

Dispersión de semillas por mamíferos terrestres en bosques latifoliados del Atlántico Norte de Nicaragua después del huracán Félix¹

Emily Fung McLeod²

La dispersión y depredación de semillas constituyen los procesos más importantes que contribuyen al reclutamiento, regeneración, estructura espacial y diversidad de la vegetación. Los mamíferos juegan un papel muy importante en la dispersión y depredación y con ello, en la dinámica de las poblaciones de plantas. Los bosques de la costa atlántica nicaragüense están sometidos a un régimen de perturbación de vientos que los ha moldeado con el tiempo. Según este estudio, es muy probable que el éxito de *Calophyllum brasiliense* en estos bosques se basa en su capacidad de saciar a los depredadores de semillas y, al mismo tiempo, aprovechar las perturbaciones a gran escala para regenerar en grupo vigorosamente.



Foto: Emily Fung McLeod

¹ Basado en Fung (2011)

² Mag. Sc. en Manejo y Conservación de Bosques Naturales y Biodiversidad. emilyfmc@gmail.com

Resumen

Se evaluó la dispersión, remoción y depredación de semillas de *Calophyllum brasiliense* en un bosque afectado por el huracán Félix y otro sin perturbación, en la Región Autónoma Atlántico Norte de Nicaragua (RAAN). Mediante el tratamiento de exclusión/no exclusión, se colocaron 600 semillas en cada tipo de bosque (huracanado, no huracanado). Se evaluó la abundancia y riqueza de mamíferos terrestres medianos mediante caminatas diurnas y roedores pequeños a través de capturas con trampas Sherman en ambos sitios de estudio. En general los procesos de remoción, depredación y dispersión fueron menores en el bosque afectado por el huracán Félix debido a la menor cantidad de mamíferos medianos y pequeños. Se encontraron evidencias que demuestran que las comunidades de mamíferos son diferentes entre los sitios de estudio. Los resultados obtenidos con entrevistas realizadas en las comunidades sugieren que la población de mamíferos dispersores encontrados en el bosque huracanado es el resultado del efecto del huracán más que de la actividad de cacería, lo que comprueba que los huracanes tienen un efecto negativo en los procesos de dispersión. Los resultados de esta investigación indican que cuatro años después del paso del huracán Félix, los bosques de la RAAN no han podido recuperar los procesos de dispersión presentes en bosques cercanos no perturbados.

Palabras claves: *Calophyllum brasiliense*; *Heteromys desmarestianus*; *Dasyprocta punctata*; *Cuniculus paca*; semillas; dispersión; depredación; mamíferos; bosque de frondosas; ciclones; huracán Félix; zona tropical; Nicaragua.

Summary

Seed dispersal by terrestrial mammals in hurricane-impacted forests on the Atlantic coastal forests of Nicaragua after Hurricane Felix. Seed fate of animal-dispersed timber species *Calophyllum brasiliense* was evaluated in Hurricane Felix-impacted forests in the North Atlantic Autonomous Region (RAAN) of Nicaragua. We evaluated seed removal rate, removal distance, dispersal and predation in both hurricane-impacted and undisturbed forests. Additionally, the abundance and richness of medium-sized terrestrial mammals and small rodents was estimated. *C. brasiliense* seeds were enclosed in wire cages or placed unprotected on the forest soil in both types of forests. Rates of seed removal, predation and dispersal were lower in the hurricane-impacted forest site, possibly due to the lower abundance and composition of medium and small mammals observed. Surveys conducted in surrounding indigenous communities indicated a sharp reduction in the abundance and richness of dispersal mammals. Hunters associate this decline to the effect of the hurricane more than to the effect of hunting. Our results indicate that Hurricane Felix may have caused a reduction of seed dispersal at the disturbed forest site. Four years after Hurricane Felix, forest regeneration was scarce and seed dispersal has reestablished at a comparably lower rate.

Keywords: *Calophyllum brasiliense*; *Heteromys desmarestianus*; *Dasyprocta punctata*; *Cuniculus paca*; seed; dispersions; predation; mammals; broadleaved forests; cyclones; hurricane Félix; tropical zones; Nicaragua..

Introducción

Los bosques tropicales han sido y son afectados por una serie de disturbios ambientales, incluyendo huracanes, incendios forestales, caída de árboles y deslizamientos, los cuales alteran la estructura y composición de las especies. Estos eventos juegan un papel importante en la dinámica de los ecosistemas tropicales.

La costa Atlántica del Caribe centroamericano ha sido impactada por huracanes tropicales de gran magnitud aproximadamente cada 101 años (Vandermeer *et al.* 1990), los cuales generalmente ocurren entre los meses de julio a setiembre (Weaver 1986). El 4 de septiembre del 2007, el huracán Félix impactó con fuerza gran parte de la Región Autónoma Atlántica Norte (RAAN) de Nicaragua y afectó principalmente los ámbitos económico, social y ambiental. El 76% de la cobertura boscosa en la RAAN sufrió fuertes daños (PNUD 2008).

La mayoría de los estudios sobre el impacto de los huracanes tropicales han evaluado su impacto inmediato en los bosques y su recuperación a corto plazo, o han hecho estimaciones de los efectos ocasionados por tormentas anteriores. Sin embargo, pocos han investigado el proceso de regeneración del bosque a largo plazo (Weaver 1989, Vandermeer *et al.* 1990, 2001; Reilly 1991). La ruta de recuperación del bosque es influenciada tanto por el grado del impacto de la perturbación, como por una serie de factores bióticos (como la dispersión y polinización) y abióticos, así como el historial de uso del suelo (Zimmerman *et al.* 1995, Everham y Brokaw 1996).

En los ecosistemas tropicales, la dispersión y depredación de semillas constituyen los dos procesos más importantes que contribuyen al reclutamiento, regeneración, estruc-

tura espacial y diversidad de la comunidad de plantas (Levey *et al.* 2002). En los últimos años, se ha prestado más atención a los mamíferos terrestres como importantes dispersores secundarios y depredadores de semillas en los bosques tropicales; así, se ha determinado que juegan un papel muy importante en la dinámica de poblaciones de plantas (Chapman y Chapman 1995, Brewer y Rejmanek 1999, Schupp *et al.* 2010).

A pesar de que se han realizado estudios del efecto de huracanes sobre la regeneración de bosques tropicales, se tiene un limitado conocimiento del efecto directo e indirecto de los huracanes sobre algunas comunidades de animales (Klinger 2007). La presente investigación busca: 1) comprender el impacto que tienen los huracanes tropicales sobre la dispersión de semillas de *Calophyllum brasiliense*, una especie forestal maderable ampliamente comercializada en la zona de estudio; 2) entender el rol de los mamíferos medianos y roedores terrestres en la dispersión de semillas de *C. brasiliense* en bosques recientemente afectados por huracanes de gran magnitud y bosques sin afectación; 3) entender las perturbaciones que ocurren en el bosque para diseñar estrategias de manejo forestal.

El área de estudio

La RAAN de Nicaragua se ubica en la parte noreste del país; cubre una extensión territorial de 33.106 km² y una altitud de 0 a 500 msnm. Es una de las regiones con mayor extensión de bosque en el país, con una superficie aproximada de 1.384.065 km² de bosques latifoliados y de coníferas (Miranda 2009). Las zonas de vida mejor representadas son el bosque húmedo y muy húmedo tropical basal (Holdridge 1987). Las temperaturas y precipitaciones son propias de los ecosistemas tropicales húmedos, con promedios anuales

de 24-27°C en zonas planas y de 23-25°C en áreas montañosas. En la RAAN habitan unas 314.000 personas (densidad poblacional de 9,5 habitantes km²), con una alta diversidad de etnias: mestizos (42%), misquitos (40%), afrodescendientes (10%) y mayagnas (8%) (McClean y Williamson 2010).

La presente investigación se realizó entre los meses de mayo a julio del 2011, en los bosques que pertenecen a las comunidades de Santa Clara (14°25'10,5" N y 84°08'39,4" O; zona perturbada por el huracán) y Miguel Bikam (14°34'20" N y 84°09'64" O; zona sin perturbación).

Metodología

Para la ubicación de las unidades de muestreo se utilizó como guía el mapa de estimación de daños provocados por el huracán Félix en Bosawas (Inafor/GRAAN 2007). Este mapa ayudó a encontrar un sitio fuertemente afectado por el huracán Félix y otro sin afectación. En cada sitio se establecieron dos trochas principales de 1 km cada una, a 600 m de distancia entre una y otra; a cada 500 m en las trochas principales se abrieron tres trochas secundarias de 200 m cada una. Se realizaron observaciones de remoción, dispersión y depredación de semillas de *C. brasiliense* y muestreos de mamíferos pequeños (roedores) y medianos. El efecto de la cacería en la zona se evaluó por medio de entrevistas.

La remoción de semillas es un indicador directo de la presencia y actividad de poblaciones de mamíferos pequeños y medianos (Forget y Milleron 1991, Asquith *et al.* 1997, Holl y Lulow 1997, Gorchoy *et al.* 2004, Martínez-Sánchez 2004, Xiao *et al.* 2003, Klinger y Rejmánek 2010).

La dispersión de semillas es el resultado del almacenamiento de semillas excedentes y no consumidas por roedores con comportamiento *scatter-hoarding*³. Aun cuando los

3 Scatter-hoarding: comportamiento de enterrar semillas en el suelo del bosque o debajo de hojarasca.

recursos alimenticios son escasos, los roedores almacenan semillas para su consumo futuro (Forget y Milleron 1991, Vanderwall *et al.* 2001). Una vez almacenadas bajo tierra, algunas de esas semillas son “olvidadas” o no consumidas, por lo que tienen la posibilidad de germinar.

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

En cada sitio de estudio se utilizó la metodología de “**exclusión/no exclusión**” empleada por Guariguata *et al.* (2002). Las semillas utilizadas se recolectaron en el cerro Biltignia, Reserva de Bosawas en febrero del 2011. Se colocaron en total 600 semillas sin endocarpo en cada tipo de bosque. El ensayo consistió en colocar en cada transecto lateral del bosque afectado y no afectado, diez pares de grupos de semillas con exclusión/no exclusión (distanciados 2 m). Cada grupo de semillas (estación) se situó a 10 m de distancia entre uno y otro; en total, hubo diez estaciones por transecto y 60 grupos de semillas (excluidas/no excluidas) por sitio de estudio. Se buscaron condiciones similares en cuanto a topografía y dosel y se evitaron sitios de borde con agricultura o ríos y pendientes fuertes. Las jaulas (para las semillas excluidas)



Foto: Emily Fung

Bosque perturbado por el huracán Félix en la RAAN, Nicaragua

fueron construidas con una malla galvanizada, con dimensiones de 1 m de altura, 0,70 m de diámetro. Para determinar el proceso de remoción, la distancia y la ubicación de las semillas dispersadas, se empleó la metodología de Forget (1990), la cual consiste en adherir microfibras de nylon de 50 a 60 m de largo a las semillas de los dos tratamientos (exclusión/no exclusión). Las estaciones fueron revisadas a los 30 y 60 días en cada sitio, con el fin de obtener una medición por época (seca y lluviosa). Las semillas fueron clasificadas en las siguientes categorías:

1. Removidas: 1.1) removidas-depredadas 1.2) removidas-abandonadas 1.3) removidas-enterradas
2. No removidas: 2.1) no removidas-depredadas 2.2) No removidas-intactas

Muestreo de mamíferos pequeños y medianos

Para la captura de mamíferos pequeños (roedores) se utilizaron 100 trampas Sherman, ubicadas en los transectos principales (1 km).

La captura de roedores se condujo por seis noches consecutivas durante el mes de abril de 2011. Cada trampa fue cebada con una mezcla de avena, mantequilla de maní y vainilla (Vanasco *et al.* 2003). Cada individuo atrapado fue identificado a nivel de especie y sexo y marcado con un código de identidad. Para la identificación de mamíferos se utilizó la guía de Reid (2009). Para determinar la abundancia y composición de mamíferos de mayor tamaño en los dos tipos de bosques latifoliados, se evaluaron transectos de ancho variable con una longitud de 1000 m (Plumptre y Reynolds 1994, White 1994); además, se observó la presencia indirecta de mamíferos a través de huellas, excretas o madrigueras.

Análisis estadístico

Con el objetivo de cuantificar los procesos de remoción, dispersión y depredación de semillas en los sitios de estudio, cada grupo de semillas dentro de la estación (excluidas/no excluidas) se consideró como un grupo independiente para los aná-

lisis estadísticos. Para determinar si existió asociación entre los tipos de bosque (afectado/no afectado) y los niveles del factor exclusión (con/sin exclusión), se realizaron análisis de tablas de contingencia; para probar hipótesis, se usó el estadístico Chi cuadrado máximo verosímil. Además, para evaluar las diferencias entre los tipos de bosque, tratamiento y época respecto a la distancia máxima a la que fue removida una semilla dentro del grupo de cinco semillas, se realizó un análisis de varianza trifactorial para un diseño completamente aleatorizado a través de la teoría de los modelos lineales generales y mixtos. Esto permitió modelar la falta de homogeneidad de varianzas. Todos los análisis fueron realizados con un nivel de significancia $\leq 0,05$ con el programa InfoStat 2011 (Di Rienzo *et al.* 2011). Los resultados de los avistamientos y capturas de mamíferos medianos y pequeños, así como de las entrevistas, fueron analizados por medio de estadística descriptiva.

Resultados y discusión

Los resultados permitieron corroborar varias de las hipótesis propuestas: 1) los procesos de remoción, depredación y dispersión de semillas son menores en el bosque afectado por el huracán debido a la disminución

de mamíferos medianos y pequeños. 2) Las comunidades de mamíferos difieren entre el bosque huracanado y no huracanado. 3) Las entrevistas realizadas en las comunidades sugieren que la cantidad y variedad de mamíferos dispersores encontrados en el bosque huracanado son resultado del efecto del huracán, más que de la cacería. Cuatro años después del huracán Félix, los bosques en la RAAN no han podido recuperar los procesos de dispersión presentes en bosques cercanos no perturbados.

Remoción, dispersión y depredación de semillas

El porcentaje de semillas de *C. brasiliense* no removidas al final de los 60 días de estudio, fue significativamente mayor en el bosque huracanado que en el no huracanado (Fig. 1). Asimismo, el porcentaje de semillas excluidas no removidas fue alto en ambos bosques (casi 90% después de 60 días de observación), en tanto que las semillas no excluidas presentaron una mayor remoción en ambos bosques ($c2MV-G2=127,1$, $gl=3$, $p < 0,0001$ para el bosque no huracanado, $c2MV-G2=63,99$, $gl=3$, $p < 0,0001$ para el bosque huracanado). La mayor remoción de semillas de sitios sin exclusión se dio en los primeros 30 días de observación en el bosque no huracanado: casi un

80%, en tanto que en el bosque huracanado fue menor en los primeros 30 días de observación (~50%) (Fig. 2).

Con respecto a la remoción total de semillas, el porcentaje de remoción varió entre bosques ($c2MV-G2=23,63$, $gl=3$, $p < 0,001$). A los 30 días, en el bosque no huracanado se observó casi el doble del porcentaje de remoción que en el huracanado. En ambos bosques, la remoción de semillas aumentó con el tiempo; no obstante, esa diferencia se redujo al finalizar los 60 días de observación (Fig. 3). El número de semillas removidas y abandonadas varió con el tipo de bosque ($c2MV-G2=4,99$, $gl=1$, $p = 0,0255$), aunque fue mayor en el bosque no huracanado. La categoría con mayor remoción de semillas fueron las removidas y depredadas en el bosque no huracanado ($c2MV-G2=7,54$, $gl=1$, $p = 0,006$). Dentro de esta categoría, en el bosque huracanado el 1% del total de las semillas fueron removidas y llevadas debajo de hojarasca o troncos caídos para ser depredadas; en el bosque no huracanado, este porcentaje llegó a casi el 3%. El número de semillas removidas y dispersadas también varió significativamente entre sitios, y fue mayor en el bosque no huracanado (Fig. 4).

Según Martínez-Sánchez (2004), la tasa de remoción de semillas es un buen indicador de la depredación de semillas ya que la velocidad con que es removido el alimento podría indicar una diferencia en la actividad o en la abundancia de la fauna entre sitios. En general, en el presente estudio la remoción se incrementó con el tiempo, aunque el comportamiento fue diferente según el tipo de bosques. La respuesta inicial de los dispersores a la disponibilidad de semilla fue más “lenta” en bosques huracanados. En estos bosques, la remoción fue baja y constante para ambas mediciones. Por el contrario, en el bosque no huracanado hubo

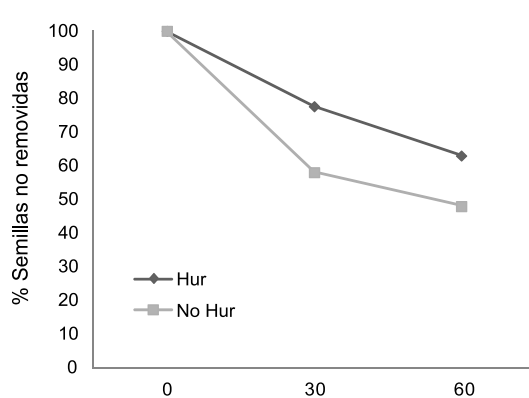


Figura 1. Porcentaje de semillas no removidas en el bosque huracanado y no huracanado durante 60 días de observación en la RAAN, Nicaragua

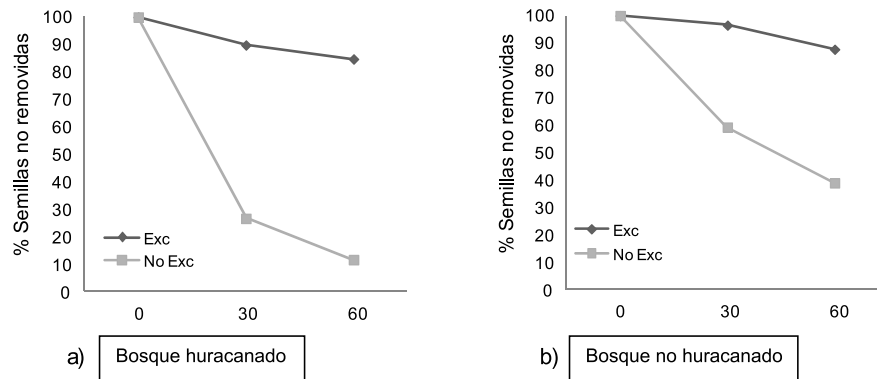


Figura 2. Porcentaje de semillas de *C. brasiliense* no removidas bajo dos tratamientos (exclusión/no exclusión) en la RAAN de Nicaragua, durante 60 días de observación

una remoción súbita y alta de semillas en los primeros 30 días que luego disminuyó. La primera revisión de semillas concordó con la estación seca, periodo en el cual parece existir una disminución drástica en la producción de frutos y semillas en el bosque (Guariguata *et al.* 2002). Una disminución en la producción de semillas debido a la estación seca puede tener impactos distintos en ambos bosques. Puede argumentarse que en el bosque huracanado, los pocos árboles remanentes, fructifiquen o no, son incapaces de proveer suficiente recurso para mantener las

poblaciones de mamíferos. En este bosque, un recurso alimenticio ya insuficiente (i.e. pocos árboles productores), e intensificado por una estación seca, sometería a más presión a cualquier recurso alimenticio disponible.

Distancias de remoción de las semillas

En cuanto a las distancias a las que fueron removidas las semillas desde su punto inicial (estación) y luego diseminadas, abandonadas, depredadas o enterradas, se encontraron diferencias significativas entre tipos de

bosque ($F=31,05, p < 0,0001$) y entre tratamientos de exclusión/no exclusión ($F=54,37, p < 0,0001$): el promedio y la distancia máxima fueron mayores en el bosque no huracanado. Solo se encontró una interacción significativa entre bosque y tratamiento ($F=13,74, p < 0,0002$). Para el tratamiento exclusión no hubo diferencias entre bosque huracanado y no huracanado (Fig. 5); no obstante, bajo el tratamiento de no exclusión sí se observaron diferencias significativas entre ambos bosques. A su vez, en el bosque huracanado se dieron variaciones en las distancias de remoción

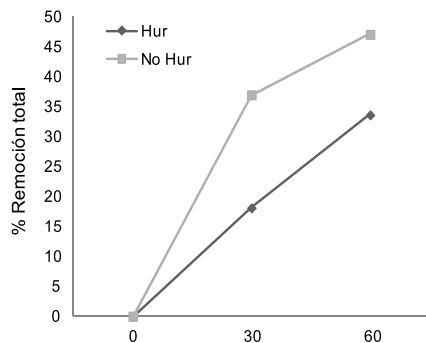


Figura 3. Porcentaje de remoción total de semillas de *C. brasiliense* después de 60 días de observación en la RAAN, Nicaragua. La remoción total incluye remoción-abandono, remoción-depredación y remoción-enterradas.

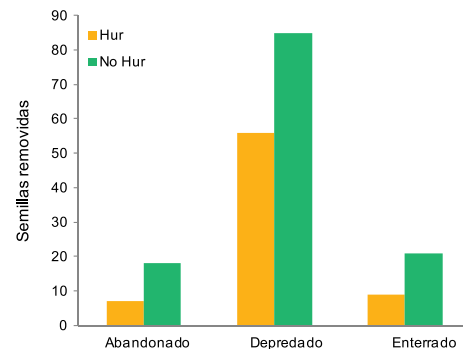


Figura 4. Número de semillas removidas de *C. brasiliense* según su destino en dos bosques latifoliados en la RAAN, Nicaragua. Las diferencias entre bosques fueron significativas en todos los casos.

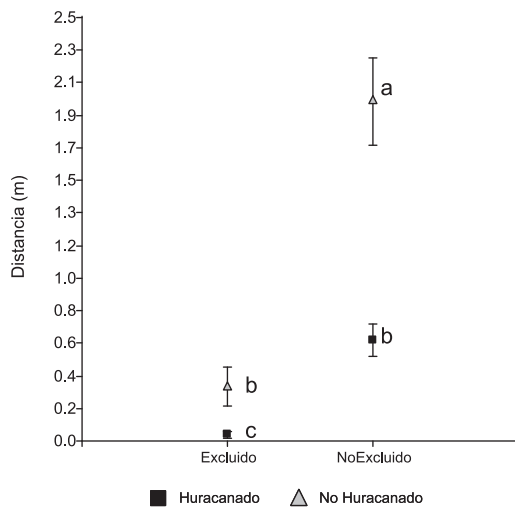


Figura 5. Distancias medias y error asociado a las que se encontraron semillas de *C. brasiliense* bajo cada tratamiento en los dos sitios de estudio en la RAAN, Nicaragua. Letras distintas indican diferencias significativas.

entre los tratamientos de exclusión/no exclusión, pero en el no huracanado estas diferencias se magnifican.

En cuanto a las distancias a las que se encontraron semillas enterradas (dispersadas efectivamente), en el bosque no huracanado las distancias fueron mayores bajo el tratamiento de no exclusión (Cuadro 1). Sin embargo, en el bosque huracanado las semillas bajo el tratamiento de exclusión no fueron removidas del todo: una pequeña cantidad de semillas (0,6%) del total en ambos bosques fueron removidas y subidas a los árboles, a alturas entre 0,4 a 4,30 m, donde fueron depredadas.

Las distancias de remoción de las semillas depredadas fueron en general muy cortas (<3 m) lo que coincide con lo encontrado por Gorchov *et al.* (2004) para semillas de *Hymenaea courbaril*. Más aún, las investigaciones de Forget y Milleron (1991) y de Guariguata *et al.* (2002) muestran que únicamente mamíferos de mayor tamaño (p.e. *Dasyprocta punctata*) son capaces y más probables de remover semillas a mayores distancias. En este estudio, la mayoría de las semillas removidas

se encontraron debajo de troncos, debajo de hojarasca profunda, entre ramas caídas de árboles, o en cavidades de árboles a donde solo los roedores pequeños pueden acceder.

La diferencia de dispersión de semillas entre ambos bosques puede deberse a la abundancia de animales dispersores. La información obtenida no ha permitido determinar con exactitud cuáles son los principales animales dispersores de *C. brasiliense* en la RAAN; no obstante, las distancias de dispersión e información de otros estudios con semillas de tamaño similar sugieren que las guatusas (Agoutidae) son las principales dispersoras. Según Asquith *et al.* (1997), los roedores Dasipróctidos (guatusas y tepezcuíntles) son los principales dispersores de semillas grandes, ya que suelen enterrarlas en el suelo, generalmente en micrositios favorables para el reclutamiento, a diferencia de roedores pequeños que suelen enterrar las semillas en sitios menos favorables para la germinación, debajo de hojarasca o del árbol madre (Forget y Hammond 2001, Jansen *et al.* 2004).

Observación y captura de mamíferos pequeños y medianos

En total se registraron 13 especies: ocho en el bosque huracanado y 11 en el no huracanado (Cuadro 2). En el bosque no huracanado, los animales más frecuentemente observados fueron *Dasyopus novemcinctus* (armadillo) y *Pecari tajacu* (sajino); mientras que en el bosque huracanado los animales con más avistamientos fueron también el armadillo y *Allouata palliata* (mono congo). La captura de roedores pequeños varió entre bosques; en el huracanado solo se capturó un individuo de *Melanomys caliginosus* (rata de campo), mientras que en el no huracanado se capturaron siete individuos de tres especies. En ambos bosques se encontraron muchos cultivos de maíz, arroz, plátano y yuca cercanos a la zona de estudio, lo que pudo haber influido en la baja captura de roedores.

La mayor remoción de semillas de *C. brasiliense* en el bosque no afectado por el huracán Félix puede atribuirse a una mayor presencia y actividad de poblaciones de dispersores (Sánchez-Rojas *et al.* 2004, Galindo-González *et al.* 2009, Klinger y Rejmánek 2009), principalmente roedores pequeños. Resultados similares se han encontrado para las semillas de otras especies arbóreas: *Hymenaea courbaril* (Gorchov *et al.* 2004), *Dipteryx panamensis* en (De Steven y Putz 1984, Asquith *et al.* 1997), *Vouacapoua americana* (Forget 1990) y *Virola nobilis* (Forget y Milleron 1991).

Una de las especies de roedores que podría considerarse como depredador de semillas es *Heteromys desmarestianus* (ratón semiespinoso), la cual ha sido encontrada en muchos estudios como principal depredador de semillas de especies como *Dypterix panamensis* y *Astrocaryum mexicanum* (Guariguata *et al.* 2002, Brewer 2001), aunque con frecuencia también entierra las semillas (Klinger y Rejmánek 2010). Existen

además otras especies de pequeños y medianos roedores depredadores de semillas, como *Melanomys* y *Zygodontomys* (De Mattia *et al.* 2004), especies encontradas en el bosque no huracanado. Las ardillas también juegan un papel importante en la remoción y depredación de semillas. Los mismos mecanismos que causan una mayor remoción en bosques no huracanados parecen fomentar una depredación mayor por parte de roedores pequeños (Asquith *et al.* 1997, Guariguata *et al.* 2002).

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

A pesar de que los avistamientos y capturas de mamíferos indican que las poblaciones de mamíferos pequeños y medianos se encuentran muy diezmadas, los datos de la remoción de semillas muestran que sí existe fauna en la zona, pero en menor cantidad que en el bosque sin perturbación (49% de semillas removidas en el bosque no huracanado versus 27% en el bosque huracanado). Esta fauna depende

Cuadro 1. Distancias máximas y mínimas de semillas dispersadas efectivamente en ambos sitios de estudio

Bosque	Tratamiento	n	Promedio (m)	D.E.	Min (m)	Máx (m)
Huracanado	No excluido	15	0,87	1,1	0,25	3,4
	Excluido	2	7,4	0	7,4	7,4
No huracanado	No excluido	27	3,14	3,65	0,12	12,6

* Valores de la distancia de dispersión efectiva de cada semilla. No hubo remoción de semillas bajo el tratamiento exclusión en el bosque huracanado que fueran dispersadas efectivamente (enterradas).

Cuadro 2. Animales observados durante cuatro meses de muestreo en dos bosques latifoliados de la RAAN, Nicaragua a través de avistamientos directos e indirectos con huellas, heces y madrigueras.

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

BH: Bosque huracanado, BNH: Bosque no huracanado.

*Animales capturados con las trampas Shermann.

de las especies de árboles que consiguieron recuperarse después del huracán.

Con el fin de conocer a fondo los patrones de regeneración de bosques tropicales afectados por huracanes, se necesitan más investigaciones de crecimiento, reproducción y procesos de dispersión de muchas especies (Clark y Clark 1992). *Calophyllum brasiliense* es conocida como una especie común de dosel, de gran importancia para las comunidades afectadas por el huracán Félix; no obstante, se conoce poco de su respuesta a eventos destructivos como los huracanes. La Fig. 6 muestra el modelo en el que se encuentra la especie en bosques huracanados y no huracanados de la RAAN, Nicaragua.

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

La ecología de *C. brasiliense* y la recurrencia de huracanes y/o inundaciones en la RAAN permiten comprender el comportamiento de la especie en cuanto a su regeneración natural. Aparte de la ocurrencia de huracanes clase 4 cada 101 años, otros huracanes de menor grado afectan los bosques de la RAAN con más frecuencia. Estos eventos, en su conjunto, forman un régimen de perturbación de viento que moldea los bosques en el tiempo. La regeneración de *C. brasiliense* es tolerante a la sombra, pero parece aprovechar los eventos climáticos extremos

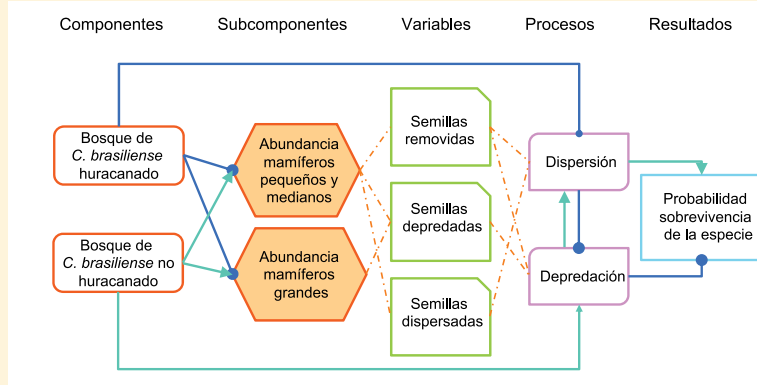


Figura 6. Modelo de dispersión de *C. brasiliense* para bosques huracanados y no huracanados en la RAAN de Nicaragua. Los componentes y subcomponentes corresponden a los elementos que constituyen el sistema; las variables son aquellas que fueron medidas en campo y ayudan a entender los procesos presentes en el bosque, los cuales dependiendo de su magnitud modifican los resultados de sobrevivencia de la especie. Las líneas que terminan en círculo indican disminuciones, las flechas aumentos y las intermitentes interacciones. Fuente: modificado de Schupp *et al.* (2010).

que mejoran la disponibilidad de luz para regenerar en gran número y alcanzar el dosel (Fischer y Dos Santos 2001, Piotta *et al.* 2003). *C. brasiliense* fructifica masivamente en periodos supra-anales (Cannon *et al.* 2007) y esto le permite escapar de la depredación de sus semillas por mamíferos grandes. Es muy probable que el éxito de *C. brasiliense* en bosques huracanados e inundados se base en la capacidad de saciar a los depredadores de semillas y, al mismo tiempo, aprovechar las perturbaciones de gran escala para regenerar en grupo vigorosamente.

Para el manejo forestal sostenible parece sensato inducir la regeneración natural de *C. brasiliense* mediante la simulación de perturbaciones que ocurren de manera natural. Ya que la predictibilidad de los huracanes es baja -y más aún de los eventos más extremos que modifican con mayor severidad los bosques- las intervenciones silviculturales deben responder a escalas de tiempo adecuadas para la regeneración de las especies. La consideración de eventos naturales en el manejo silvicultural es necesaria en zonas de alto impacto, de manera que se mantenga una diversidad alta

de estructuras forestales a la escala de paisaje, que le de resiliencia a los bosques como un todo.

En el caso de huracanes e inundaciones, ambas perturbaciones afectan dos estratos distintos del bosque: las inundaciones afectan el sotobosque mientras que los huracanes afectan el dosel. Una combinación de ambas podría aumentar la concentración de *C. brasiliense* en el sotobosque y promover su establecimiento hacia el dosel. En este caso es prudente aprovechar los eventos supra-anales de fructificación para asegurar una regeneración efectiva. En términos prácticos se puede recomendar el sistema de *dosel protector* (“shelterwood” en inglés; Finegan y Sabogal 1998). Este sistema se ha diseñado para promover la regeneración de especies que permanecen en el sotobosque, esperando una perturbación de dosel (Smith *et al.* 1997). Básicamente, el sistema se compone de tres cortas: i) La corta de regeneración para fomentar la fructificación de árboles y establecer su semilla en el sotobosques; si ya existe la regeneración en el sitio esta corta puede obviarse. ii) La corta de liberación para eliminar la mayoría

de los árboles de dosel que impiden el crecimiento de la regeneración de *C. brasiliense* y de otras especies de árboles y arbustos; sin embargo al tener un sistema radical ya desarrollado y al ser más competitiva se espera que *C. brasiliense* domine un rodal también rico en muchas otras especies. iii) La corta final de todos los individuos del dosel; esta corta se realiza cuando la regeneración de *C. brasiliense* está establecida y tiene potencial de alcanzar el dosel. El resultado de este sistema es un bosque con árboles de edades homogéneas, muy similar a los bosques que emergen después de perturbaciones a gran escala, como los huracanes.

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

Literatura citada

- Asquith, NM; Wright, SJ; Claus, MJ. 1997. Does mammal community composition control recruitment in Neotropical forests: Evidence from Panama. *Ecology* 78(3):941-946.
- Brewer, SW; Rejmánek, M. 1999. Small rodents are significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science* 10:165-174.
- Brewer, SW. 2001. Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *OIKOS* 92:245-255.
- Cannon, CH; Curran, LM; Marshall, AJ; Leighton, M. 2007. Beyond mast-fruiting events: Community asynchrony and individual dormancy dominate woody plant reproductive behavior across seven Bornean forest types. *Current Science* 93(11):1558-1566.

- Chapman, CA; Chapman, LJ. 1995. Survival without disperser's seedling recruitment under parents. *Conservation Biology* 9(3):675-678.
- Clark, DA; Clark, DB. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecol. Monog.* 62(3):315-344.
- Connell, JH. 1971. On the role of enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In den Boer, PJ; Gradwell, GR. Eds. *Dynamics of populations*. Center for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen, The Netherlands. p. 298-312.
- De Mattia, EA; Curran, LM; Rathcke, BJ. 2004. Effects of small rodents and large mammals on Neotropical seeds. *Ecology* 85:2161-2170.
- De Steven, D; Putz, FE. 1984. Impact of mammals on early recruitment of the tropical canopy tree *Dipteryx panamensis* in Panama. *Oikos* 43:207-216.
- Di Rienzo, JA; Casanoves, F; Balzarini, MG; González, L; Tablada, M; Robledo, CW. 2011. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- Everham, EM; Brokaw, NV. 1996. Forest damage and recovery from catastrophic wind. *Bot. Rev.* 62:113-185.
- Finegan, B; Sabogal, C. 1998. El desarrollo de sistemas de producción sostenible en bosques tropicales húmedos de bajura: un estudio de caso en Costa Rica. *El Chasqui* no. 17:3-24.
- Fischer, E; Dos Santos, FAM. 2001. Demography, phenology and sex of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) trees in the Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 17:903-909.
- Flemming, TH; Brown, GJ. 1975. An experimental analysis of seed hoarding and burrowing behavior in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *J. Mamm.* 56:301-315.
- Forget, PM. 1990. Seed dispersal of *Vouacoupa americana* (Caesalpinaceae), a rodent dispersed tree species in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 6:459-468.
- Forget, PM; Hammond, DS. 2001. Rainforest Vertebrates and Food Plant Diversity in the Guiana Shield. In Hammond, DS. (ed). *Tropical Forest of the Guiana Shield*. CAB International, Wallingford, UK. p. 233-294.
- Forget, PM; Milleron, T. 1991. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama. *Oecologia* 87:596-599.
- Fung McLeod, EM. 2011. Dispersión de semillas por mamíferos terrestres en bosques latifoliados del Atlántico Norte de Nicaragua después del huracán Félix. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 88 p.
- Galindo-González, J; Vázquez-Domínguez, G; Saldaña-Vázquez, RM; Hernández-Montero, JR. 2009. A more efficient technique to collect seeds dispersed by bats. *Journal of Tropical Ecology* 25:205-209.
- Gorchov, DL; Palmeirim, JM; Jaramillo, M; Ascorra, CF. 2004. Dispersal of seeds of *Hymenaea courbaril* (Fabaceae) in a logged rain forest in the Peruvian Amazonian. *Acta Amazonica* 34(2):251-259.
- Guariguata, MR; Arias-Le Claire, H; Jones, G. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34:405-415.
- Holdridge, LR. 1987. *Life Zone Ecology*. San José, Costa Rica, Tropical Science Center.
- Holl, KD; Lulow, ME. 1997. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* 29(4):459-468.
- Hubbell, SP. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35:214-229.
- INAFOR (Instituto Nacional Forestal); GRAAN (Gobierno Regional Autónomo Atlántico Norte). 2007. Evaluación de daños al ecosistema forestal ocasionados por el huracán Félix. Masagni, Nicaragua, FAO, WWF, GTZ. 37 p.
- Janzen, DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501-528.
- Jansen, PA; Bongers, F; Hemerik, L. 2004. Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a Neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecol. Monogr.* 74:569-589.
- Klinger, R. 2007. Catastrophes, disturbances and density-dependence: population dynamics of the spiny pocket mouse (*Heteromys desmarestianus*) in a Neotropical lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 23:507-518.
- Klinger, R; Rejmánek, M. 2009. The numerical and functional responses of a granivorous rodent and the fate of Neotropical tree seeds. *Ecology* 90(6):1549-1563.
- Klinger, R; Rejmánek, M. 2010. A strong conditional mutualism limits and enhances seed dispersal and germination of a tropical palm. *Oecologia* 162:951-963.
- Levey, DJ; Silva, WR; Galetti, M. 2002. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. New York, USA, CABI International. p. 19-34.
- Martínez- Sánchez, JL. 2004. Fragmentación y remoción de semillas en el piso de la selva húmeda tropical: el caso de la reserva natural de Los Tuxtlas, sureste de México. *Universidad y Ciencia* 20 (39):7-14.
- McCanny, SJ. 1985. Alternatives in parent-offspring relationships in plants. *Oikos* 45:148-149.
- McClellan, M; Williamson, M. 2010. La lucha por el territorio Amasau por el pueblo indígena mayagna. Awastigni, Nicaragua. 23 p.
- Miranda, M. 2009. Memoria del impacto social y ambiental del Huracán Félix. WANI 58:16-21.
- Piotto, D; Montagnini, F; Ugalde, L; Kanninen, M. 2003. Performance of forest plantation in small and medium-sized farms in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 175:195-204.
- Plumptre, AJ; Reynolds, V. 1994. The impact of selective logging on the primate populations in the Budongo Forest Reserve, Uganda. *Journal of Applied Ecology* 31:631-64.
- PNUD (Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo). 2008. Impacto del huracán Félix en la Región Autónoma del Atlántico Norte y de las lluvias torrenciales en el noroeste de Nicaragua (en línea). Consultado 10 noviembre 2010. Disponible en <http://magic.un.org.mx/www3/ricardo/desastres/Huracan%20F%20E9lix/L860-1.pdf>
- Reid, FA. 2009. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. New York, USA, Oxford University Press. 346 p.
- Reilly, AE. 1991. The effects of hurricane Hugo in three tropical forests in the US Virgin Islands. *Biotropica* 23(4a):414-419.
- Sánchez-Rojas, G; Sánchez-Cordero, V; Briones, M. 2004. Effect of plant species, fruit density and habitat on post-dispersal fruit and seed removal by spiny pocket mice (*Liomys pictus*, Heteromyidae) in a tropical dry forest in Mexico studies on Neotropical fauna and environment. 39(1):1-6.
- Schupp, EW; Jordano, P; Gómez, JM. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188:333-353.
- Smith, DM; Larson, BC; Kelty, MJ; Ashton, PMS. 1997. The practice of silviculture: applied forest ecology. 9 ed. New York, USA, J. Wiley.
- Vanasco, NB; Sequeira, MD; Sequeira, G; Tarabla, HD. 2003. Associations between leptospiral infection and seropositivity in rodents and environmental characteristics in Argentina. *Preventive Veterinary Medicine* 60(3):227-235.
- Vandermeer, JH; Boucher, DH; de la Cerda, GI; Perfecto, I. 2001. Growth and development of the thinning canopy in a post-hurricane tropical rain forest in Nicaragua. *Forest Ecology and Management* 148:221-242.
- Vandermeer, JH; Zamora, N; Yhi, K; Boucher, D. 1990. Regeneración inicial en una selva tropical en la costa caribeña de Nicaragua después del huracán Juana. *Rev. Biol. Trop.* 38(2B):347-359.
- Vanderwall, SB; Thayer, TC; Hodge, JS; Beck, MJ; Roth, JK. 2001. Scatter-hoarding behavior of deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *West. N. Am. Nat.* 61:109-113.
- Weaver, PL. 1986. Hurricane damage and recovery in the montane forests of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Carrib. J. Sci.* 22:53-70.
- Weaver, PL. 1989. Forests changes after hurricanes in Puerto Rico Luquillo Mountains. *Interciencia* 14:181-192.
- White, LJT. 1994. Biomass of rain forest mammals in the Lope Reserve, Gabon. *Journal of Animal Ecology* 63:499-512.
- Xiao, Z; Jansen, PA; Zhang, Z. 2003. Using seed-tagging methods for assessing post-dispersal seed fate in rodent-dispersed trees. *Forest Ecology and Management* 223:18-23.
- Zimmerman, JK; Aide, TM; Rosario, M; Serrano, M; Herrera, L. 1995. Effects of land management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77:65-76.