TEMPRANA DE DOS ESPECIES ARBÓREAS DE SEMILLA GRANDE  
EN BOSQUES FRAGMENTADOS DE LA ZONA NORTE DE COSTA RICA

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

*Magister Scientiae*

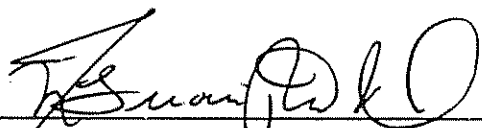
Por  
✓  
Gabriela Jones Román


Turrialba, Costa Rica  
2000


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

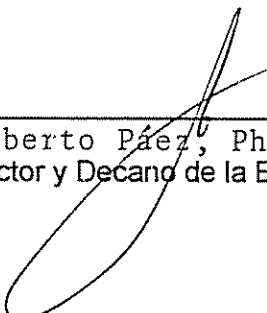
**MAGISTER SCIENTIAE**

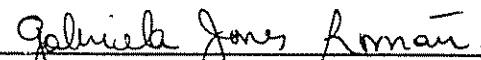
FIRMANTES:

  
\_\_\_\_\_  
Manuel Guariguata, Ph.D.  
Consejero Principal

  
\_\_\_\_\_  
Bryan Finegan, Ph.D.  
Miembro Comité Consejero

  
\_\_\_\_\_  
José Joaquín Campos Arce, Ph.D.  
Miembro Comité Consejero

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

  
\_\_\_\_\_  
Gabriela Jones Román  
Candidato

## DEDICATORIA

A mi esposo Harold por su enorme paciencia, apoyo y dedicación; a mi madre por su inmenso amor; a mi papá por enseñarme que el esfuerzo da frutos; y a mis hermanos y sobrinas por estar siempre a mi lado.

## AGRADECIMIENTOS

A Dios por todas las bendiciones que ha derramado sobre mí.

A Manuel Guariguata, por su gran apoyo y dedicación a través de toda esta investigación.

A Bryan Finegan, por su valioso aporte y entusiasmo en todo momento.

A José Joaquín Campos, por sus acertadas sugerencias y comentarios.

Al Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), a la Cátedra Latinoamericana de Ecología en el Manejo de Bosques Tropicales (CATIE) y al Programa de Becas del Corredor Biológico Mesoamericano (BMZ y WWF), por la valiosa ayuda económica que hizo posible la realización de esta investigación.

Al Proyecto de Silvicultura de Bosques Naturales (PROSIBONA/CATIE), a la Fundación para el Desarrollo y la Conservación de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR) y al Área de Conservación Cordillera Volcánica Central MINAE por su invaluable colaboración.

A todos los miembros de la Escuela de Posgrado por su amistad y colaboración

Un agradecimiento especial al personal de la Unidad de Manejo de Bosques y al Laboratorio de Raíces del CATIE por el apoyo en la logística.

Y a todas aquellas valiosas manos que colaboraron en las labores de carga y siembra de las plántulas porque sin ellas esta investigación no hubiera sido posible.

## CONTENIDO

	Pag.
LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE CUADROS	viii
RESÚMEN	ix
ABSTRACT	xi
1.INTRODUCCIÓN	1
1.1 Objetivos	3
1.2 Hipótesis	3
2.REVISIÓN DE LITERATURA	5
2.1 Bosques lluviosos tropicales	5
2.2 Fragmentación de los bosques tropicales	6
2.3 Los fragmentos de bosque en el contexto de sus condiciones abióticas y bióticas	6
2.4 El paisaje de la Zona Norte de Costa Rica	10
2.5 Descripción de las especies de estudio	11
2.5.1 <i>Carapa guianensis</i>	11
2.5.2 <i>Dipteryx panamensis</i>	13
3.MATERIAL Y MÉTODOS	15
3.1 Area de estudio	15
3.1.1 Estación Biológica La Selva	16
3.1.2 Bosques fragmentados	16
3.1.2.1 Bosque Starke	17
3.1.2.2 Bosque Rojomaca	18
3.1.2.3 Bosque Paniagua	18
3.2 Metodología	19
3.2.1 Experimento del trasplante de plántulas	19
3.2.2 Estimación del reclutamiento per cápita para cada especie de árbol	24
3.2.3 Composición de mamíferos en cada bosque	25
4. RESULTADOS	26
4.1 Experimento del transplante de plántulas	26
4.1.1 Análisis de supervivencia	26
4.1.2 Area específica foliar y otras variables del desempeño	31

	Pag.
4.2 Muestreos de regeneración	33
4.3 Composición de mamíferos	34
5. DISCUSIÓN	37
5.1 Supervivencia de las plántulas	37
5.2 Area específica foliar y otras variables del desempeño	40
5.3 Regeneración en los bosques	41
5.4 Composición de la mastofauna	42
6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	44
7. LITERATURA CITADA	45

## LISTA DE FIGURAS

		Pag.
Figura 1	Esquema que ilustra la ubicación geográfica de los bosques de estudio en Sarapiquí, Zona Norte de Costa Rica.	15
Figura 2	Diseño del experimento para el transplante de plántulas en cuatro bosques: Estación Biológica La Selva (Bosque continuo) y tres fragmentos de bosque aprovechados (Starke, Rojomaca y Paniagua).	21
Figura 3	Esquema que muestra el arreglo espacial utilizado en la colocación de los grupos de plántulas a lo largo de la franja de 250 metros de largo. El diagrama muestra sólo seis repeticiones de plántulas ubicadas en cada sitio de estudio.	22
Figura 4	Porcentaje de supervivencia (promedio $\pm$ 1 desviación estándar) de plántulas con semilla y sin semilla de <i>Dipteryx panamensis</i> luego de diez semanas y <i>Carapa guianensis</i> luego de cinco semanas bajo dos condiciones de exclusión (con jaula y sin jaula) en cuatro bosques de la Zona Norte de Costa Rica. La Selva es el bosque continuo y protegido de la cacería; Starke, Rojomaca y Paniagua son los fragmentos de bosque sin protección de cacería.	28
Figura 5	Mortalidad (%) de plántulas de <i>Dipteryx panamensis</i> y <i>Carapa guianensis</i> según la causa más probable en orden de magnitud (de mayor incidencia a menor) en cuatro bosques de la Zona Norte de Costa Rica. La Selva es el bosque continuo y protegido de la cacería; Starke, Rojomaca y Paniagua son los fragmentos de bosque sin protección de cacería.	30
Figura 6	Area específica foliar (promedio $\pm$ 1 desv. est.) de plántulas de <i>Dipteryx panamensis</i> después de 10 semanas en cuatro bosques de la Zona Norte de Costa Rica. La Selva es el bosque continuo y protegido de la cacería; Starke, Rojomaca y Paniagua son los fragmentos de bosque sin protección de cacería.	31
Figura 7	Altura (promedio $\pm$ 1 desv. est.) de plántulas de <i>Dipteryx panamensis</i> al momento de la siembra (inicio) y las supervivientes después de 10 semanas (fin) en cuatro bosques de la Zona Norte de Costa Rica. La Selva es el bosque continuo y protegido de la cacería; Starke, Rojomaca y Paniagua son los fragmentos de bosque sin protección de cacería.	32
Figura 8	Éxito (promedio $\pm$ 1 desv. est.) de las plántulas (expresado como el producto del número de plántulas supervivientes por réplica y su respectiva altura promedio) de <i>Dipteryx panamensis</i> en los cuatro bosques de estudio. La Selva es el bosque continuo y protegido de la cacería; Starke, Rojomaca y Paniagua son los fragmentos de bosque sin protección de cacería.	33
Figura 9	Estimación de la regeneración natural temprana per cápita (brinzales: 0.30 m a < 1.5 m de altura y latizales bajos: > 1.5 m a 4.9 cm de dap) de <i>Dipteryx panamensis</i> y <i>Carapa guianensis</i> en cuatro bosques de la Zona Norte de Costa Rica.	34



## LISTA DE CUADROS

	Pag.
Cuadro 1	Número de observaciones directas (individuos y grupos de primates) e indirectas (huellas y excretas) de mamíferos a lo largo de 7 meses de evaluación en cuatro bosques de la Zona Norte de Costa Rica
	36

## RESUMEN

Jones-Román G. 2000. Regeneración temprana de dos especies arbóreas de semilla grande en bosques fragmentados de la Zona Norte de Costa Rica

**Palabras claves:** Regeneración temprana, plántulas, *Carapa guianensis*, caobilla, *Dipteryx panamensis*, almendro de montaña, plántulas de semilla grande, bosques fragmentados, Estación Biológica La Selva, manejo forestal, Zona Norte de Costa Rica, defaunación

En este estudio se evaluó el impacto de los mamíferos herbívoros y el crecimiento de las plántulas de semilla grande *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* en cuatro bosques de Sarapiquí, Zona Norte de Costa Rica. Starke (344 hectáreas), Rojomaca (117 ha) y Paniagua (142 ha) son fragmentos de bosque bajo manejo forestal los cuales son propensos a la incidencia de la cacería. La Estación Biológica La Selva (1536 ha) en unión con el Parque Nacional Braulio Carrillo es el único bosque continuo y protegido de la cacería en la zona.

Se determinó la supervivencia de las plántulas con semilla y sin semilla adherida de ambas especies bajo los tratamientos de exclusión de mamíferos y no exclusión. La altura, el área específica foliar y el éxito (producto del número de plántulas supervivientes y la altura promedio del grupo) se evaluó solamente para *D. panamensis*. Por otra parte, se obtuvo el reclutamiento per cápita (número de juveniles por árbol adulto) para ambas especies como un indicador del nivel de regeneración natural de cada bosque. Además, con el objetivo de estimar la composición de mamíferos y el grado de defaunación de los bosques fragmentados se realizaron caminatas dentro de cada bosque y se identificaron avistamientos (observaciones directas), huellas y heces (observaciones indirectas). //

Los resultados indican que La Estación Biológica La Selva a pesar de presentar una composición de herbívoros más compleja que los fragmentos de bosque no tuvo la mayor mortalidad de plántulas a consecuencia de este gremio. Probablemente, los carnívoros están manteniendo las poblaciones de herbívoros controladas, o bien la disponibilidad de recursos alimentarios es mayor y la presión que están ejerciendo los mamíferos por el recurso plántulas no es tan fuerte. La mortalidad de plántulas observada en los fragmentos de bosque evidencia que estos sitios son parte del hábitat utilizado por especies de mamíferos de pequeño y mediano tamaño.

Las semillas adheridas a las plántulas de ambas especies fueron un potencial atrayente para las especies de mamíferos, aún cuando esta preferencia no incidió en una mayor mortalidad de las plántulas con semilla, especialmente en el caso de *C. guianensis*. La mayor mortalidad de plántulas con semilla y sin semilla de *C. guianensis* a consecuencia del ataque de mamíferos y la baja regeneración natural obtenida sugieren que los herbívoros ejercen una mayor presión sobre esta especie forestal.

Por su parte, el crecimiento de las plántulas de *D. panamensis* y el nivel de regeneración parece ser más satisfactorio en los fragmentos de bosque que en el bosque continuo lo cual podría deberse a una mayor incidencia de luz en los bosques aprovechados.

En conclusión, la supervivencia de plántulas de semilla grande está experimentando alteraciones en los bosques fragmentados ya que estos sitios están siendo utilizados por mamíferos herbívoros de pequeño y mediano tamaño. A pesar de que los remanentes de bosque parecen poseer condiciones abióticas más favorables para la regeneración de las especies de estudio, el efecto de los mamíferos en estos bosques no debe subestimarse. Los resultados obtenidos señalan que la interacción planta-herbívoro debería de contemplarse en las estrategias que incluyan el manejo y la conservación de estas especies forestales, y que es necesario fomentar acciones tendientes a la conservación de poblaciones de depredadores de herbívoros mediante la conectividad de estos remanentes de bosque en el paisaje.

## ABSTRACT

Jones-Román, G. 2000. Early regeneration of two large-seed species in fragmented forests of North Zone of Costa Rica.

**Key words:** Seedlings regeneration, *Carapa guianensis*, royal mahogany, *Dipteryx panamensis*, tonka bean tree, large-seed seedlings, fragmented forests, forest management, Costa Rica's North Zone, defaunation

// This research evaluated the impact of mammals and the seedling performance of large-seed species *Dipteryx panamensis* and *Carapa nicaraguensis* in four forests of Sarapiquí, Costa Rica north zone. Starke (344 hectares), Rojomaca (117 ha) and Paniagua (142 ha) are forest fragments selectively logged and prone to hunting. In opposite, the Biological Station La Selva (1536 ha) in join with the Braulio Carrillo National Park is the last connected and protected forest of hunting in the zone.

Was evaluated seedling survivorship with and without seeds of both species in two mammal's exclusion treatments. Height, specific leaf area and seedling success (survival seedlings times survival groups height) was evaluated only for *D. panamensis*. Also, for both species was evaluated per capita recruitment (number of seedlings and saplings per reproductive tree) and was considerate as an indicator of natural regeneration level for each site. Additionally, diurnal walks in all sites were carried out to estimate mammal communities' composition and possible defaunation.

Results indicate that La Selva, besides its complex mammal community did not showed higher seedling mortality than forest patches. Probably, carnivore species controls herbivorous populations, or may be there is a higher availability of food resources and this may release pressure over seedlings. Seedling mortality observed in forest patches suggests that some small and middle-size mammals are using this kind of forest as part of their habitat.

Seeds bound to seedlings of both species were a potentially attractive for mammals, even when this preference don't produce a high seedling mortality specially in the case of *C. guianensis*. High seedling mortality presumably caused by mammals and signs of a low natural regeneration suggest that herbivorous can exert a strong pressure over this timber specie. In the other hand, seedlings growing and the level of natural regeneration in *D. panamensis* suggests a more successful regeneration process in forest patches probably due to higher incidences of light than in connected forest.

In short seedling survivor of large-seed species is undergoing some changes in fragmented forests, probably because this sites are part the habitat for small and mid-sizes herbivorous. Although forests patches seem to have better abiotic conditions for the natural regeneration of the studied species but the effect of mammals could not be underestimated.

Some suggestions can be derived from results of this research. It seems reasonable to include some considerations about plant-herbivorous interaction in management and conservation strategies for the studied species. Additionally, connectivity among forest patches could be a key action in order to maintain populations of herbivorous predators.

## 1. INTRODUCCIÓN

El efecto de los mamíferos herbívoros y granívoros en la composición y el nivel de regeneración del bosque ha sido estudiado por algunos autores, entre ellos De Steven y Putz (1984), Sork (1987) en Panamá y Dirzo y Miranda (1991) en México. Los dos primeros estudios compararon el grado de herbivoría de especies de plántulas con semillas grandes (*Dipteryx panamenis* y *Gustavia superba*) en dos sitios con composiciones faunísticas diferentes (Isla Barro Colorado y algunas localidades de tierra firme) y encontraron diferencias contrastantes en la regeneración temprana de las plantas. Ellos observaron que la supervivencia de plántulas fue mayor en las localidades de tierra firme, sitios en que la cacería había reducido el número de especies de mamíferos herbívoros y frugívoros. En contraste, la mortalidad de las plántulas de ambas especies fue mayor en el tratamiento de no-exclusión de mamíferos en la Isla Barro Colorado. Este hecho es atribuido a una mayor abundancia de granívoros y herbívoros en la isla en comparación con las localidades de tierra firme.

Dirzo y Miranda (1991) también comprobaron en dos bosques con contrastantes composiciones faunísticas que la extirpación de las comunidades de mamíferos herbívoros y granívoros podría estar influyendo en la densidad y diversidad de plántulas. Ellos encontraron que Montes Azules, el bosque con una composición faunística intacta tuvo una diversidad de plántulas 2.9 veces mayor que el bosque de Los Tuxtlas, sitio en que los cazadores han reducido las poblaciones de *Agouti* (tepezcuintle) y *Dasyprocta* (guatusa) y exterminado a *Tapirus* (danta), *Mazama* (cabro de monte), *Odocoileus* (venado cola blanca) y las especies de *Tayassu* (saíno y chanco de monte). Asimismo, el bosque de los Tuxtlas tuvo densidades de plántulas 2.3 veces mayores que Montes Azules, lo que sugiere diferentes niveles de regeneración en ambos bosques.

Aunado a la defaunación de los bosques, se ha comprobado en varias investigaciones que la fragmentación en los bosques tropicales también está incidiendo en la regeneración vegetal (Benítez-Malvido 1998; Laurance *et al.* 1998), pero pocos estudios han evaluado la regeneración de árboles en bosques fragmentados que podrían estar defaunados y a la vez están siendo aprovechados forestalmente. En este tipo de ecosistemas, muy probablemente la regeneración de ciertas especies cuyas semillas son dispersadas por vertebrados podría estar experimentando alteraciones dadas sus particulares condiciones microclimáticas y bióticas. Generalmente, la fragmentación de los bosques conlleva a un aumento en la

cacería de ciertas especies de aves y mamíferos dispersoras y depredadoras de semillas. Tal fenómeno en conjunto con la pérdida de hábitat, representa una amenaza para las poblaciones de estos animales y por ende podría afectar los procesos con los cuales éstos interactúan.

Para establecer cuán tan efectiva está siendo la regeneración de ciertas especies en los bosques fragmentados, adicional a las consideraciones en el proceso de dispersión, es importante establecer cuánto de lo ya dispersado logra sobrevivir. Si se asume, como se mencionó anteriormente, que en los bosques fragmentados, muchas poblaciones de mamíferos herbívoros ya están ausentes o sus abundancias se encuentran bastante reducidas, se podría esperar que la mortalidad de las plantas en sus primeros estadios de desarrollo no sea ocasionada en gran medida por vertebrados. No obstante, otras variables de tipo abiótico como la interacción conjunta del efecto de borde y las condiciones microclimáticas inherentes a los ecosistemas fragmentados, sí podrían incidir significativamente en la regeneración de ciertas especies vegetales.

Mediante esta propuesta de investigación se pretendió establecer si el nivel de regeneración a partir de plántulas de dos especies forestales es uno de los procesos biológicos que está siendo alterado en los bosques fragmentados bajo manejo forestal. Para cumplir con este objetivo se evaluó el desempeño de dos especies maderables que poseen semillas grandes en cuatro sitios del paisaje de la Zona Norte de Costa Rica (un bosque continuo y tres fragmentos de bosque) mediante la supervivencia de plántulas de *Carapa guianensis* y *Dipteryx panamensis* y el crecimiento y el área específica foliar en *D. panamensis* bajo condiciones de sotobosque.

Esta investigación pretende generar parte del conocimiento necesario para el manejo de las unidades de bosque fragmentados al nivel del paisaje, así como de la biodiversidad que éstos albergan. De la misma manera se desea aportar información de relevancia biológica a todas aquellas entidades y particulares involucrados en el manejo forestal sostenible de los bosques de la región norte de Costa Rica ya que en esta zona, los entes involucrados con el manejo forestal sostenible están realizando esfuerzos para generar conocimiento que contribuya al desarrollo sostenible de tal actividad.

Finalmente, la temática que se desarrolló en esta investigación es un aspecto pionero en la conservación y el manejo forestal de los bosques fragmentados del trópico, ya que la incorporación de criterios ecológicos a nivel de semilla y plántula en el manejo de los bosques es una situación reciente, así como el estudio de los procesos de regeneración natural en los bosques fragmentados.

## 1.1 Objetivos

**Objetivo General:** Establecer si la regeneración temprana de ciertas especies maderables de semilla grande difiere en bosques fragmentados bajo manejo forestal en comparación con un bosque continuo y protegido de la cacería.

### **Objetivos Específicos:**

1. Determinar la incidencia de la herbivoría por vertebrados y su influencia en la regeneración temprana de dos especies maderables en un bosque continuo protegido y tres fragmentos de bosque.
2. Evaluar el crecimiento y algunas características foliares de una especie forestal en un bosque continuo protegido y tres fragmentos de bosques aprovechados.

## 1.2 Hipótesis

### **Hipótesis general**

El éxito de la regeneración de las especies *Carapa guianensis* y *Dipteryx panamensis* difiere en los bosques fragmentados bajo manejo forestal en contraste con un bosque continuo y protegido de la cacería.

### **Hipótesis específicas**

1. Los bosques fragmentados debido a la pérdida de hábitat y al efecto de la cacería se asocian con una reducción de la mastofauna. De este modo se espera que la herbivoría por este gremio afecte en menor grado la supervivencia de las plántulas, y por ende su nivel de regeneración, en los bosques fragmentados al compararlos con el bosque continuo y protegido de la cacería.
2. Las semillas grandes de *C. guianensis* y *D. panamensis* permanecen adheridas a las plántulas durante gran parte de su desarrollo proveyéndoles nutrimento. Este hecho en conjunto con la preferencia de la mastofauna por estas semillas, que contienen altas reservas nutritivas, podría aumentar la probabilidad de depredación por parte de mamíferos granívoros. Por lo tanto, se espera que las plántulas de las dos especies bajo estudio que aún posean las semillas adheridas sean más depredadas que aquellas plántulas que no las

tienen.

3. Los bosques bajo manejo forestal en contraste con los no manejados, presentan algunas condiciones abióticas más marcadas que influirán en el crecimiento y la morfología de las plántulas. En bosques aprovechados se ha encontrado una mayor incidencia de luz y asociado a la fragmentación del bosque se puede esperar una mayor temperatura y menor humedad. Por esta razón se espera que los factores abióticos en conjunto con un mayor efecto de borde en los fragmentos influyan significativamente en el crecimiento y las características foliares de las plántulas de *Dipteryx panamensis*.



## 2. REVISIÓN DE LITERATURA

### 2.1 Bosques lluviosos tropicales

Los bosques lluviosos tropicales del mundo se localizan en las tierras tropicales de Africa, Asia y América. En este último continente se encuentra la mayor extensión de estos bosques, ocupando casi la mitad del área global, es decir unos 4 000 kilómetros cuadrados (Whitmore 1998). La base del Amazonas y el Orinoco en Sur América es la extensión más grande del bosque lluvioso tropical, en segundo lugar están los bosques a través de los Andes en las costas de Colombia y Ecuador y la extensión que abarca Centro América hasta Veracruz en la parte más sur de México. En tercer lugar se encuentra una franja de 50 kilómetros de ancho de bosque en las montañas de la costa atlántica de Brasil que se extiende hasta los alrededores de Río de Janeiro, del cual existe actualmente sólo un 12% de bosque (Whitmore 1998).

Las causas de la riqueza florística de los bosques tropicales han sido ampliamente discutidas y en algunos casos resulta polémica (Begon *et al.* 1996), pero existe un consenso general acerca de la gran diversidad y variación que albergan estos ecosistemas. Es así como Gentry y Dodson (1987) registraron 233 especies de plantas vasculares en una parcela de 100 m<sup>2</sup> ubicada en un bosque húmedo de las tierras bajas de Costa Rica; mientras que de manera contrastante, en parcelas 10 veces más grandes ubicadas en tres bosques del oeste de Ecuador se obtuvieron abundancias similares e incluso menores.

Esta diversidad ha sido ampliamente utilizada por las poblaciones humanas a través de toda su historia, y es de esta forma como los bosques tropicales actualmente se encuentran bajo una creciente presión de uso que amenaza con la pérdida de muchas de sus especies (Whitmore 1990, Bennett 1999). Adicionalmente a este hecho, la alarmante pérdida de los bosques tropicales sigue incrementando. Así por ejemplo, en el período comprendido entre 1981 y 1990 se perdieron, a causa de la deforestación, unas 154 millones de hectáreas de bosque, de las cuales cerca de la mitad estaban en América. A esta cifra deben incrementarse cerca de 5.6 millones de hectáreas que fueron taladas en ese período, cantidad que representó un 67% del bosque del Caribe y América Central (Whitmore 1997).

Finalmente, debe mencionarse que la pérdida de los bosques conlleva a uno de los problemas actuales más graves asociados con el mantenimiento de la diversidad de los bosques tropicales: la fragmentación.

## **2.2 Fragmentación de los bosques tropicales**

La fragmentación de los bosques es la reducción en el tamaño de grandes masas de bosque nativo, lo cual genera bloques de bosque de diferentes tamaños, formas y a diversos grados de aislamiento en el paisaje. Dichos remanentes de bosque resultan bajo la influencia de diversas condiciones ambientales debido a que se encuentran rodeados de una matriz de pastizales, áreas agrícolas y ciudades.

Tal situación expone a la biota de tales ecosistemas, separados por una abrupta transición de borde (Murcia 1995), a una interacción que ha sido en muchos casos motivo de extinción para especies naturalmente sensibles a perturbaciones en su hábitat (Schelhas y Greenberg 1996). Por ejemplo, Saunders *et al.* (1993), mencionaron que en un área de 14 millones de hectáreas en Kellerberrin al oeste de Australia, se ha perdido el 93% de la vegetación nativa así como 13 de las 43 especies de mamíferos (excluyendo murciélagos). La avifauna, también ha experimentado un marcado decline en los últimos 90 años, ya que se han reducido las poblaciones de 14 especies de aves no paserinas y 24 especies de paserinos. La reducción en la biota del área de Kellerberrin se ha asociado con la pérdida del bosque, la introducción de especies exóticas y endémicas de la región.

Asimismo, se cree que el pastoreo de animales domésticos como las ovejas en los remanentes de bosque y la incidencia de factores asociados con la matriz que rodea a los fragmentos están afectando las reducidas poblaciones nativas de plantas y animales. Por otra parte, la disminución paulatina del tamaño de los fragmentos a través del tiempo es otro de los factores que influye en el decline de ciertas especies, ya que se ha demostrado la relación que existe entre la desaparición de ciertos taxa y la reducción de su hábitat (Bennett 1999).

## **2.3 Los fragmentos de bosque en el contexto de sus condiciones abióticas y bióticas**

Diversos estudios han comprobado que las condiciones ambientales y bióticas que prevalecen en los alrededores y en el fragmento afectan de manera significativa el desempeño y la supervivencia de muchas de las especies animales y vegetales que habitan en ellos (Saunders *et al.* 1991; Hobbs 1993; Alverson *et al.* 1994; Kapos *et al.* 1997; Benitez-Malvido 1998; Murcia 1998; Bennett 1999). Entre los factores abióticos asociados con los bordes del fragmento se mencionan la mayor turbulencia del viento, la variabilidad en la temperatura, la mayor incidencia lateral de luz, y la menor humedad; mientras que la

invasión de malezas y vegetación de tipo secundario en los márgenes del fragmento y la alteración de procesos ecológicos como el flujo de energía y el ciclaje de nutrientes se mencionan entre los elementos de tipo biótico (Laurance 1997).

Uno de los factores de tipo abiótico más crítico para la regeneración de las plantas es la incidencia de la luz, y esto aún es más acentuado en el estadio de plántula (Clark y Clark 1987). De acuerdo con Murcia (1995), los bosques fragmentados a diferencia de los bosques densos presentan una mayor radiación solar producto de los cultivos y pastizales que componen la matriz circundante. Tal incidencia de luz es mayor cerca del suelo durante el día, mientras que en la noche la rerradiación se produce desde la atmósfera. Adicionalmente, debe considerarse la mayor incidencia lateral de la luz, lo cual según Clark y Clark (1987) favorece la regeneración de muchas especies de dosel.

Un aspecto interesante del presente estudio, relacionado con la incidencia de luz, puede presentarse en la regeneración de plántulas que estarán en los bosques fragmentados bajo manejo forestal. Esto se debe a que el aprovechamiento selectivo generará claros que en conjunto con la construcción de caminos de extracción, la creación de claros naturales y el mismo hecho de que el bosque sea un fragmento puede provocar una mayor incidencia de la luz que de una u otra forma influya en el crecimiento de las especies de estudio. Es así, como se esperaría una mayor incidencia de luz bajo el dosel de los fragmentos manejados que en los bosques continuos, como es el caso de la Estación Biológica La Selva.

Algunos estudios como los de Fetcher *et al.* (1987); Bongers *et al.* (1988) y Popma y Bongers (1988) han demostrado que las especies de plantas sometidas a diferentes regímenes de luz presentan ciertas características foliares particulares asociadas a tal variación ambiental. De manera general, se ha encontrado que las plantas sometidas a intensidades crecientes de luminosidad presentan un mayor crecimiento (Clark y Clark 1987; Bongers *et al.* 1988) y pesos específicos foliares mayores que aquellas plantas en condiciones de sombra (Evans 1972; Fetcher *et al.* 1987; Lambers y Poorter 1992).

El peso específico foliar se define como el peso foliar por unidad de área foliar, tal índice es muy sensible a los cambios lumínicos y ha sido muy utilizado para medir la respuesta de las plantas a cambios microclimáticos de su entorno (Evans 1972; Lambers y Poorter 1992). Adicionalmente, existen algunas generalidades respecto a sus valores; es así como las

plantas dependientes de claros tienen pesos específicos foliares mayores en comparación con las plantas tolerantes a la sombra (Popma *et al.* 1988). Similarmente, las hojas de sol en comparación con las hojas de sombra presentan este mismo patrón (Bongers y Popma 1988).

Los componentes bióticos, destacando entre ellos la herbivoría, también juegan un papel importante en la regeneración de las especies forestales de los bosques tropicales (Marquis 1984; Clark y Clark 1985; Marquis y Braker 1994; Coley y Barone 1996). Janzen (1970) mencionó que el alto número de especies arbóreas, la baja densidad y el distanciamiento de adultos de cada especie responden en gran medida a la acción de los depredadores de semillas y plántulas. Howe y Smallwood (1982) mencionaron que la mortalidad de plántulas es denso dependiente y que ésta aumenta por la acción de patógenos y herbívoros entre más cerca se establezcan las plántulas del árbol parental. En consecuencia, las semillas que logren dispersarse a mayores distancias del árbol parental incrementarían su probabilidad de supervivencia. Por esta razón, Howe y Smallwood (1982), Panell (1989), Terborgh (1992) y Guariguata *et al.* (2000) destacaron la importancia de las especies animales dispersoras de semillas y su función al incrementar las probabilidades de un establecimiento efectivo de muchos árboles tropicales.

De esta manera se observa que la regeneración de los árboles dispersados bióticamente ocurre gracias a un balance entre lo que logra establecerse y lo que es depredado. La regeneración de las especies de semillas grandes como *Carapa guianensis* y *Dipteryx panamensis* se ve favorecida por la presencia de grandes aves y mamíferos medianos como la guatusa (Flores 1992; Flores 1994). Esta última especie es clave en la regeneración de estos árboles ya que al alejar las semillas del árbol parental (mediante el proceso de dispersión) y enterrarlas, aumenta la probabilidad de que éstas germinen. Si bien es cierto que la guatusa es depredadora de semillas, también es una eficiente dispersora que en muchas ocasiones "olvida lo que guardo" y de esta forma favorece la regeneración de tales especies (Bonaccorso *et al.* 1980; Forget 1994).

En los bosques fragmentados la pérdida de hábitat y la cacería de muchas de las especies dispersoras (tanto aves como mamíferos medianos y grandes) y depredadoras (herbívoros y granívoros) induce a la desaparición de estos organismos (Redford 1992), por lo tanto el complejo proceso de la dispersión-depredación puede ser extensamente alterado y por ende

podría tener consecuencias negativas en la conservación de muchas especies de árboles, incluidas las especies del presente estudio.

El empobrecimiento de las comunidades de mamíferos en los bosques fragmentados, y en especial en aquellos de tamaño más pequeño, podría tener importantes consecuencias en el reclutamiento de las especies de árboles cuya polinización, dispersión y depredación de semillas dependa de tales organismos (Chiarello 1999). En el caso de los bosques fragmentados bajo manejo forestal la situación podría ser más crítica, ya que aparentemente la presión de cacería por estas especies es mayor (Bennett y Dahaban 1995) dado el fácil acceso por la matriz que los rodea y la construcción de los caminos de extracción de madera (Guariguata 1999 com. pers).

Por otra parte, la ausencia de mamíferos herbívoros en los parches de bosque podría tener implicaciones en la supervivencia de plántulas y semillas así como en la composición y estructura de sus comunidades. Dirzo y Miranda (1991) mencionaron que los herbívoros medianos (*Agouti paca*, *Dasyprocta punctata*, *Pecari tajacu* y *Tayassu pecan*) y grandes (*Mazama americana* y *Tapirus bairdii*) se consideran dentro de los principales agentes de cambio que modifican la estructura y diversidad del sotobosque neotropical, y desde luego esto a largo plazo repercute en la dinámica del bosque. Ellos mencionaron que algunas actividades de los mamíferos herbívoros tales como la depredación de semillas, el pisoteo y la herbivoría influye significativamente sobre el reclutamiento de las plántulas. Por lo tanto, la composición del bosque en algunos sitios donde estos mamíferos estuvieron ausentes es drásticamente diferente a los sitios que poseían estos animales.

De acuerdo con Sork (1987) y Leigh *et al.* (1993) al comparar bosques neotropicales con y sin mamíferos herbívoros se encontró una mayor supervivencia de las plántulas y las semillas en las áreas que carecían de estos animales. Similarmente, Terborgh y Wright (1994) en sus estudios con encierros experimentales en Barro Colorado, Manu y Perú encontraron una supervivencia de plántulas 20% mayor que la encontrada en ensayos sin exclusión. A pesar de que tales acontecimientos puedan parecer relativamente beneficiosos para el reclutamiento de alguna especie lo cierto es que la diversidad vegetal de estas áreas podría ser menor a la encontrada en sitios con una composición de mamíferos completa. Dirzo y Miranda (1991) al comparar dos bosques mexicanos- Los Tuxtlas, el cual ha perdido todos sus mamíferos herbívoros y Montes Azules, el cual conserva la mayoría de su

mastofauna- encontraron diferencias en sus diversidades vegetales. Los Tuxtlas tenía 2.3 veces más plántulas que Montes Azules, pero sólo un tercio de su diversidad. Ellos concluyeron que muy probablemente la defaunación contemporánea podría tener consecuencias significativas en la composición de los bosques tropicales.

Complementario a este último respecto, Dirzo y Miranda (1990), Terborgh (1992) y Asquith *et al.* (1997) concluyeron que la interacción de los gremios de mamíferos (en este caso herbívoros y sus depredadores) en un sitio, es un elemento de suma importancia en la complejidad vegetal de sus comunidades. Es decir, estos autores consideran que el balance entre la interacción herbívoro-depredador determinará la dinámica estructural de las comunidades vegetales en los bosques neotropicales, ya que por ejemplo, los depredadores como los pumas (*Puma concolor*) y jaguares (*Pantera onca*) regulan las densidades de población de los herbívoros, y éstos últimos a su vez limitan o inciden en el reclutamiento de las plántulas. Por lo tanto, si se da algún cambio o se interrumpe este ciclo de interacciones, la diversidad vegetal de tales ecosistemas lo reflejarán a largo plazo.

#### **2.4 El paisaje de la Zona Norte de Costa Rica**

Tradicionalmente, los bosques de la Zona Norte de Costa Rica, han sido aprovechados forestalmente. Esta condición aún prevalece, y ya la extracción del recurso maderero es más planificada y organizada (Butterfield 1994). Sin embargo, es importante recalcar que los bosques de esta zona ya no son los mismos del pasado ni en su extensión ni en sus condiciones biofísicas.

Actualmente, la Zona Norte se caracteriza por la presencia de diversos fragmentos de bosque, variables en tamaño y generalmente rodeados por pastizales y campos de siembra (Montagnini 1994). Tal condición implica que los fragmentos se encuentran inmersos en unidades de paisaje de constitución florística y de estructura vegetal muy diferentes, por lo que éstos no deberían de considerarse como parte de un continuo de bosque. Por esta razón, muy probablemente, algunos procesos claves como la regeneración vegetal, la dispersión de semillas y la polinización podrían estar experimentando alteraciones.

El proceso de fragmentación en la Zona Norte sigue ocurriendo, aún y cuando ya no sucede a las mismas tasas que en años anteriores. Es así como en 1976 los bloques de bosque tenían en promedio un área de 0.95 km<sup>2</sup> en contraste con un promedio de 0.25 km<sup>2</sup> en 1996 (Sánchez-Azofeifa *et al.* 1999). A pesar de la aparente disminución en los procesos de deforestación y fragmentación, Sánchez-Azofeifa *et al.* (1999) destacaron que probablemente el paisaje boscoso de la zona de Sarapiquí podría perder mucha de su biodiversidad, esto debido a la reducción de la cobertura vegetal ocurrida en el pasado y a la discontinuidad actual de estos ecosistemas.

Tales posibilidades deberían ser seriamente consideradas por las entidades y aquellos particulares interesados en desarrollar actividades extractivas en la zona. Esto sin lugar a duda, con el objetivo de conservar a futuro estos ecosistemas boscosos remanentes y a la vez mantener los procesos y servicios ambientales que proveen.

## **2.5 Descripción de las especies de estudio**

Las especies de árboles de esta investigación, *Carapa guianensis* y *Dipteryx panamensis* fueron seleccionadas con base en los siguientes criterios:

1. Estas especies de árboles que forman parte del dosel de los bosques lluviosos neotropicales, constituyen componentes biológicos de gran importancia en el paisaje de la Zona Norte ya que sus frutos son ampliamente utilizados por diversas especies frugívoras.
2. Dichas especies de árboles poseen semillas grandes, por lo cual son muy apetecidas por especies de mamíferos de mediano y gran tamaño. Tal condición podría estar influyendo en el éxito de la regeneración de estas especies.
3. Las dos especies son actualmente aprovechadas forestalmente y se ubican entre las especies más comercializadas por la industria forestal, dada la calidad y dureza de sus maderas (Flores 1992; Flores 1994).

### **2.5.1 *Carapa guianensis* Aubl. (caobilla, cedro macho)**

*Carapa guianensis* (familia Meliaceae) se encuentra en tierras bajas del Neotrópico que están permanente o periódicamente inundadas. Se distribuye desde Belice hasta la Amazonía Brasileña así como en las Antillas, desde Cuba hasta Trinidad y Tóbagu. En Costa Rica esta especie se localiza en la Zona Norte, Atlántica, Pacífico Central y su mayor densidad se encuentra entre los 40 y 100 metros sobre el nivel del mar. Esta especie forma rodales puros en muchas zonas, frecuentemente en bordes de pantanos o marismas

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

Dicha especie de dosel alcanza hasta dos metros de diámetro y una altura que va de 50 a 60 metros (Flores 1994a). La producción de frutos en esta especie es variable año con año. Es así como en la zona de Sarapiquí y alrededores la fructificación se concentra entre los meses de abril y julio (Frankie *et al.* 1974, Finegan 1999 com. pers.).

Los frutos de esta especie son una cápsula de color café corchosa y tiene un diámetro de 10-14 centímetros. Cuando estos frutos maduran caen del árbol y se parten en cuatro segmentos, cada uno generalmente con dos semillas (de 4 a 5 cm de diámetro y un peso promedio de 25-35 gramos). Las semillas tienen tres lados planos y uno redondeado (McHargue y Hartshorn 1991).

De acuerdo con McHargue y Hartshorn (1991) los árboles con diámetros a la altura del pecho entre 60 y 100 cm producen de 2 000 a 4 000 semillas, las cuales al caer, de un 80 a un 90% son rápidamente removidas o depredadas por vertebrados herbívoros. Se menciona que los principales agentes dispersores de estas semillas son las guatusas (*Dasyprocta punctata*), sin embargo los pecaríes de collar (*Pecari tajacu*), los de labios blancos (*Tayassu pecari*), los tepezcuintles (*Agouti paca*) y los roedores menores contribuyen tanto a la mortalidad como a la dispersión de las semillas.

La germinación de las semillas se da rápidamente en suelos húmedos, cuando están debajo del árbol progenitor; sin embargo la humedad excesiva o la resequedad evitan su germinación. Cuando las semillas son enterradas por guatusas o tepezcuintles se evita el resecamiento y pueden germinar en sitios expuestos, de este modo las plántulas crecen aceleradamente a plena luz (McHargue y Hartshorn 1991).

El producto más apreciado de esta especie es su madera firme de usos diversos. Esta es muy utilizada en ebanistería, carpintería y construcción en general, ya que es considerada como un buen sustituto de otras maderas como la caoba (*Swietenia macrophylla*), el nogal (*Juglans nigra*) y el roble (*Quercus spp*). Además los aceites de las semillas son utilizados en la industria de jabón, velas e insecticidas, mientras que la corteza de este árbol tiene aplicaciones medicinales debido a la presencia de taninos (Flores 1994).



### 2.5.2 *Dipteryx panamensis* (Pittier) Record & Mell (almendro, almendrón, amarillo)

Esta especie perteneciente a la familia Fabaceae es endémica de Costa Rica, Panamá y Colombia. Es un árbol emergente muy abundante del bosque tropical húmedo, tropical muy húmedo y premontano húmedo. Su rango de distribución altitudinal va desde los 20 a los 1 300 m.s.n.m. *Dipteryx panamensis* es común en tierras bajas y planicies de la costa atlántica sobre suelos aluviales y arenosos y a veces, sobre suelos franco arcillosos y ácidos (Flores 1992).

Los árboles de *D. panamensis* cuando son adultos miden entre 15 y 50 m y alcanzan diámetros máximos entre 1.0 y 1.5 m. Sus fustes son rectos, lisos y de corteza pardo rojiza; mientras que sus raíces basales son amplias pero sin gambas. Las hojas de esta especie son alternas pinnadas y poseen de 10 a 20 folíolos. Las flores son hermafroditas y se agrupan en panículas terminales o laterales de 30 a 50 cm de longitud. Los frutos, por su parte, son vainas cortas gruesas y duras de seis a ocho centímetros de largo y de cuatro a cinco centímetros de ancho. La semilla de cada fruto suele medir de 4.5 a 6.0 cm de largo de 3.0 a 3.5 cm de ancho y de 1.0 a 1.6 cm de grosor (Flores 1992).

La época de floración de *Dipteryx panamensis* ocurre entre mayo y julio, mientras que la fructificación inicia en julio, pero los frutos maduros empiezan a caer entre noviembre y marzo. Muchos son los vertebrados que dependen de los frutos de esta especie de dosel, entre ellos más de un centenar de aves frugívoras, como las loras (*Amazona farinosa*, *A. autumnalis*), pericos (*Brotoyeris jugularis*) y guacamayas verdes (*Ara ambigua*); esta última especie come frutos y semillas inmaduras de *D. panamensis*. Otras aves grandes asociadas a este árbol son las oropéndolas (*Psarocolius montezuma*, *P. wagleri*) y los tucanes (*Ramphastos sulfuratus*, *R. swainsonii*), los cuales además de depredar las semillas logran dispersar una buena parte de ellas (Flores 1992).

En el caso de los mamíferos, varias especies de murciélagos frugívoros como *Carollia perspicillata*, *C. castanea*, *Artibeus jamaicensis* y *A. lituratus* comen el mesocarpo camoso de los frutos; sin embargo sólo *A. lituratus* es lo suficientemente grande como para lograr dispersarlos (Bonaccorso *et al* 1980). Otras especies depredadoras y dispersoras claves en la regeneración del almendro son las guatusas, ya que pueden llevar sus semillas a una distancia de hasta 50 metros (Flores 1992).

Los primordios foliares y el ápice del vástago de *D. panamensis* son piezas favoritas de los herbívoros, el ataque de las arañas y la invasión de hongos. Un detalle interesante de la biología de esta especie que valida la importancia de los dispersores como las guatusas, es que la mayor incidencia de la herbivoría y el daño del ápice se asocia con una gran densidad de plántulas y la proximidad de éstas al árbol progenitor (Flores 1992).

El principal producto comercial obtenido de esta especie es su madera, la cual a pesar de provenir de un árbol de crecimiento rápido es de las más pesadas, duras y perdurables. Se utiliza en la elaboración pesada de pisos industriales, puentes y en construcciones marinas como barcos (Flores 1992).

### 3. MATERIAL Y MÉTODOS

#### 3.1 Area de estudio

El sitio de estudio se localiza en el cantón de Sarapiquí, Provincia de Heredia. Sarapiquí se encuentra en la región baja de la vertiente caribeña de Costa Rica. La Zona Norte de Costa Rica y particularmente el área de Sarapiquí ha experimentado desde los años 70's una considerable pérdida de su cobertura forestal y actualmente presenta un paisaje altamente fragmentado.

La investigación se desarrolló en tres bosques fragmentados bajo manejo forestal así como en una parte del bosque primario de la Estación Biológica La Selva, el cual fue selectivamente maderado hace 30 años (Figura 1). La selección de los bosques fragmentados se fundamentó en la presencia simultánea de las dos especies de estudio así como en su ubicación respecto a la Estación Biológica La Selva.

Para lograr la selección de tales bosques se utilizaron mapas de la zona, así como los datos provenientes de parcelas permanentes de muestreo e inventarios forestales. A continuación se describirán brevemente algunos aspectos biofísicos de la Estación Biológica La Selva y de los bosques bajo manejo forestal seleccionados en este estudio.

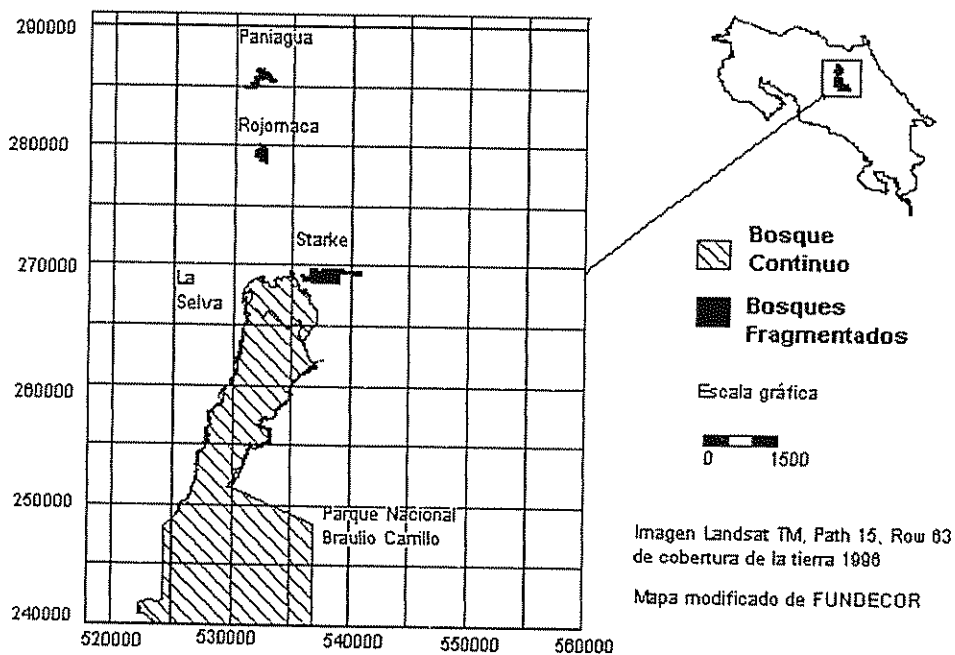


Figura 1. Esquema que ilustra la ubicación geográfica de los bosques de estudio en Sarapiquí, Zona Norte de Costa Rica

### 3.1.1 Estación Biológica La Selva.

La Estación Biológica La Selva se localiza en la confluencia de los ríos Puerto Viejo y Sarapiquí, específicamente a 10° 26'N, 83° 59'O. De acuerdo con la clasificación de Holdridge (1967), la estación se encuentra en la zona de vida de bosque muy húmedo tropical. La precipitación promedio anual en el área es de 4 metros, y su temperatura promedio es 25.8 °C, con un rango de variación diaria de 6 a 12 °C. Dicha reserva comprende aproximadamente 1 536 hectáreas y su mínima y máxima elevación es 35 y 137 m.s.n.m, respectivamente. El 55% del área total de La Estación es bosque primario, el 7% es bosque primario anteriormente talado de manera selectiva, el 11% es bosque secundario joven, el 18% es pastizal de sucesión temprana, el 8% son plantaciones abandonadas y un 0.5% son áreas demostrativas y de experimentación (McDade y Hartshorn 1994).

El área de bosque primario anteriormente intervenido fue utilizada como sitio control dada su condición de área protegida y por ubicarse dentro de la única gran extensión boscosa continua de la zona. Específicamente se llevaron a cabo los ensayos de supervivencia de plántulas en el Anexo Sarapiquí, Sendero Sarapiquí entre los 1 100 y 1 300 metros. Esta área tiene un historial complicado respecto al uso de la tierra, debido a su extensión, y a su constante cambio en el uso de la tierra y propietarios. Dicha zona tuvo pastizales, cultivos de subsistencia y actividades de extracción selectiva de madera (Pierce 1992 citado por Guariguata y Dupuy 1997).

En La Selva se presentan tres órdenes de suelos: entisoles (suelos jóvenes minerales que carecen de horizonte B), inceptisoles (suelos relativamente jóvenes con el horizonte B indistinguible) y ultisoles (suelos bien drenados con una acumulación de arcilla en el horizonte B). Los suelos del Anexo Sarapiquí pertenecen a la consociación "Matabuey", los cuales son suelos residuales (suelos derivados de coladas de lava), muy ácidos y ricos en materia orgánica (Sanford *et al.* 1994; Sollins *et al.* 1994).

### 3.1.2 Bosques fragmentados

La selección de los bosques fragmentados bajo manejo forestal se realizó a partir de datos provenientes de inventarios forestales y parcelas permanentes de muestreo de la Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central (FUNDECOR). A partir de un total de 24 fincas se seleccionaron, todas aquellas que poseían en un mismo sitio las dos especies de estudio y que a su vez no estuvieran muy distantes entre sí y de la Estación Biológica La

Selva; este último aspecto fue considerado básicamente por facilidades de tipo logístico. Finalmente como resultado de esta selección, se obtuvieron tres fincas para la realización del estudio.

A continuación se describirán los principales aspectos biofísicos de los bosques seleccionados, los cuales fueron tomados de los planes de manejo elaborados por la Fundación para el Desarrollo de la Cordillera Volcánica Central.

### 3.1.2.1 Bosque Starke

El bosque de Starke se ubica en el distrito de Puerto Viejo del cantón de Sarapiquí (provincia de Heredia). Su localización corresponde a las hojas cartográficas Río Cuarto 3347 II y Río Sucio 3447 III en las coordenadas verticales 536000-541000 y las coordenadas horizontales 269000-270000. La elevación mínima es de 30 m.s.n.m y la máxima de 50 m.s.n.m. El terreno presenta pendientes de 0 al 50%. El bosque bajo manejo forestal comprende 344.2 hectáreas de bosque, de las cuales el 85% es considerado bosque de producción de madera y el 15% es bosque de protección.

En este bosque se realizó un inventario forestal mediante un muestro aleatorio con 52 parcelas rectangulares de 0.3 hectáreas (100 x 30 metros) y con una intensidad de muestreo del 5.32% en árboles con un diámetro a la altura del pecho mayores a 30 centímetros.

El bosque presenta un área basal total de 14.63 m<sup>2</sup> por hectárea, y es dominado por la especie forestal *Pentaclethra macroloba* (gavilán). Esta especie tiene un área basal de 5.85 m<sup>2</sup> por hectárea. El número total de individuos por hectárea es de 85.28, incluyendo especies comerciales y no comerciales. *P. macroloba* presentó 30.52 individuos por hectárea.

Las especies de estudio, *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* presentan áreas basales (en m<sup>2</sup> por hectárea) de 1.10 y 0.15, respectivamente. *Dipteryx* presenta 1.67 individuos / ha y *Carapa* 0.65 individuos / ha.

### 3.1.2.2 Bosque Rojomaca

El bosque de Rojomaca mide 117 hectáreas y se ubica en Boca del Sucio en el distrito de Puerto Viejo del cantón de Sarapiquí (provincia de Heredia). Su localización corresponde a la hoja cartográfica Chaparrón 3347 I en las coordenadas verticales 531000-535000 y las coordenadas horizontales 278000-281000. La elevación mínima es de 20 m.s.n.m y la máxima de 40 m.s.n.m. El terreno presenta pendientes de 0 al 55%. El bosque bajo manejo forestal comprende 33.77 hectáreas de bosque, de las cuales el 95.5% es considerado bosque de producción de madera y el 4.5% es bosque de protección.

En este bosque se realizó un inventario forestal mediante un muestro aleatorio con 8 parcelas rectangulares de 0.3 hectáreas (100 x 30 metros) y con una intensidad de muestreo del 7.4% sobre el área total productiva.

El bosque presenta un área basal total de 15.16 m<sup>2</sup> por hectárea, y es dominado por la especie forestal *Pentaclethra macroloba* (gavilán). Esta especie tiene un área basal de 7.19 m<sup>2</sup> por hectárea. El número total de individuos por hectárea es de 76.67, incluyendo especies comerciales y no comerciales. *P. macroloba* presentó 35.83 individuos por hectárea.

Las especies de estudio, *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* presentan áreas basales (en m<sup>2</sup> por hectarea) de 0.72 y 0.05 respectivamente. *Dipteryx* presenta 2.08 individuos por hectárea y *Carapa* 0.42 individuos / ha.

### 3.1.2.3 Bosque Paniagua

El bosque de Paniagua se ubica en Santa Delia en el distrito de La Virgen del cantón de Sarapiquí (provincia de Heredia). Su localización corresponde a la hoja cartográfica Chaparrón 3347 I en las coordenadas verticales 529000-532000 y las coordenadas horizontales 285000-287000. La elevación mínima es de 30 m.s.n.m y la máxima de 240 m.s.n.m. El terreno presenta pendientes de 0 al 120%. El bosque bajo manejo forestal comprende 35.13 hectáreas y 34.85 constituyen el bosque de protección.

En este bosque se realizó un inventario forestal mediante 9 parcelas rectangulares de 0.3 hectáreas (100 x 30 metros) y con una intensidad de muestreo del 7.69% en árboles con un diámetro a la altura del pecho mayores a 30 centímetros.

El bosque presenta un área basal total de 16.40 m<sup>2</sup> por hectárea, y es dominado por la especie forestal *Pentaclethra macroloba* (gavilán). Esta especie tiene un área basal de 8.36 m<sup>2</sup> por hectárea. El número total de individuos por hectárea es de 106.26, incluyendo especies comerciales y no comerciales. *P. macroloba* presentó 50 individuos por hectárea.

Las especies de estudio, *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* presentan áreas basales (en m<sup>2</sup> por hectárea) de 0.70 y 0.13 respectivamente. *Dipteryx* presenta 1.48 individuos por hectárea y *Carapa* 0.74 individuos / ha.

### 3.2 Metodología

#### 3.2.1 Experimento del trasplante de plántulas

Mediante este experimento se evaluó el desempeño de las plántulas a través de las variables de supervivencia, crecimiento, éxito (definido como el producto del número de plántulas supervivientes y la correspondiente altura promedio del grupo) y área específica foliar.

El experimento fue realizado para cada especie de acuerdo con su época de fructificación en la Zona Norte y durante un período de diez semanas para el caso de *D. panamensis* y de cinco semanas para *C. guianensis*. La primera especie de estudio, *Dipteryx panamensis*, fue evaluada entre el 14 de abril y el 15 de junio; *Carapa guianensis* se evaluó del 22 de setiembre al 22 de octubre.

El diseño del experimento para *D. panamensis* en cada bosque consistió de 15 repeticiones o grupos con 32 plántulas cada uno. La mitad de las plántulas de cada grupo (16) tenía los cotiledones adheridos (de ahora en adelante se referirá a éstos como semilla) mientras que a la mitad restante (16) se les cercenaron las semillas. Al total de plántulas con y sin semilla de cada repetición (32) se sometieron de manera equitativa a la incidencia de dos condiciones de exclusión: 16 plántulas bajo el tratamiento de exclusión de mamíferos (con jaula) y 16 plántulas bajo el tratamiento de no exclusión (sin jaula). En resumen cada repetición está constituida de 8 plántulas con semilla bajo exclusión y no exclusión y 8 plántulas sin semilla bajo exclusión y no exclusión (Figura 2).

En el caso de *C. guianensis* se utilizó el mismo diseño pero con 10 grupos o repeticiones de 28 plántulas cada uno. Esto quiere decir que en cada repetición 14 plántulas tenían las

semillas adheridas y 14 no las tenían. Y de la misma manera 14 plántulas fueron sometidas al tratamiento de exclusión de mamíferos y 14 al tratamiento de no exclusión.

Para ambas especies las repeticiones o grupos de plántulas se localizaron cada 15 metros entre sí a lo largo de una franja de aproximadamente 250 metros de largo, esta franja fue ubicada al azar bajo condiciones de dosel y topografía similar en cada uno de los cuatro sitios de estudio y a una distancia promedio de 50 metros del borde del bosque. Los grupos de plántulas se colocaron a los lados de la franja, ubicando cada uno de los cuatro componentes de la repetición (plántulas con semilla en jaula y sin jaula, plántulas sin semilla en jaula y sin jaula) a dos metros de distancia entre sí (Figura 3). La colocación de los grupos de plántulas se realizó en las mismas localidades dentro de cada bosque para ambas especies. El principal criterio considerado a priori para la ubicación de estos grupos fue la presencia de dosel cerrado. Posteriormente, se utilizó un densiómetro esférico con el cual se tomaron cuatro medidas alrededor de cada grupo de plántulas y se obtuvo los porcentajes promedio de cobertura para cada bosque.

Las plántulas utilizadas en este estudio fueron propagadas en un vivero comercial de la zona; las cuales fueron sometidas a un periodo de adaptación dejándolas en el bosque una semana antes de iniciar el trasplante. Solamente se transplantaron aquellos individuos que estuvieron sanos al momento de la siembra.



Grupo o repetición	La Selva				Starke				Rojomaca				Paniagua			
	Con Sem		Sin Sem		Con Sem		Sin Sem		Con Sem		Sin Sem		Con Sem		Sin Sem	
	Exc	No Exc	Exc	No Exc	Exc	No Exc	Exc	No Exc	Exc	No Exc	Exc	No Exc	Exc	No Exc	Exc	No Exc
1	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
2	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
3	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
4	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
5	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
6	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
7	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
9	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
10	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
11	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
12	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
13	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
14	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
15	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8

Figura 2. Diseño del experimento para el trasplante de plántulas en cuatro bosques: Estación Biológica La Selva (Bosque continuo) y tres fragmentos de bosque aprovechados (Starke, Rojomaca y Paniagua). Para el caso de *Dipteryx panamensis*, en cada repetición se colocaron grupos de 8 plántulas con semilla adherida (Con Sem) y sin semilla (Sin Sem) bajo dos condiciones de exclusión: exclusión (Exc) para mamíferos herbívoros y no exclusión (No Exc). En el caso de *Carapa guianensis* se colocaron 10 grupos de 7 plántulas bajo las mismas condiciones que para *D. panamensis*.

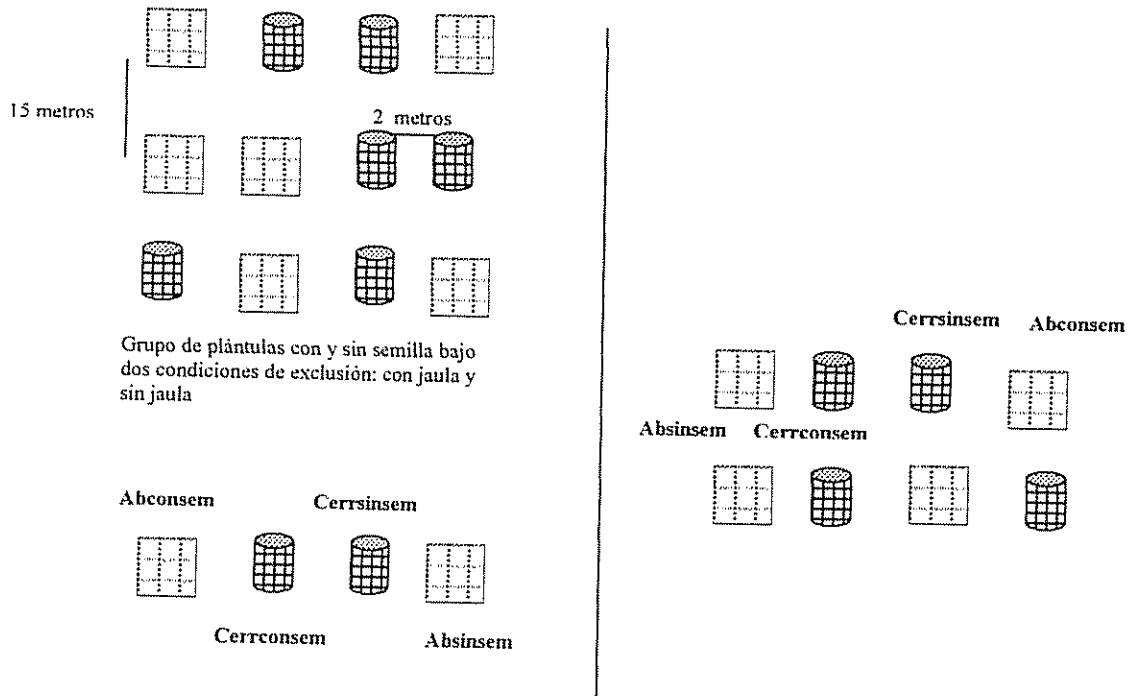


Figura 3. Esquema que muestra el arreglo espacial utilizado en la colocación de los grupos de plántulas a lo largo de la franja de 250 metros de largo. El diagrama muestra sólo seis repeticiones de plántulas ubicadas en cada sitio de estudio.

Abconsem: plántulas con semilla sin jaula, Cerrconsem: plántulas con semilla en jaula, Absinsem: plántulas sin semilla sin jaula, Cerrsinsem: plántulas sin semilla en jaula.

Para la elaboración de las jaulas o encierros de exclusión se utilizó malla de alambre de  $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}$  pulgadas. Estas jaulas tuvieron una altura y un diámetro aproximado de 70 centímetros. Las jaulas fueron sujetadas con tres varillas de construcción de  $\frac{1}{4}$  de pulgada de ancho y un metro de largo.

Las variables a determinar en este estudio para las plántulas de *Dipteryx panamensis* fueron: la supervivencia, el crecimiento expresado en la altura de la planta, el éxito de las plántulas y el área específica foliar (AEF). El área específica foliar se define como el área foliar ( $\text{cm}^2$ ) / peso seco foliar (g). En el caso de *Carapa guianensis* sólo se determinó la variable supervivencia de plántulas al final de cinco semanas de evaluación debido a atrasos en la fenología de la especie y a una alta mortalidad de plántulas al nivel de vivero. Tales

condiciones impidieron utilizar un número mayor de muestra y atrasaron el ensayo de transplante de esta especie lo que impidió la determinación de las otras variables evaluadas en *D. panamensis*.

Para determinar la proporción de plántulas supervivientes de ambas especies se realizó un conteo de los individuos vivos en los tratamientos de no exclusión y exclusión cada ocho días durante 10 semanas para *D. panamensis* y cinco semanas en el caso de *C. guianensis*, empezando el primer día después de establecer los experimentos de transplante. Asimismo, se identificó la causa más probable de mortalidad de acuerdo con los síntomas o indicios mostrados por la planta. Se establecieron tres categorías principales de daño de acuerdo con los siguientes criterios. Las plantas escarbadadas, arrancadas, majadas, quebradas en su tallo o la presencia de restos en el suelo fue atribuido a la acción de los vertebrados. El color "amarillento", la caída de hojas, los daños en la raíz y la presencia de "escamas blancas" en las hojas se atribuyeron a la incidencia de patógenos. La defoliación parcial o total y los cortes redondeados en las hojas fueron atribuidos a la acción de los insectos.

El crecimiento de las plántulas de *D. panamensis* se determinó mediante mediciones de altura a partir de la cicatriz de los cotiledones y hasta la intersección del último par de hojas. Tales mediciones fueron tomadas para todas las plántulas sin semilla al inicio de los ensayos y al final del período de evaluación para todos los individuos supervivientes. Las plántulas con semilla no fueron medidas para evitar la caída de las semillas. El "éxito" de las plántulas de *D. panamensis* se calculó multiplicando la proporción de individuos supervivientes por la altura promedio del grupo superviviente.

Adicionalmente, como una medida más precisa y sensible del efecto de las condiciones abióticas (principalmente la incidencia diferencial de luz) se determinó el área específica foliar. Tal análisis se realizó mediante la selección al azar de 25 plántulas por sitio. De estos individuos se seleccionaron todas las hojas sanas (libres de daños por hongos), las cuales fueron transportadas en bolsas plásticas hasta el laboratorio. Allí se midió el área foliar utilizando un Scanner HP Scanjet 6100c a color y el Programa Win RHIZO Pro<sup>®</sup> versión 3.9 a de la empresa Regent Instruments de Quebec, Canada. Todas las mediciones se realizaron sin el raquis de las plántulas. El área específica foliar se calculó mediante el promedio de todas las plántulas colectadas por sitio. El peso inicial de las hojas (peso húmedo) y el peso seco fueron medidos en una balanza analítica electrónica marca Precisa

la cual posee un grado de incertidumbre de 0.001 gramos. Las muestras foliares fueron secadas en una estufa con una temperatura que osciló entre los 50 y 55° C hasta alcanzar un peso constante (esto se logró una semana después de colocarlas en la estufa).

Mediante el área específica foliar se pretende determinar si *D. panamensis* presenta alguna variación entre los bosques bajo estudio. Fetcher *et al.* (1987) determinaron bajo diferentes regímenes de iluminación en la Estación Biológica La Selva que esta especie presentó mayores pesos específicos foliares y por lo tanto menores áreas específicas foliares al encontrarse en condiciones de alta iluminación.

Finalmente, se considera que el crecimiento en altura y el área específica foliar son las medidas que reflejarán mejor el efecto de las condiciones abióticas en conjunto; mientras que la supervivencia de las plántulas será una medida más sensible de la depredación por vertebrados herbívoros.

El análisis de los datos para la supervivencia se realizó a través de análisis de varianzas (ANDEVA) de dos vías que evaluaron las variaciones que pudieran darse a). entre bosques: el bosque continuo de la Estación Biológica La Selva y los tres fragmentos de bosque (Starke, Rojomaca y Paniagua); b). entre tratamientos de exclusión y no exclusión de mamíferos y c). entre plantas con y sin semilla. Los datos de incrementos en altura, el área específica foliar y el éxito se analizaron mediante pruebas de Kruskal-Wallis que evaluaron si habían diferencias entre bosques. Se utilizó un nivel de significancia del 5% en todas las pruebas realizadas.

### **3.2.2 Estimación del reclutamiento per cápita para cada especie de árbol**

Con el propósito de obtener un indicador adicional del nivel de regeneración natural en cada tipo de bosque y para cada una de las especies de estudio, se calculó la relación juvenil-adulto (número de juveniles/total de adultos) (ver Harrington *et al.* 1997).

Para este fin se identificaron árboles adultos en edad reproductiva que estuvieran a más de 40 metros de otro coespecífico reproductivo. Esto con el objetivo de tener una mayor certeza de que la regeneración de sus alrededores le correspondiera. En el caso de *Dipteryx panamensis* se seleccionaron cinco árboles adultos para cada sitio. Para *Carapa guianensis* solamente se seleccionaron tres individuos por sitio debido a su baja abundancia en los

bosques fragmentados.

A partir de cada adulto se trazaron ocho transectos lineales de 40 metros de largo y 2 metros de ancho en direcciones acordes a los cuatro puntos cardinales y a la combinación entre ellos. A lo largo de cada transecto se contaron los individuos pertenecientes a las categorías de brinzal (0.30 m a < 1.5 m de altura) y latizal bajo (>1.5 m- 4.9 cm de diámetro a la altura del pecho, dap) correspondiente a la especie seleccionada.

### **3.2.3 Composición de mamíferos en cada bosque**

Con el objetivo de evaluar la composición de especies de mamíferos presentes en los bosques de estudio y como indicativos del grado de defaunación se realizaron registros visuales e identificación de huellas y heces. La identificación de las huellas se realizó mediante moldes de yeso y el uso de la guía de identificación de mamíferos de Reid (1997).

Las observaciones de la mastofauna de los sitios se realizaron semanalmente a partir del 14 de abril y hasta el 22 de octubre en cada bosque en el recorrido hacia los experimentos de transplante. Adicionalmente, se realizaron para cada sitio tres caminatas dentro de senderos ya existentes en el bosque a lo largo de 1300 metros. Cada 300 metros se realizaron paradas de observación de 10 minutos con el objetivo de hacer conteos visuales de mamíferos. En La Selva se recorrió un total de 70.6 kilómetros, en Rojomaca 61.9 km y en Starke y Paniagua 21.3 km

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Experimento trasplante de plántulas

Las plantas del experimento de trasplante fueron colocadas bajo una cobertura promedio del 95% al 96% en los cuatro bosques de estudio.

#### 4.1.1 Análisis de supervivencia

La supervivencia de las plántulas con semilla de *Dipteryx panamensis* presentó diferencias significativas entre los bosques ( $F=14.43$ ,  $gl=3/119$ ,  $p<0.05$ ) pero no entre los tratamientos de exclusión ( $F=2.52$ ,  $gl=1/119$ ,  $p=0.1150$ ). La Selva, Starke y Paniagua presentaron los valores más altos de supervivencia y Rojomaca el menor (Figura 4), diferencia que fue significativa al realizar una prueba de comparación de parejas de medias (Tukey) ( $w=17.90$ ,  $\alpha=0.05$ ). Este último bosque fue el único sitio en el cual gran parte de la mortalidad de plántulas con semilla se puede atribuir al ataque de vertebrados, los cuales las excavaron, arrancaron y quebraron. En todos los casos quedaron restos de cotiledones partidos o mordidos, lo cual es una evidencia de la preferencia de los mamíferos por estas estructuras. En La Selva, Starke y Paniagua los cotiledones fueron susceptibles al ataque de insectos y a la humedad, situaciones que provocaron la caída de la mayoría antes de la segunda semana de evaluación.

La supervivencia de las plántulas sin semilla también mostró diferencias significativas entre sitios ( $F=3.98$ ,  $gl=1/119$ ,  $p<0.05$ ), pero no entre los tratamientos de exclusión ( $F=0.11$ ,  $gl=1/119$ ,  $p=0.7401$ ). La Selva y Rojomaca tuvieron las supervivencias más bajas de plántulas sin semilla (Figura 4), diferencia que fue significativa al compararlas con los otros dos bosques mediante una prueba de comparación de parejas de medias ( $w=16.18$ ,  $\alpha=0.05$ ). En conclusión, las plántulas con y sin semilla de *D. panamensis* experimentaron una mortalidad desigual entre los bosques y ningún efecto aparente del tratamiento de exclusión en la supervivencia de las plántulas.

La supervivencia de plántulas bajo el tratamiento de no exclusión (sin jaula) varió significativamente entre las plántulas con y sin semilla ( $F=4.04$ ,  $gl=1/119$ ,  $p<0.05$ ). En contraste, la supervivencia bajo el tratamiento de exclusión (con jaula) no fue significativamente diferente al comparar plántulas con y sin semilla ( $F=0.46$ ,  $gl=1/119$ ,  $p=0.4971$ ). Este hecho demuestra que las plántulas de *D. panamensis* con semilla bajo el tratamiento de no exclusión tuvieron una mortalidad mayor que las plántulas sin semilla bajo ese mismo tratamiento.

En el caso de *Carapa guianensis* la supervivencia de las plántulas con semilla fue significativamente diferente al comparar sitios ( $F=15.46$ ,  $gl=3/79$ ,  $p<0.01$ ) y tratamientos de exclusión y no exclusión ( $F=81.46$ ,  $gl=1/79$ ,  $p<0.01$ ). Starke y La Selva tuvieron las supervivencias más bajas en el tratamiento de no exclusión ( $w=16.61$ ,  $\alpha=0.05$ ) (Figura 4). La mayoría de las plántulas con semilla en Starke, La Selva y Rojomaca no tenían las semillas adheridas a las dos semanas de evaluación; fue común observar restos de semillas y semillas "sebadas" alrededor de los grupos de plántulas. El mecanismo utilizado por los mamíferos para adquirir las semillas varió entre los bosques. En algunas ocasiones las semillas fueron arrancadas sin dañar las plantas pero en otros casos las plántulas fueron arrancadas de raíz o quebradas a la altura de la base del tallo. En la Figura 4 se puede observar que las plántulas con semilla de *C. guianensis* experimentaron una mayor mortalidad bajo el tratamiento de no exclusión en los cuatro bosques de estudio.

La supervivencia de las plántulas sin semilla también difirió entre sitios ( $F=11.59$ ,  $3/79$ ,  $p<0.01$ ) y tratamientos de exclusión ( $F=9.17$ ,  $gl=1/79$ ,  $p<0.05$ ). Starke y La Selva fueron los bosques con las supervivencias más bajas de plántulas en el tratamiento de no exclusión ( $w=17.11$ ,  $\alpha=0.05$ ). En términos generales se observó una mayor mortalidad de plántulas bajo el tratamiento de no exclusión (Figura 4).

La supervivencia de plántulas de *C. guianensis* bajo el tratamiento de no exclusión no varió significativamente entre las plántulas con y sin semilla ( $F=2.22$ ,  $gl=1/79$ ,  $p=0.1402$ ). En contraste, la supervivencia bajo el tratamiento de exclusión fue significativamente diferente al comparar plántulas con y sin semilla ( $F=22.62$ ,  $gl=1/79$ ,  $p<0.01$ ). Tanto las plántulas con y sin semilla de *C. guianensis* presentaron una mayor supervivencia bajo el tratamiento de exclusión.

En conclusión, la mortalidad de las plántulas de *C. guianensis* a consecuencia del ataque de los mamíferos fue independiente de la condición de poseer o no la semilla, presentándose una mayor mortalidad de las plántulas bajo el tratamiento de no exclusión. En el tratamiento de exclusión se observó una mortalidad mayor de las plántulas sin semilla al compararlas con las plántulas con semilla bajo este mismo tratamiento. Este resultado se debió a la mayor incidencia de patógenos en las plántulas sin semilla.

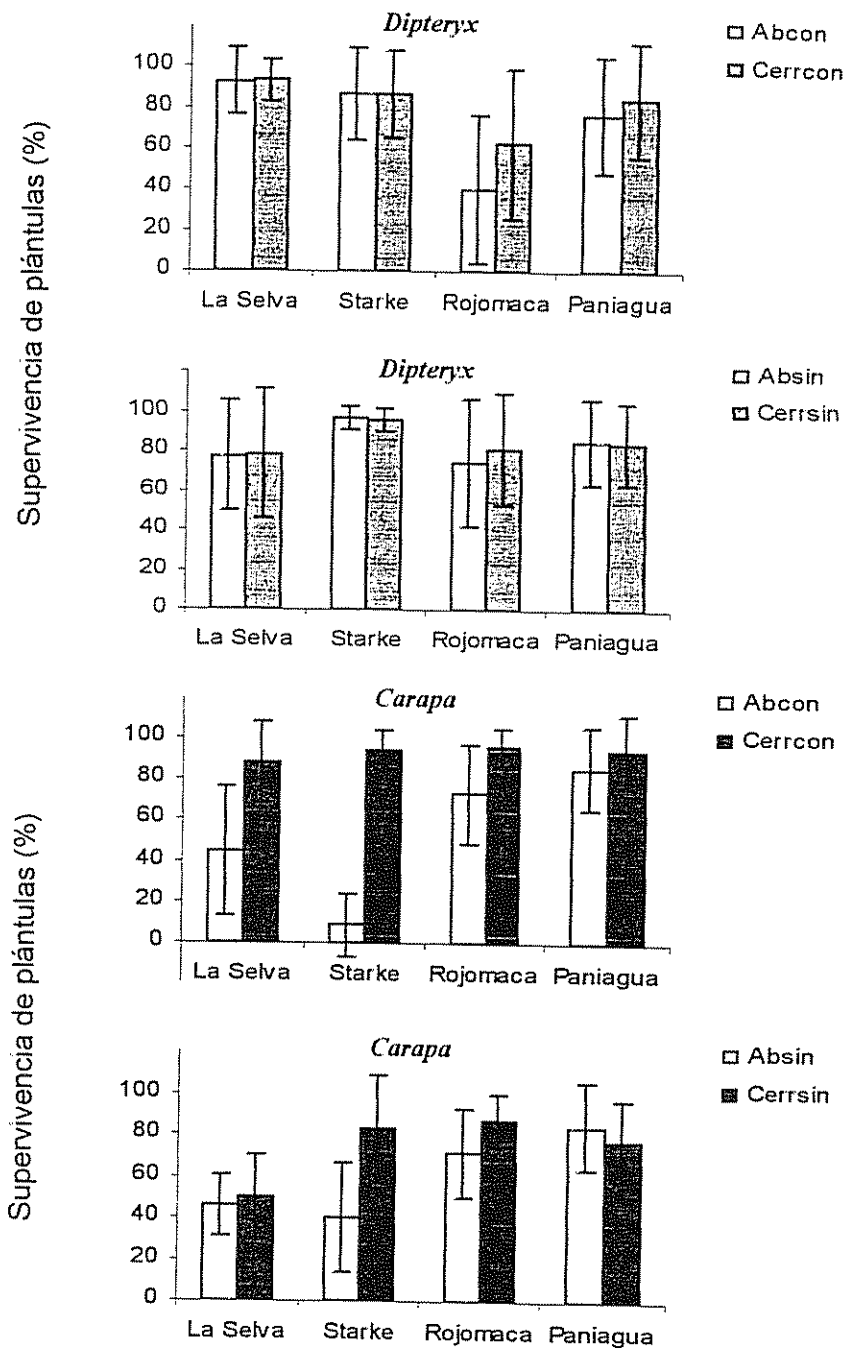


Figura 4. Porcentaje de supervivencia (promedio  $\pm$  1 desviación estándar) de plántulas con semilla y sin semilla de *Dipteryx panamensis* luego de diez semanas y *Carapa guianensis* luego de cinco semanas bajo dos condiciones de exclusión (con jaula y sin jaula) en cuatro bosques de la Zona Norte de Costa Rica. La Selva es el bosque continuo y protegido de la cacería; Starke, Rojomaca y Paniagua son los fragmentos de bosque sin protección de cacería. Abcon: Plántulas con semilla bajo no exclusión, Cerrcon: Plántulas con semilla bajo exclusión. Absin: Plántulas sin semilla bajo no exclusión. Cerrsin: Plántulas sin semilla bajo exclusión.



Las causas de mortalidad más probables que fueron observadas para *D. panamensis* y *C. guianensis* son en conjunto la incidencia de patógenos, el ataque de vertebrados y la herbivoría por insectos. La caída de ramas y el pisoteo por ganado (agrupados en la categoría de otras) fueron factores que las afectaron en menor grado (Figura 5).

Al final de 10 semanas de evaluación, el bosque que presentó la mayor mortalidad de plántulas de *D. panamensis* fue Rojomaca (n=169) mientras que Starke tuvo la menor (n=40). La incidencia de patógenos seguida por el ataque de vertebrados fueron los factores principales de la mortalidad de plántulas de *D. panamensis* en los cuatro bosques de estudio. Starke fue el bosque con la mayor incidencia de hongo (85%), seguido por Paniagua (67.1%), Rojomaca (63.9%) y La Selva (52.9%). En cuanto al ataque por parte de vertebrados, La Selva presentó el mayor porcentaje (32.9%) seguida por Rojomaca (30.2%), Paniagua (7.1%) y Starke (5%). Solo en Rojomaca y en La Selva la mayor mortalidad de plántulas se debió a la acción de los patógenos y el ataque de vertebrados; en Rojomaca murieron el 94.10% de las plántulas mientras que en La Selva el 85.8% (Figura 5).

La mortalidad de plántulas de *C. guianensis* fue mayor en Starke y La Selva (n=122 y 116, respectivamente) en comparación con Rojomaca (n=51) y Paniagua (n=37). La primera causa de mortalidad fue el ataque de vertebrados seguido por la incidencia de patógenos. Starke fue el bosque que presentó el mayor porcentaje de mortalidad debido a vertebrados (86.1%), seguido por Rojomaca (51%) y La Selva (46.6%); mientras que la incidencia de patógenos fue mayor en Paniagua (59.5%) que en Rojomaca (49%), La Selva (40.5%) y Starke (13.9%). A diferencia del caso de *Dipteryx* la acción de los vertebrados y los patógenos (en este orden) fueron los responsables de la mayor mortalidad en los cuatro bosques. En Starke y Rojomaca ambos factores totalizaron el 100% de la mortalidad mientras que en La Selva y Paniagua constituyeron el 87.1% y el 75.7% de ésta, respectivamente (Figura 5).

En resumen, la mortalidad de las plántulas de *Dipteryx panamensis* respondió en mayor medida a la acción de los patógenos mientras que en *Carapa guianensis* el ataque por parte de vertebrados afectó en mayor grado la supervivencia de las plántulas. Rojomaca fue el bosque con una mayor mortalidad de plántulas de *Dipteryx* mientras que Starke y La Selva fueron los sitios con la menor supervivencia de plántulas de *Carapa*.

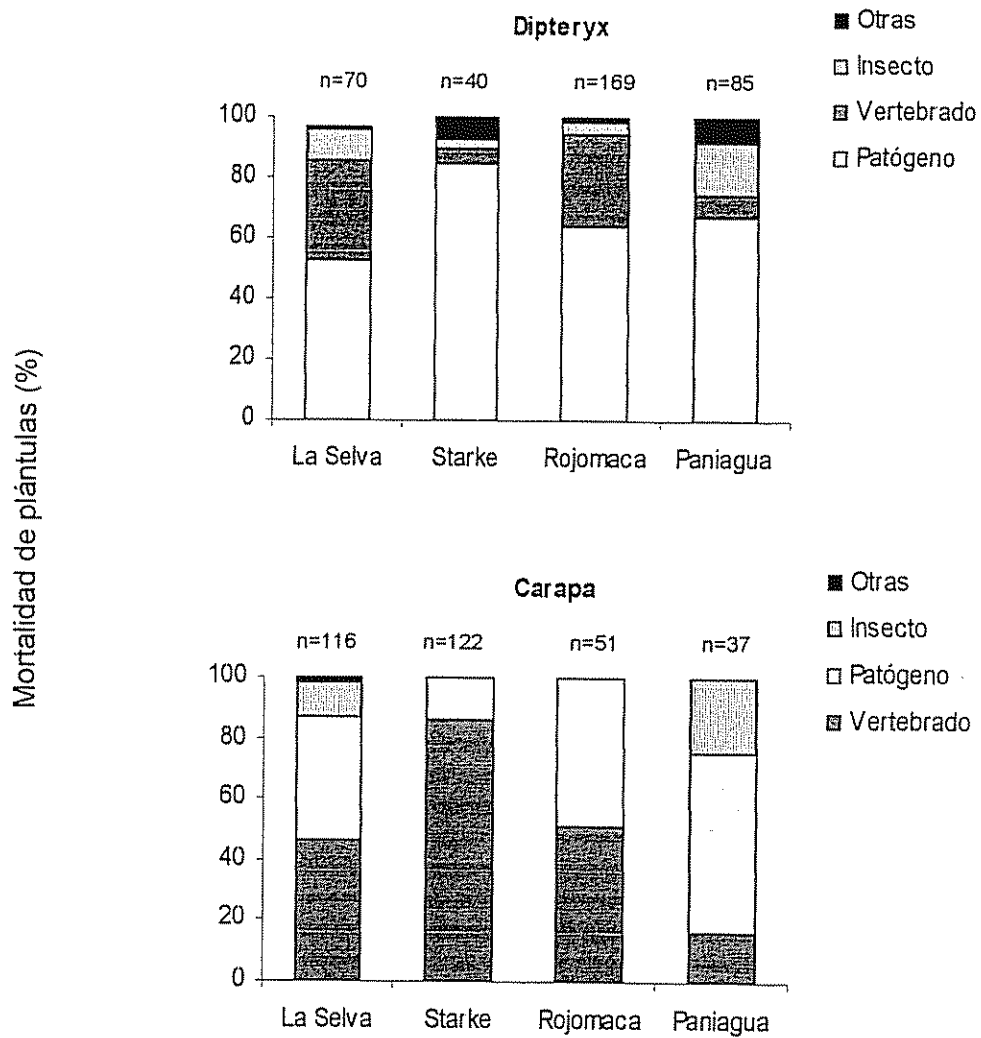


Figura 5. Mortalidad de plántulas (%) de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* según la causa más probable en orden de magnitud (de mayor incidencia a menor) en cuatro bosques de la Zona Norte de Costa Rica. La Selva es el bosque continuo y protegido de la cacería; Starke, Rojomaca y Paniagua son los fragmentos de bosque sin protección de cacería.

#### 4.1.2 Area específica foliar y otras variables del desempeño

A pesar de que no se observaron diferencias estadísticamente significativas en el área específica foliar entre las plántulas de cada bosque ( $F=2.32$ ,  $3/99$ ,  $p=0.0787$ ) la probabilidad obtenida se acerca al criterio de significancia. Es así como se observa una tendencia de áreas específicas foliares menores en los bosques fragmentados, los cuales han sido sujeto de una mayor intervención a causa del aprovechamiento y a su condición de bosques discontinuos. La mayor área específica foliar promedio se registró en La Selva mientras que la menor se presentó en Starke (Figura 6).

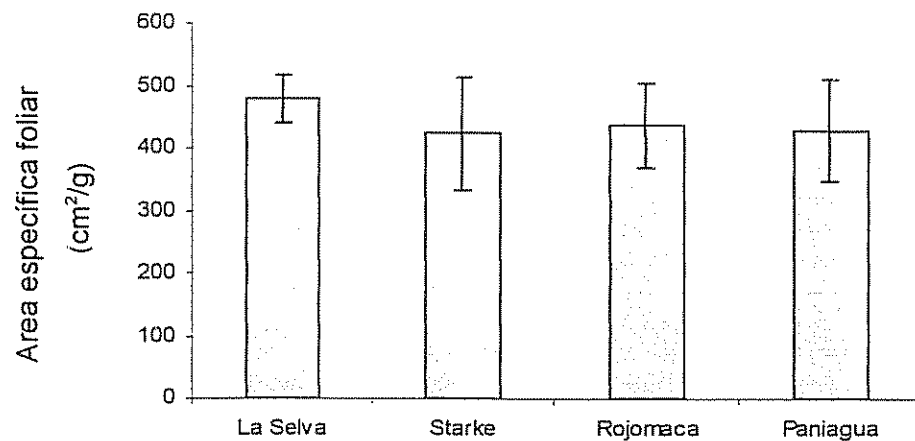


Figura 6. Área específica foliar (promedio  $\pm$  1 desv. est.) de plántulas de *Dipteryx panamensis* después de 10 semanas en cuatro bosques de la Zona Norte de Costa Rica. La Selva es el bosque continuo y protegido de la cacería; Starke, Rojomaca y Paniagua son los fragmentos de bosque sin protección de cacería.

La altura de las plántulas antes de la siembra osciló entre los 5 cm y los 13 cm. En Starke la altura promedio de las plántulas al momento de la siembra fue de 9.50 centímetros, en Paniagua de 9.55 cm, en La Selva de 9.63 cm y en Rojomaca de 9.69 cm. Al final de 10 semanas de evaluación las alturas promedios fueron de 10.82 cm para Starke, de 10.90 cm para La Selva, de 11.26 cm para Paniagua y de 11.59 cm para Rojomaca (Figura 7). La diferencia de incrementos de altura fue significativamente diferente entre los bosques al final de 10 semanas ( $F=22.88$ ,  $gl=3/725$ ,  $p<0.01$ ). Los menores incrementos en altura los presentaron La Selva y Starke, mientras que Rojomaca y Paniagua tuvieron incrementos mayores.

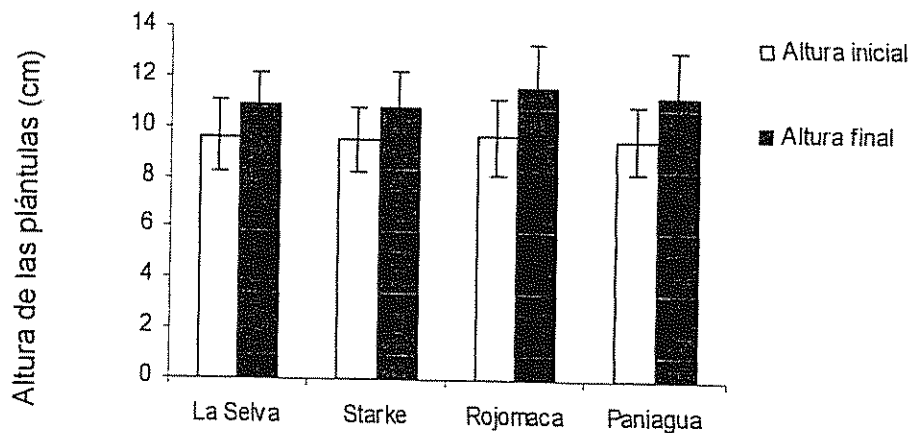


Figura 7 Altura (promedio  $\pm$  1 desv. est.) de plántulas de *Dipteryx panamensis* al momento de la siembra (inicio) y las supervivientes después de 10 semanas (fin) en cuatro bosques de la Zona Norte de Costa Rica. La Selva es el bosque continuo y protegido de la cacería; Starke, Rojomaca y Paniagua son los fragmentos de bosque sin protección de cacería.

Por su parte, el éxito de las plántulas de *D. panamensis* no fue significativamente diferente entre los bosques al final de la evaluación ( $F=1.64$ ,  $gl= 3/115$ ,  $p=0.1835$ ). El mayor éxito se dio en Starke (el sitio con mayor supervivencia de plántulas sin semilla) y el menor en La Selva (Figura 8).

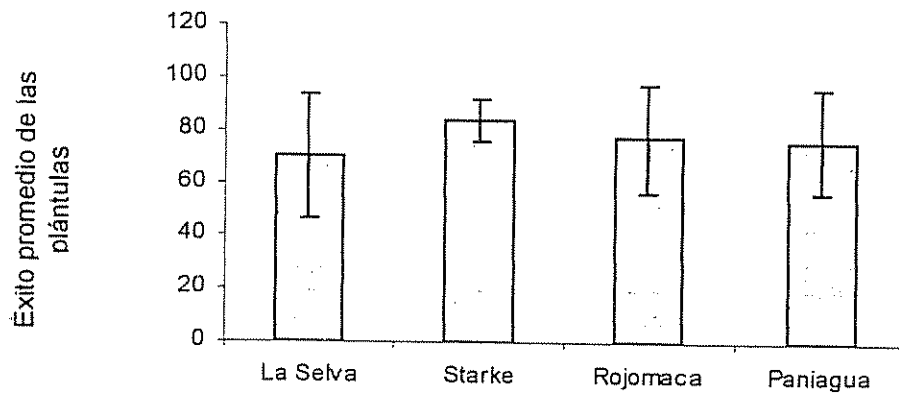


Figura 8. Éxito (promedio  $\pm$  1 desv. est.) de las plántulas (expresado como el producto del número de plántulas supervivientes por réplica y su respectiva altura promedio) de *Dipteryx panamensis* en los cuatro bosques de estudio. La Selva es el bosque continuo y protegido de la cacería; Starke, Rojomaca y Paniagua son los fragmentos de bosque sin protección de cacería.

#### 4.2 Muestreos de regeneración

El análisis del número de juveniles per cápita se realizó para *D. panamensis* a partir de cinco individuos adultos por bosque. En el caso de *C. guianensis* el número de adultos seleccionados por bosque fue de tres individuos; esto debido a la baja abundancia de árboles en los fragmentos.

*D. panamensis* presentó un mayor reclutamiento de plántulas por adulto en los fragmentos que en el bosque control (La Selva). La mayoría de las plántulas pertenecieron a la categoría de brinzal en los cuatro bosques. Solamente en los fragmentos de bosque se observaron individuos pertenecientes a latizal bajo; esta cantidad de observaciones fue mayor en Starke.

*C. guianensis* presentó una mayor relación juvenil/adulto en Starke y la menor en Rojomaca (Figura 9). La presencia de latizales sólo se observó en Starke, mientras que los brinzales fueron los individuos más frecuentemente observados en los cuatro bosques.

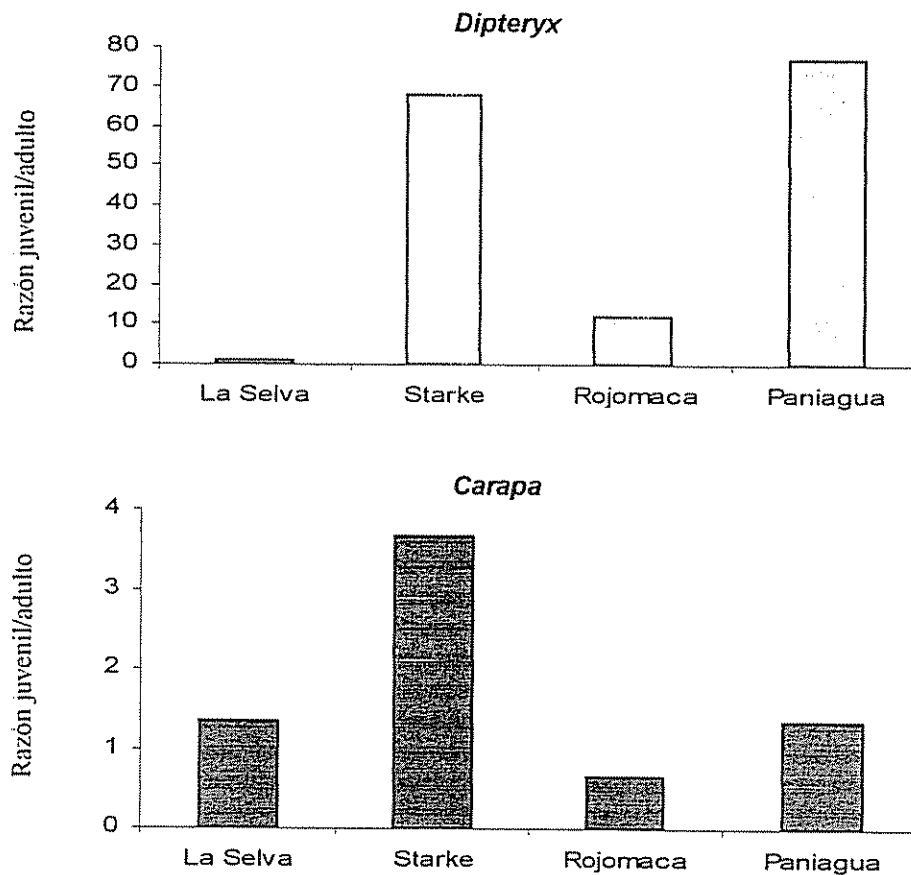


Figura 9. Estimación de la regeneración natural temprana per cápita (brinzales: 0.30 m a < 1.5 m de altura y latizales bajos: > 1.5 m a 4.9 cm de dap) de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* en cuatro bosques de la Zona Norte de Costa Rica. La Selva es el bosque continuo y protegido de la cacería; Starke, Rojomaca y Paniagua son los fragmentos de bosque sin protección de cacería.

#### 4.3 Composición de mamíferos

Como se esperaba, el número de especies de mamíferos difirió entre los fragmentos de bosque y la Estación Biológica La Selva. En La Selva se registró el mayor número de observaciones: 19 especies, de las cuales *Dasyopus novemcinctus* (armadillo), *Nasua narica* (pizote), *Pecari tajacu* (saíno), *Dasyprocta punctata* (guatusa) y *Agouti paca* (tepezcuintle) conformaron la mayoría de las observaciones realizadas. Starke y Paniagua son los bosques que siguen a La Selva con ocho y siete especies respectivamente, mientras que en Rojomaca se registraron cinco especies (Cuadro 1).

La mayoría de las especies identificadas en los fragmentos pertenecen a los gremios tróficos bajos. La presencia de *Odocoileus virginianus* (venado cola blanca) en el fragmento Paniagua fue un caso excepcional que debe ser considerado ya que esta especie después de la danta (*Tapirus bairdii*) es uno de los dos herbívoros más grandes de los bosques tropicales.

En los fragmentos más grandes se presentaron dos registros de mamíferos carnívoros, los cuales son potenciales controladores de las poblaciones de herbívoros en estos bosques. Se identificaron huellas de *Herpailurus yaguarondi* o león breñero en Starke mientras que en Paniagua se observó un individuo de *Eira barbara* (tolomuco) cruzando desde el potrero hacia el borde del bosque (Cuadro 1).

Cuadro 1: Número de observaciones directas (individuos y grupos de primates) e indirectas (huellas y excretas) de mamíferos a lo largo de 7 meses de evaluación en cuatro bosques de la Zona Norte de Costa Rica. Datos tomados en conjunto con el biólogo Harold Arias Le Claire.

Especies	Observaciones Nombre común	La Selva		Starke		Rojomaca		Paniagua	
		directas	indirectas	directas	indirectas	directas	indirectas	Directas	indirectas
<i>Alouatta palliata</i>	Mono aullador (H)	1	4	1	7	2	8	3	5
<i>Ateles geoffroyi</i>	Mono araña (F)	5	-	3	-	-	-	-	-
<i>Cebus capucinus</i>	Mono carablanca (O)	5	-	2	-	1	-	6	-
<i>Tamandua mexicana</i>	Oso hormiguero (I)	4	3	-	-	-	-	-	-
<i>Dasypus novemcinctus</i>	Armadillo (I)	-	16	-	10	-	21	-	3
<i>Sylvilagus spp.</i>	Conejo (H)	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sciurus variegatoides</i>	Ardilla (G)	1	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agouti paca</i>	Tepezcuittle (F, G)	-	17	-	2	-	-	-	-
<i>Dasyprocta punctata</i>	Guatusa (G, F)	4	19	-	5	-	4	-	-
<i>Eira barbara</i>	Tolomuco (O)	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Procyon lotor</i>	Mapache (O)	-	1	-	-	-	-	-	4
<i>Nasua narica</i>	Pizote (O)	11	1	-	1	1	-	-	-
<i>Panthera onca</i> o <i>Puma concolor</i> **	Jaguar o León de montaña (C)	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Leopardus pardalis</i>	Manigordo (C)	-	6	-	-	-	-	-	-
<i>Herpailurus yaguarondi</i>	León breñero (C)	1	-	-	1	-	-	-	-
<i>Felino no identificado</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Tayassu pecari</i>	Chancho de monte (H)	-	3	-	-	-	-	-	-
<i>Pecari tajacu</i>	Saino (H)	18	25	-	-	-	-	-	-
<i>Odocoileus virginianus</i>	Venado (H)	3	3	-	-	-	-	-	1
<i>Mazama americana</i>	Cabro de monte (H)	1	2	-	-	-	-	-	-
<i>Tapirus bairdii</i>	Danta (H)	-	1	-	-	-	-	-	-
<b>Total de observaciones</b>		55	103	6	26	4	33	11	13
<b>Total de especies</b>		19		8		5		7	
<b>Total de kilómetros recorridos</b>		70.6		21.3		61.9		21.3	

Gremios tróficos I:insectívoro, H:herbívoro, F:frugívoro, O:omnívoro, C:carnívoro, G:granívoro

\*\*Las heces identificadas pueden corresponder a *Panthera onca* o *Puma concolor*



## 5. DISCUSION

### 5.1. Supervivencia de las plántulas

La hipótesis general de una mayor mortalidad de plántulas de ambas especies debido a la incidencia de mamíferos en el bosque continuo en comparación con los fragmentos no se comprobó a cabalidad. No obstante, La Selva (el sitio protegido) fue el bosque con la mayor mortalidad de plántulas de *D. panamensis* y el tercero con la menor supervivencia de *C. guianensis* debido a la incidencia de los mamíferos. El hecho de que en La Selva no se observara una mayor mortalidad de plántulas que contrastara con los fragmentos puede explicarse debido a la composición de su mastofauna. Los resultados observados en el muestreo de mamíferos evidenciaron que todos los gremios tróficos están presentes en La Selva, lo que sugiere que la relación ecológica presa-depredador está operando en este bosque.

En términos generales, se puede concluir que muy probablemente las poblaciones de herbívoros son controladas por los depredadores en La Selva y por lo tanto esto se refleje también en la regeneración temprana y la abundancia de ciertas especies forestales. Por ejemplo, Clark y Clark (1987) informaron que la densidad de plántulas de *D. panamensis* en La Selva con diámetros menores a 5 milímetros es alta (más de 100 individuos/hectárea) en comparación con otros bosques como es el caso de Barro Colorado que posee bajas poblaciones de depredadores y abundancias altas de herbívoros y granívoros de mediano tamaño. La densidad de plántulas de *D. panamensis* informada para La Selva es similar a la encontrada por De Steven y Putz (1984) para esa misma especie en varias localidades de Panamá con poblaciones de herbívoros controladas producto de la incidencia de cacería.

La mortalidad de las plántulas en los fragmentos producto de la acción de mamíferos y las observaciones directas e indirectas demuestran que estos bosques aún son el hábitat utilizado por mamíferos de pequeño y mediano tamaño. Es importante destacar que los tres fragmentos de este estudio son mayores a 100 hectáreas, característica que probablemente influye en la composición de especies observadas. Starke y Rojomaca fueron los fragmentos en que se obtuvo las mayores mortalidades de plántulas de *D. panamensis* y *C. guianensis* (respectivamente) debido a una mayor actividad de los mamíferos en la mayoría de grupos de plántulas bajo el tratamiento de no exclusión. En el caso de Starke, fragmento rodeado de potreros y plantaciones de banano, su gran tamaño (más de 300 ha) y su cercanía a La Selva podrían ser los factores que aún le permiten poseer especies de alto potencial en la

regeneración del bosque, como es el caso del tepezcuintle (*Agouti paca*), las tres especies de monos (*Allouatta palliata*, *Cebus capucinus* y *Ateles geoffroyi*) y la guatusa (*Dasyprocta punctata*); así como una especie de carnívoro, el yaguarundi (*Herpailurus yaguarondi*). Rojomaca por su parte, se encuentra cercano al sector montañoso conocido como Lomas de Sardinal, sitio en que según los pobladores aún se pueden observar tepezcuintles y grupos de sainos (*Pecari tajacu*). Tanto Starke como Rojomaca poseen pantanos permanentes y bosque que se inunda en ciertas épocas del año, tales sistemas biológicos podrían ser el refugio de varias especies de animales. Por otra parte, en entrevistas informales algunos pobladores manifestaron, principalmente en el caso de Rojomaca, que no hay cacería en este bosque porque allí ya no hay ninguna especie de interés para los cazadores. Estas percepciones en los pobladores podrían estar disminuyendo la presión de cacería sobre ciertas especies de mamíferos.

La hipótesis de una mayor mortalidad de plántulas con semilla en comparación con plántulas sin semilla a consecuencia del ataque de mamíferos se cumplió para *D. panamensis* pero no para *C. guianensis*. *Dipteryx* a pesar de experimentar una menor mortalidad total como consecuencia del ataque de mamíferos evidenció en el bosque de Rojomaca que la presencia de los cotiledones en las plántulas fue el atrayente que incidió en una mayor mortalidad de éstas. A pesar de que la mortalidad de plántulas con semilla de *Carapa* no fue mayor que la mortalidad de las plántulas sin semilla hubo evidencia en el campo que demostró la preferencia de los mamíferos por la semilla de esta especie. Todas las semillas de las plántulas que estaban en La Selva, Starke y Rojomaca fueron removidas a las dos semanas de evaluación; solo en el caso de Paniagua los mamíferos no manifestaron un patrón en la remoción de las semillas. Adicionalmente, otro factor que demuestra el hecho de la búsqueda por el recurso semilla es que en todas las ocasiones en que fueron escarbadas las plántulas sin semillas no fueron depredadas sus partes foliares. La preferencia de los mamíferos por la semilla de especies de semilla grande también fue observada por Clark y Clark (1992) en la especie *Lecythis ampla*.

La mortalidad de plántulas de *C. guianensis* con semilla pudo haber sido mayor si no se hubieran presentado diferencias en el comportamiento de depredación por parte de los mamíferos. Por ejemplo, en el bosque de Starke el 86.1% de las plántulas con y sin semilla murieron por el ataque de mamíferos que buscaban la semilla y arrancaban las plántulas de raíz sin dañar sus partes foliares. En contraste, sólo el 46.6% de las plántulas de La Selva

murieron por la acción de los mamíferos ya que el comportamiento de recuperación de la semilla no implicó necesariamente la excavación de la plántula. Asimismo, la herbivoría de partes foliares por parte de mamíferos en esta especie de árbol no se observó ni en La Selva ni en los fragmentos; quizás se necesitó de más tiempo de evaluación para observar la incidencia de herbívoros más grandes. El daño foliar se debió principalmente a la acción de zompopas tanto en La Selva como en el bosque de Paniagua.

El efecto de los patógenos en la supervivencia de las plántulas es un aspecto más a considerar especialmente en el caso de *Dipteryx* (Figura 5). De acuerdo con Clark y Clark (1987) las hojas originales de las plántulas de *D. panamensis* a pesar de tener aparentemente altos niveles nutricionales cuando aún son suaves e inmaduras están bien defendidas del ataque de los herbívoros. Sin embargo, cuando las plántulas se encuentran bajo el dosel del bosque presentan crecimientos muy lentos y tal supresión provoca que éstas sean más propensas al ataque de patógenos y a la caída de ramas.

La incidencia de patógenos en el caso de *Carapa* aparentemente tiene otra explicación. Este hecho muy probablemente se debió a la propagación del patógeno de una planta a otra en el momento de cortarles las semillas adheridas con las mismas cuchillas, ya que se notó una mayor mortalidad de plántulas sin semilla en los cuatro bosques principalmente en el tratamiento de exclusión de mamíferos.

En conclusión tanto la supervivencia de *D. panamensis* como la de *C. guianensis* en el bosque continuo y los fragmentos están bajo la incidencia de herbivoría por parte de mamíferos. Los resultados obtenidos en el experimento de transplante y las observaciones de mamíferos en los cuatro bosques evidenciaron la presencia de especies granívoras y herbívoras así como su potencial efecto en el éxito de regeneración de las especies forestales de semillas grandes. Por otra parte, debe destacarse que el "comportamiento arrasador" de los mamíferos (lo que se reflejó en altas mortalidades de plántulas de *Dipteryx* en Rojomaca y de *Carapa* en Starke) puede ser un indicativo de la carencia o escasez de depredadores en estos bosques, o bien, de una baja abundancia de recursos alimentarios en los fragmentos.

## 5.2 Area específica foliar y otras variables del desempeño

Al final de 10 semanas de evaluación todas las plántulas de *Dipteryx panamensis* de los cuatro bosques presentaron incrementos en sus alturas; los mayores incrementos se produjeron en Rojomaca y Paniagua.

Dos factores pueden ser los determinantes en el mayor incremento de alturas en las plántulas de Rojomaca y Paniagua. 1) Un mayor efecto de borde en estos fragmentos y por lo tanto una mayor incidencia de luz lateral en el bosque. El bosque de Paniagua posee un camino amplio de extracción de madera que divide dos áreas boscosas; muy probablemente la incidencia de luz lateral se introduce a estas áreas de bosque en una de las cuales el experimento de transplante de plántulas se ubicó. Rojomaca por su parte, es un bosque con un dosel más cerrado ya que no se le ha extraído madera recientemente, pero la matriz que lo rodea es hostil debido a que su mayoría está constituida por potreros. Por esta razón podría esperarse que la incidencia de luz desde éstos al bosque es mayor que la proveniente de una matriz con una mayor cobertura, por ejemplo en el caso de que hubiera una plantación forestal.

Clark y Clark (1987) encontraron un mayor crecimiento en altura y diámetro de plántulas de *D. panamensis* ubicadas en sitios en regeneración en comparación con plántulas de sitios localizados en el bosque primario de La Selva. Asimismo, señalaron que la incidencia vertical o lateral de luz producto de aperturas en el dosel por caída de ramas o árboles es un factor determinante en incrementos del crecimiento de esta especie. 2). Tanto Rojomaca como Paniagua se ubican en una misma área y están rodeados del sistema montañoso Lomas de Sardinal. Tal condición probablemente determina que ambos bosques estén bajo la influencia de condiciones macroclimáticas y microambientales parecidas.

El éxito de las plántulas de *Dipteryx* estuvo determinado principalmente por el número de individuos supervivientes ya que las diferencias en altura no fueron muy grandes entre los cuatro bosques. A pesar de que no se observaron diferencias significativas entre los bosques se obtuvo que el bosque de Starke a pesar de tener la menor altura promedio pareciera ser el sitio en que la regeneración de la especie obtiene mejores condiciones. Este hecho se manifiesta en alguna medida en el resultado obtenido del área específica foliar de *Dipteryx* en Starke, aunque tampoco se haya dado una diferencia estadísticamente significativa de las áreas foliares entre los bosques. Starke presentó la menor área

específica foliar, tal hecho podría ser un indicio que este bosque secundario está recibiendo un mayor grado de iluminación y por lo tanto esto podría estar favoreciendo la regeneración de esta especie. Como era de esperarse las plántulas transplantadas en el bosque primario del Anexo Sarapiquí en La Selva (el cual fue madereado selectivamente hace unos 30 años) presentaron la mayor área específica foliar, tal hecho sugiere una menor iluminación en el sotobosque del bosque maduro de La Selva, como lo indican Chazdon y Fetcher (1984), y un menor éxito promedio producto de la alta mortalidad. En resumen, los resultados sugieren que los fragmentos podrían estar presentando un mayor grado de iluminación que contribuiría a un mejor desempeño de *D. panamensis*.

### 5.3 Regeneración en los bosques

Los resultados obtenidos sugieren que el éxito de la regeneración difiere entre ambas especies. El hecho que las plántulas de *D. panamensis* tuvieran uno de los mayores incrementos de altura en el bosque de Paniagua y el mayor éxito de las plántulas conseguido en Starke son indicativos de que ambos bosques poseen condiciones favorables para la regeneración de esta especie. Tales conclusiones son confirmadas en el muestreo de regeneración de plántulas alrededor de árboles adultos. Se observó una mayor relación juvenil/adulto de *D. panamensis* en los fragmentos. Esto se debió muy probablemente a la mayor incidencia de luz producto del efecto de borde más acentuado en los fragmentos que a la herbivoría por parte de vertebrados y a la incidencia de patógenos.

Otro factor que podría estar contribuyendo a una mayor iluminación en los fragmentos es que éstos fueron más recientemente aprovechados en comparación con el Anexo Sarapiquí del bosque continuo de La Selva, el cual fue sujeto de la actividad forestal hace unos 30 años. El hecho de haber observado latizales bajos en los fragmentos es un indicio más de una mayor incidencia de luz en estos bosques. En el estudio de Clark y Clark (1987) se destaca una baja abundancia de individuos pertenecientes a esta categoría en el bosque primario de La Selva, lo cual es atribuido al limitante recurso luz en el bosque maduro.

*Carapa guianensis* por su parte mostró una relación juvenil/adulto similar entre el bosque continuo y dos de los fragmentos, evidencia de la presencia de dispersores en estos bosques. Arias-Le Claire (2000) encontró en su estudio potenciales de dispersión similares para *C. guianensis* en un bosque continuo y tres fragmentos de bosque debido a altas

remociones de semillas. Por otra parte, observó en sus ensayos de germinación una posible dependencia de la especie por la actividad de enterramiento (realizada por las guatusas) que incide en una mayor germinación. Estos indicios sugieren que la regeneración de *C. guianensis* está siendo influenciada en un mayor grado por la presencia de dispersores en los bosques; pero a su vez estos dispersores están depredando gran parte de lo que dispersan y de esta manera están ejerciendo una fuerte presión a nivel de semilla.

Starke presentó una relación juvenil/adulto que parece atípica más que un verdadero reflejo de lo que está ocurriendo en ese bosque. Los tres adultos seleccionados en este fragmento no pudieron ser escogidos en diferentes puntos del bosque debido a que los pocos árboles reproductivos que permanecen en este sitio se ubicaban más o menos agrupados en una pequeña zona a lo largo de un riachuelo. La textura del suelo y el tipo de vegetación circundante evidenciaron que los alrededores de estos árboles son zonas de inundación en ciertas épocas del año. Es así como la regeneración cuantificada para los árboles de Starke tendió a encontrarse siempre cerca del recurso agua, característica favorable para esta especie. Los árboles de los otros bosques, a diferencia de los de Starke, se localizaron en zonas menos húmedas, razón por la cual la regeneración cuantificada fue mucho menor.

En conclusión la baja relación juvenil/adulto observada para *Carapa* en la mayoría de los bosques se debe muy probablemente a una baja dispersión efectiva producto de una alta depredación de semillas y plántulas, así como a requerimientos de hábitat más específicos de esta especie quizás como consecuencia de su condición de esciófita.

#### **5.4 Composición de la mastofauna**

La Selva presentó la composición faunística más compleja ya que se cuantificaron observaciones correspondientes a especies de todos los gremios tróficos. A pesar de contar con la presencia de herbívoros medianos y grandes los daños registrados en las plántulas de ambas especies de árboles se atribuyen en mayor medida a las especies de granívoros *Agouti paca* y *Dasyprocta punctata*, los cuales dejaban huellas y restos de semillas alrededor de los ensayos de exclusión. En La Selva fue común observar grupos de saínos durante la realización del estudio y por lo tanto se esperaba que éstos influyeran activamente en la supervivencia de las plántulas. A pesar de que se observó la incidencia de esta especie en los grupos de plántulas bajo el tratamiento de exclusión y no exclusión el

daño realizado fue menor al que se esperaba. Forget (1997) reportó la incidencia de daños provocados por roedores, saínos y venados para *Carapa procera* en Guyana Francesa, pero mencionó que estos mamíferos no fueron los principales agentes que influyeron en la mortalidad de esta especie.

Por su parte, los tres fragmentos a pesar de mostrar algún grado de defaunación presentaron indicios de actividad por parte de mamíferos; tal evidencia sugiere que ciertos procesos biológicos de los bosques fragmentados, como la regeneración, también están siendo influenciados por las poblaciones de mamíferos que aún permanecen en estos sitios y que no deberían de subestimarse sus efectos. Los resultados señalan que fragmentos de bosque de la Zona Norte son parte del hábitat de varias especies de mamíferos de mediano tamaño. En el caso de Paniagua y Starke la presencia de mamíferos de gran tamaño (venado cola blanca) y de especies de gremios tróficos superiores (tolomuco y el león breñero) pueden ser indicativos que la extensión del bosque aún soporta poblaciones de esta especie. Por otra parte, la proximidad de estos fragmentos a zonas boscosas protegidas (como La Selva en el caso de Starke) y menos fragmentadas y montañosas (como Lomas de Sardinal en el caso de Paniagua) podrían estar contribuyendo en la composición faunística de estos fragmentos aportando especies visitantes temporales o residentes permanentes en ciertas épocas del año.

## 6. CONCLUSIONES y RECOMENDACIONES

- Los resultados de este estudio coinciden con los obtenidos por otros autores respecto al potencial efecto de la presencia de ciertas especies de mamíferos en la regeneración temprana de las especies forestales de semilla grande. El bosque continuo no presentó las mayores mortalidades de plántulas, lo cual podría sugerir que en bosques con una red trófica completa los efectos sobre la regeneración temprana no son tan severos en comparación con los bosques defaunados que podrían tener mayores abundancias de ciertas especies herbívoras y granívoras debido a la carencia de depredadores.
- Los fragmentos de bosque estudiados a pesar de mostrar evidencias del fenómeno de defaunación aún albergan poblaciones de mamíferos que están utilizando los recursos que estos bosques poseen. Las altas mortalidades de plántulas obtenidas en Rojomaca en el caso de *Dipteryx panamensis* y en Starke para *Carapa guianensis* sugieren que el nivel de regeneración temprana de las especies estudiadas podría verse afectado en mayor medida por la incidencia de mamíferos en los fragmentos de bosque de la Zona Norte.
- El gran tamaño de la semilla de las especies *D. panamensis* y *C. guianensis* es un potencial atrayente de mamíferos medianos como la guatusa y el tepezcuintle así como de roedores pequeños. La depredación de plántulas por parte de estos animales no debería de subestimarse y por lo tanto es necesario implementar medidas tendientes a minimizar la acción de los herbívoros sobre estas especies. Por ejemplo, el aprovechamiento forestal debería llevarse a cabo en fragmentos en que las comunidades de mamíferos posean todos los gremios tróficos o bien en sitios que se encuentren más cercanos a áreas de conservación.
- Algunos indicios obtenidos en este estudio, como la tendencia de menores áreas específicas foliares, mayores incrementos en las alturas y un mayor nivel de regeneración natural en los fragmentos (en el caso de *D. panamensis*) sugieren que las condiciones microclimáticas, probablemente la mayor incidencia de luz, son más favorables que en el bosque continuo.
- Las estrategias que promuevan la conectividad entre los fragmentos de bosque deberían de ser contempladas si se desea mantener las poblaciones de especies forestales y de fauna asociadas con éstas. La conservación de todos los gremios tróficos de mamíferos en los bosques podría ser una garantía que el efecto de los herbívoros sobre la regeneración temprana no sea un proceso pernicioso sino más bien sólo un proceso ecológico que influya en la diversidad del bosque.



## 7. LITERATURA CITADA

- Alverson, W.; Kuhlman, W.; Waller, D. 1994. Wild forests. Conservation biology and public policy. Washington. Island. 300 p.
- Arias-Le Claire, H. 2000. Dispersión de semillas de dos especies arbóreas comerciales diseminadas por vertebrados en bosques fragmentados de Sarapiquí, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 69 p.
- Asquith, N.M.; Wright, S.J.; Clauss, M.J. 1997. Does mammal community composition control recruitment in Neotropical Forests?. Evidence from Panama. Ecology 78(3): 941-946.
- Begon, M.; Harper, J.L.; Townsend, C.R. 1996. Ecology: individuals, populations and communities. 2 ed. Oxford. Blackwell. 876 p.
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. Conservation Biology 12(2):380-389.
- Bennett, A. 1999. Linkages in the landscape. The role of corridors and connectivity in wildlife conservation. Gland, SZ. IUCN. 254 p.
- Bennett, E.L.; Dahaban, Z. 1995. Wildlife responses to disturbances in Sarawak and their implications for forest management. In: Primarck, R.B; Lovejoy, T.E. eds. Ecology, Conservation and Management of Southeast Asian Rainforests. U.S. Yale. p. 66-86.
- Bonaccorso, F.J.; Glanz, W.E.; Sanford, C.M. 1980. Feeding assemblages of mammals at fruiting *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) trees in Panama: seed predation, dispersal and parasitism. Revista de Biología Tropical 28 (1): 61-72.
- Bongers, F.; Popma, J. 1988. Is exposure-related variation in leaf characteristics of tropical rain forest species adaptative?. In: Bongers, F y Popma, J. Trees and gaps in a mexican tropical rain forest. Species differentiation in relation to gap asociated environmental heterogeneity. WOTRO (Netherlands Foundation for the Advancement of Tropical Research) and ZWO (Netherlands Organization for the Advancement of Pure Research). p. 85-94.
- Bongers, F.; Popma, J.; Iriarte-Vivar, S. 1988. Response of *Cordia megalantha* seedlings to gap environments in tropical rain forest. In: Bongers, F y Popma, J. Trees and gaps in a mexican tropical rain forest. Species differentiation in relation to gap asociated environmental heterogeneity. WOTRO (Netherlands Foundation for the Advancement of Tropical Research) and ZWO (Netherlands Organization for the Advancement of Pure Research). p. 109-124.

- Butterfield, R. 1994. Forestry in Costa Rica: status, research priorities, and the role of La Selva Biological Station. *In*: McDade, L.; Bawa, K.; Hespeneheide, H.; Hartshorn, G. eds. La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest. US. Chicago. p. 317-328.
- Chazdon, R.J.; Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Chiarrello, A. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological conservation* 89: 71-82.
- Clark, D.A.; Clark, D.B. 1987. Análisis de la regeneración de árboles de dosel en un bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical* 35 (Supl.1): 41-54.
- Clark, D.A.; Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62(3): 315-344.
- Clark, D.B.; Clark, D.A. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66(6): 1884-1892.
- Clark, D.B.; Clark, D.A. 1987. Population ecology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica* 19(3): 236-244.
- Coley, P.D.; Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annuals Reviews in Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- De Steven, D.; Putz F.E. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panama. *Oikos* 43: 207-216
- Dirzo, R.; Miranda, A. 1990. Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity-a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4(4): 444-447.
- Dirzo, R.; Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a cause of possible consequences of contemporary defaunation. *In*: Price, P.W.; Lewinshon, T.M.; Fernandes, G.W.; Benson, W.W. eds. *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical Temperate Regions*. New York. WILEY. p. 273-287.
- Evans, G.C. 1972. *The quantitative analysis of plant growth*. US. Blackwell. 734 p.
- Fetcher, N.; Oberbauer, S.; Rojas, G.; Strain, B. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 35 (Supl. 1): 97-110.

- Flores, E.M. 1992. *Dipteryx panamensis*. Arboles y semillas del Neotrópico. Museo Nacional de Costa Rica/Herbario Nacional de Costa Rica 1(1): 1-22.
- Flores, E.M. 1994. *Carapa guianensis*. Arboles y semillas del Neotrópico. Museo Nacional de Costa Rica/Herbario Nacional de Costa Rica 3(2): 27-56.
- Frankie, g.; Baker, H.; Opler, P. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- Forget, P.M. 1994. Recruitment pattern of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae), a rodent-dispersed tree species in French Guiana. *Biotropica* 26(4): 408-419.
- 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 Ecology* 85: 693-703.
- Gentry, A.H.; Dodson, C. 1987. Contributions of nontrees to species richness of a tropical forest. *Biotropica* 19: 149-156.
- Guariguata, M.R.; Dupuy, J.M. 1997. Forest regeneration in abandoned logging roads in lowland Costa Rica. *Biotropica* 29:15-28.
- Guariguata, M.; Rosales, A.; Finegan; B. 2000. Seed removal and seed fate in two selectively logged forests with contrasting protection levels. *Conservation Biology* 14(4): 1046-1054.
- Harrington, G.N.; Irvine, A.K.; Crome, F.H.; Moore, L.A. 1997. Regeneration of large-seeded trees in Australian rainforest fragments: a study of higher-order interactions. *In: Laurance, W; Bierregaard, R. eds. Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities. London. Chicago. p. 292-303.*
- Hobbs, R.J. 1993. Effects of landscape fragmentation on ecosystem process in the Western Australian Wheatbelt. *Biological Conservation* 64: 193-201.
- Holdridge, L. R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Howe, F.H.; Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104(940): 501-527.
- Kapos, V.; Wandelli, E.; Camargo, J.; Ganade, G. 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonia. *In: Laurance, W; Bierregaard, R. eds. Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities. London. Chicago. p. 33-44.*

- Lambers, H; Poorter, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *In*: Begon, M y Fitter, A. eds. *Advances in Ecological Research* 23:187-246.
- Laurance, W. 1997. Introduction. Section II. Physical processes and edge effects. *In*: Laurance, W; Bierregaard, R. eds. *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. London. Chicago. p. 29-31.
- Laurance, W.; Ferreira, L.; Rankin-de Merona, J.; Laurance, S.; Hutchings, R.; Lovejoy, T. 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology* 12(2): 460-464.
- Leigh, E.G. Jr; Wright, S.J.; Herre, E.A. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands: a test of a null hypothesis and some implications. *Evolutionary Ecology* 7: 76-102.
- Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539.
- Marquis, R.J.; Braker, H.E. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity and impact. *In*: McDade, L.; Bawa, K.; Hespeneide, H.; Hartshorn, G. eds. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. US. Chicago. p. 261-281.
- McDade, L.; Hartshorn, G. 1994. La Selva Biological Station. *In*: McDade, L.; Bawa, K.; Hespeneide, H.; Hartshorn, G. eds. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. US. Chicago. p. 6-18.
- Mchargue, L.A.; Hartshorn, G.S. 1991. *Carapa guianensis* (Meliaceae) (Cedro macho, caobilla). Capítulo 7. Plantas *In*: Janzen, D.H. ed. *Historia natural de Costa Rica*. 2 ed. Trad. M. Chavarría. Editorial Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. p. 209-210.
- Montagnini, F. 1994. Agricultural systems in the La Selva region. *In*: McDade, L.; Bawa, K.; Hespeneide, H.; Hartshorn, G. eds. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. US. Chicago. p. 307-316.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10(2):58-62.
- Murcia, C. 1998. Fragments past, present and future. *Trends in Ecology and Evolution* 13(10):382-383.
- Pannell, C. M. 1989. The role of animals in natural regeneration and the management of Equatorial rain forest for cosnsevation and timber production. *Commonwealth Forestry Review* 68(4): 309-313.

- Popma y Bongers 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *In*: Bongers, F y Popma, J. Trees and gaps in a mexican tropical rain forest. Species differentiation in relation to gap asociated environmental heterogeneity. WOTRO (Netherlands Foundation for the Advancement of Tropical Research) and ZWO (Netherlands Organization for the Advancement of Pure Research). p. 125-134.
- Popma, J.; Bongers, F.; Werger, M. J.A. 1988. Gap-dependence and leaf characteristics of tropical rain forest species. *In*: Bongers, F y Popma, J. Trees and gaps in a mexican tropical rain forest. Species differentiation in relation to gap asociated environmental heterogeneity. WOTRO (Netherlands Foundation for the Advancement of Tropical Research) and ZWO (Netherlands Organization for the Advancement of Pure Research). p. 95-108.
- Redford, K.H. 1992. The empty forest. *BioScience* 42(6): 412-422.
- Reid, F.A. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. New York. Oxford. 334 p.
- Sanford, Jr. R.; Paaby, P.; Luvall, J.; Phillips, E. 1994. Climate, geomorphology and aquatic systems. *In*: McDade, L.; Bawa, K.; Hespeneide, H.; Hartshorn, G. eds. La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest. US. Chicago. p. 19-34.
- Sanchez-Asofeifa, A.,G., Quesada Mateo, C., Gonzalez-Quesada, P., S. Dayanandan, S., K. S. Bawa. 1999. Protected areas and conservation of biodiversity in the tropics. *Conservation Biology* 13: 407-411.
- Saunders, D.A.; Hobbs, R.J.; Arnold, G.W. 1993. The Kellerberrin Project on fragmented landscapes: a review of current information. *Biological Conservation* 64: 185-192.
- Saunders, D.A.; Hobbs, R.J.; Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5(1): 18-32.
- Schelhas, J.; Greenberg, R. (eds). 1996. Forest patches in tropical landscapes. US. Island. 426 p.
- Sollins, P.; Sancho, F.; Mata, R.; Sanford, R. Jr 1994. Soils and soils process research. *In*: McDade, L.; Bawa, K.; Hespeneide, H.; Hartshorn, G. eds. La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest. US. Chicago. p. 34-53.
- Sork, V.L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology* 68: 1341-1350.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica* 24(2b): 283-292.

- Terborgh, J; Wright, S. J. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two Neotropical forests. *Ecology* 75(6): 1829-1833.
- Whitmore, T. C. 1998. *An introduction to Tropical rain forest*. 2 ed. US. Oxford. 282 p.
- Whitmore, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. *In*: Laurance, W; Bierregaard, R. eds. *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. London. Chicago. p. 3-12.