

Dispersión de semillas de Almendro (*Dipteryx oleifera*) por mamíferos en el bosque tropical húmedo de La Unión, Caño Negro (RAAS)

Delvis Guillén Espinoza

Universidad de las Regiones Autónomas de la Costa Caribe Nicaragüense (URACCAN)

INTRODUCCIÓN

En los bosques bajos tropicales, el papel de los animales en la dispersión de semillas puede ser crítico en las dinámicas de reclutamiento de las plantas (Janzen 1970, Connell 1978, Hubbell 1979, Loiselle & Blake 1999, Bleher & Böhning-Gaese 2001, Jordano & Schupp 2000), puesto que más del 70 % de las plantas poseen frutos adaptados para el consumo animal (Frankie *et al.* 1974, Gentry 1982, Howe & Smallwood 1982, Foster *et al.* 1986, Howe & Westley 1988). La dispersión de semillas por animales incluye una serie de eventos que comprenden la remoción de frutos, el transporte de semillas viables lejos de la copa de la madre (dispersión primaria), la remoción de semillas de ubicaciones posteriores (dispersión secundaria), la depredación y los patrones de deposición de las semillas (Schupp 1993, Nathan & Muller-Landau 2000, Wenny 2000b, Parrado-Rosselli *et al.* 2002). Cada uno de estos eventos afecta la supervivencia y el establecimiento de las semillas y las plántulas (Janzen 1970, Connell 1971, Howe & Smallwood 1982, Howe & Westley 1988).

Para que las plántulas se establezcan efectivamente (reclutamiento), las semillas tienen que ser dispersadas por los mamíferos a sitios donde la densidad de conespecíficos¹ es baja y de esta forma evitar el ataque de enemigos naturales (Janzen 1971, Clark & Clark 1984, Hubbell 1979, Schupp 1993). *D. Oleifera* presenta semillas grandes que son depredadas por mamíferos terrestres grandes y pequeños, tales como guatusas (*Agouti paca*), ratas del maíz (*Oryzomys ssp.*) entre otros (MC Hargue y Hartshorn 1983, Peres y Baider 1997, Forget 1993 y 1996).

D. oleifera posee grandes copas y gambas que sirven de excelentes refugios de aves y mamíferos terrestres, además es buena fuente de alimentación para muchos mamíferos terrestres y voladores. Desde el punto de vista antropogénico, esta especie es utilizada para la elaboración de carbón de excelente calidad, leña, y como bebida. Es muy importante para los habitantes de las comunidades.

Con esta investigación se pretende realizar un aporte científico en lo que respecta a estudios sobre la dinámica que desempeñan las comunidades de mamíferos involucrados en la dispersión/depredación de *D. oleifera*. En este afán se presentó la implementación de avances metodológicos que nos permitieron saber el destino final de las semillas. Esto permite determinar con mayor exactitud la contribución relativa de los dispersores/depredadores y el papel que juegan en el reclutamiento de las plántulas. En todo caso, la dispersión de las semillas es muy importante para que los bosques puedan mantener su diversidad biológica.

Este estudio tiene como objetivo estudiar la dinámica de remoción, dispersión y depredación de las semillas de *D. oleifera* en el bosque húmedo tropical de la Costa Atlántica de Nicaragua. Así mismo identificar las especies de mamíferos existentes en el área de estudio, que están jugando un papel importante en el establecimiento de la especie. Además se pretende comprobar las siguientes hipótesis: el porcentaje de semillas removidas depende de la densidad de semillas de *D. oleifera*; la distancia promedio recorrida por las semillas depende de las condiciones de densidad de semillas (altas y bajas) de *D. oleifera*; la depredación de semillas depende de la densidad de éstas (altas y bajas de *D. oleifera*).

1. Se refiere a árboles o individuos adultos de la misma especie.

Historia natural de *Dipteryx oleifera*

D. oleifera se distribuye en las tierras bajas y planicies de la Costa Atlántica de Nicaragua. Es un árbol emergente, bastante abundante en el bosque tropical húmedo de Nicaragua, en donde la temperatura varía entre 24 y 30 °C, con una precipitación media anual de 3,000 a 5,500 mm. La regeneración natural es de uno a dos árboles/ha y la mortalidad en el bosque alcanza a veces el 97% de los individuos por la falta de luz, hongos, insectos y mamíferos (Boucher et al. 2003). Se caracteriza por tener hojas compuestas, alternas, pinnadas, con 10 a 20 hojuelas con margen entero y estipula bien definida en la punta. La flor es rosada y hermafrodita. El fruto es una vaina corta, gruesa, dura, comprimida lateralmente, en forma ovada y dehiscente. La semilla es de color pardo oscuro cuando madura, de 4.5 a 6.0 cm de largo, 3.0 a 3.5 cm de ancho y 1.0 a 1.6 cm de grosor. Árbol de porte muy variado, con alturas de 15 a 50 m, con grandes gambas y corteza rugosa. Esta especie es de suma importancia ecológica porque entre su desempeño está el servir de alimento y vivienda a muchos vertebrados terrestres y voladores. Véase en la figura 1 la distribución espacial de *D. oleifera* en Centroamérica.

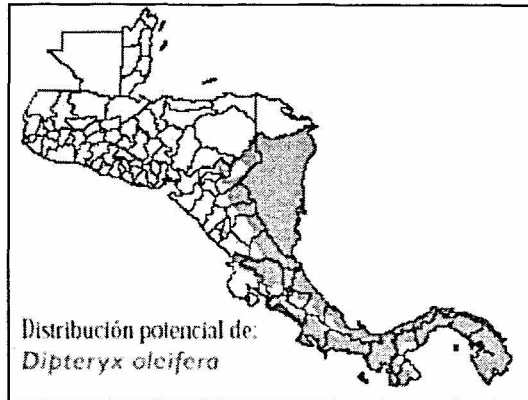


Figura 1. Distribución espacial en donde se encuentra la especie *D. oleifera* en Centroamérica (tomado de la "Guía de árboles forestales de Centroamérica", 2003).

Descripción de dispersores *D. oleifera*

Proceso de dispersión de *D. oleifera*. *D. oleifera* es dispersado por murciélagos y mamíferos terrestres, en varios pasos. Inicialmente, las semillas de *D. oleifera* son movidas por diferentes especies de murciélagos que vuelan hasta la copa de los árboles reproductivos y colectan semillas. Estos se alimentan del exocarpo y dejan caer las semillas generalmente en grupos de 15-20 semillas bajo

los árboles en los cuales perchan al comer. Las semillas son posteriormente removidas desde los comederos de murciélagos hacia áreas aledañas, aquellas que son olvidadas escapan a la depredación de roedores y podrían estar en mejores condiciones de establecerse.

La dispersión de semillas de *D. oleifera* involucra una serie de eventos que va desde la caída de las semillas bajo el parental (árbol madre), hasta el transporte de semillas viables lejos de la copa del árbol madre por murciélagos (dispersión primaria); la remoción y deposición de semillas en ubicaciones posteriores (dispersión secundaria) y la depredación y los patrones de deposición de las semillas en ubicaciones lejos del árbol madre (Howe & Smallwood 1982).

Murciélagos dispersores de *D. oleifera*. El murciélago frutero *Artibeus Jamaicensis* es uno de los más comúnmente capturados con redes de niebla en América Central (Fleming y Optor 1975). Los adultos son de cuerpo robusto, de cerca de 50g de peso, y de una envergadura de alas de 40 cm (brazo 58.65 cm). Se encuentran tanto en bosques húmedos, como secos, desde México hasta Brasil, y a menudo comen polen e insectos (Fleming y Optor 1975), pero su alimento principal son los frutos de los árboles grandes. Los murciélagos atrapan al vuelo los frutos de los árboles (Jimbo y Schwassman 1967) usando los músculos desarrollados de su pecho, las mandíbulas y sus largos dientes caninos, para llevar frutas muy grandes a sus comederos a distancias de 25 m hasta 200 m (Janzen, et al 1976). En sus comederos, el murciélago sostiene el fruto entre sus brazos y muerde pedazos pequeños de la cáscara después de chupar el jugo, escupe el resto en forma de perdigones o simplemente las deja caer; en el caso de los frutos grandes se traga las semillas, las cuales aparentemente pasan intactas en las heces, efectuando de esta forma la dispersión de la semilla removida (Morizon 1978).

***Artibeus lituratus*.** La especie es común en bosques húmedos tropicales (Janzen 1991). Ésta es de mediano tamaño a grande, de color café oscuro por encima y por debajo, con rayas faciales blancas generalmente marcadas. Con pelaje en la mitad basal del uropatagio. Antebrazo de 63-76 mm. Son frugívoros, pero también se alimentan de polen y néctar (Mórizon 1978).

Roedores grandes como agentes dispersores

La guatusa. (*Dasyprocta spp*) es el mamífero diurno que más comúnmente se encuentra en el bosque pluvial de

alturas bajas y media. Se encuentran distribuidas desde el sur de México hasta el norte de Argentina. Los tepezcuintle son animales nocturnos algo más grandes que las guatusas; su peso es casi el doble y son de color pardo, con hileras de manchas de color crema a lo largo de sus costados. Ambos son principalmente frugívoros seminívoros², aunque el tepezcuintle puede quebrar más fácilmente las semillas más duras.

En muchos casos, las semillas de *D. oleifera* se pueden encontrar en concentraciones considerables (comederos); y en otras ocasiones, solitarias o aisladas a gran distancia del árbol progenitor. Estas semillas que se encuentran en el suelo son removidas posteriormente por roedores los cuales se alimentan del embrión de las semillas, dando como resultado la depredación. Sin embargo, algunas de las semillas logran escapar a la depredación dando como resultado la dispersión de las semillas y el establecimiento efectivo de las plántulas. Se estima que los agoutis (*Dasyprocta punctata*) recogen semillas, pero, en promedio, las dispersan menos de 5 m (Pérez y Baidier 1997). Además, una de las estrategias que utiliza la guatusa contra la escasez estacional es la de enterrar las semillas durante el tiempo de abundancia.

Pequeños roedores como agentes dispersores de *D. oleifera*.

Sciurus richmondi. Se encuentra distribuida solamente en algunas laderas de la Costa Atlántica de Nicaragua. Su hábitat lo conforman tierras bajas en los 1000 msnm. Se caracteriza por ser bastante pequeño. Ciertas partes superiores del cuerpo son de color café castaño claro y su cola está cubierta con pelos blancos. Sus hábitos son pocos conocidos. Generalmente son diurnos y probablemente solitarios. Esta ardilla forrajea en la tierra y rara vez se le ve en la copa del dosel.

Proechimys semispinosus. Se encuentran distribuidos desde el norte de Honduras hasta el noroeste de Perú y la amazonia brasileña, en alturas de hasta 700 msnm. Su hábitat son los bosques húmedos, bosques de crecimiento secundario y bosques deciduos con corredores que conectan a zonas riparias³. Se caracterizan por ser de color café rojizo, con el vientre blanco. Posee espinas angostas

sobre la espalda, mezcladas con el pelaje. Su cabeza es grande y angosta, y su cola desnuda y bicolor. Sus hábitos son nocturnos y principalmente terrestres; caminan a través de troncos huecos. Viven en cuevas que excavan en el suelo, pero a menudo ocupan depresiones bajo las raíces. Forrajea silenciosamente cerca de troncos caídos, raíces y matorrales.

Oryzomys dimidiatus. Se encuentra distribuido en el sureste de Nicaragua, solamente en la Costa Atlántica. Su hábitat se encuentra en los bosques húmedos, bosques secundarios y áreas agrícolas de tierras bajas. Se caracteriza por ser de tamaño mediano. Espalda de color castaño grisáceo, con carnosidades negras. Son raros y muy pocos capturados. Existe referencia de la captura de uno en las riberas de un río en Bluefields (Jones y Ångström, 1986). El *Oryzomys dimidiatus* tiene como hábito alimenticio comer frutos de diferentes tamaños que se encuentran en el suelo del sotobosque.

La dispersión de semillas como factor de establecimiento de especies de bosque húmedo tropical.

La relación entre la depredación de semilla y la distancia de los árboles conespecíficos ha recibido una considerable atención, particularmente debido a las investigaciones de Janzen en 1972, sobre la depredación y dispersión de semillas por parte de especies de vertebrados. Los depredadores comerían completamente las cosechas de semillas, a menos que éstas fueran dispersadas a zonas más alejadas de las altas densidades (Janzen 1972).

En el proceso de diseminación de semillas, los depredadores tienen el potencial de ser sus dispersores. Algunas especies de árboles tienen lo que se llama un año de "mast", en el cual todos los árboles producen un número excesivo de semillas. Por consiguiente, los animales que depredan a estas especies recogen y entierran las semillas, pero tienen muy poca motivación para regresar a los escondites, desenterrar y comerlas, ya que las semillas son muy abundantes en el bosque; entonces, al ser olvidadas, las semillas son dispersadas. Cuando esto ocurre, una cantidad significativa sobrevive y germina más tarde (Vander Wall 2005).

2. Se designa a todo aquel animal que se alimenta de semillas.

3. El término de zona riparia designa la región de transición y de interacciones entre los medios terrestres y acuáticos.

METODOLOGÍA

Sitio de estudio

Este estudio se realizó en el bosque húmedo tropical post-huracanado en el sitio de La Unión, localizado en la Región Autónoma Atlántico Sur de Nicaragua (RAAS) (Figura 1). El lugar está ubicado sobre el río Caño Negro, al noreste de la ciudad Bluefields, a los $12^{\circ}05'32.5''$ N y $83^{\circ}81'52.1''$ W, con una elevación de 44 metros sobre el nivel del mar. La temperatura media anual es de 29°C , con una precipitación de 3500-4000 milímetros anuales. El área general de estudio es definida como bosque húmedo siempre verde, de bajura, según el sistema de clasificación de zonas de vida de Holdridge (1982). El estudio se llevó a cabo en una parcela de 6.39 hectáreas ya establecida en 2002, para investigaciones científicas sobre regeneración natural.

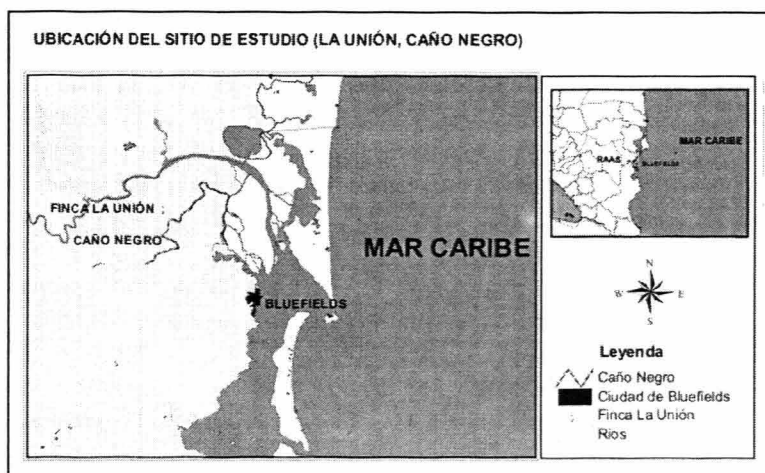


Figura 2. Ubicación de la finca La Unión, Caño Negro, en un bosque tropical húmedo (R.A.A.S.). El recuadro superior derecho muestra el área de la Costa Atlántica de Nicaragua.

Método

El área de estudio corresponde a una parcela de investigación de 6.39 hectáreas, dividida en subparcelas de $10\text{m} \times 10\text{m}$ por tubos plásticos. Cada tubo plástico fue coordinado en un mapa de coordenadas cartesianas. Cada uno de los árboles, vástagos y plántulas de *D. oleifera* han sido placados con numeraciones correspondientes en la abscisa y ordenada, ubicadas en el sistemas coordenadas desde el 2002 (Ver figura 3).

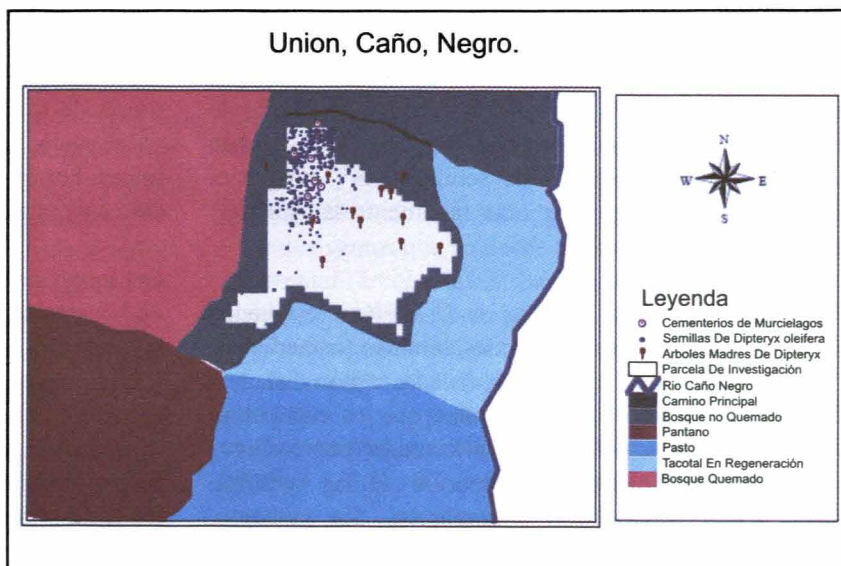


Figura 3. Mapa de la parcela de estudio en el sitio La Unión, Caño Negro. Los puntos grandes en color rojo oscuro representan los árboles madres de *D. oleifera*, los puntos pequeños de color azul representan semillas en el 2005.

Remoción de semillas

Se evaluó experimentalmente el efecto de remoción, depredación/dispersión de semillas en: (1) presencia de dos densidades de semillas y (2) en el efecto que tiene la distancia de las semillas al árbol madre en la dispersión/depredación de los propágulos (semillas).

El experimento consistió en establecer cuatro parcelas de $10 \times 10\text{m}$ en forma continua (sistemáticamente) en dos árboles madre de *D. oleifera*, utilizando semillas del mismo árbol. La primera se colocó bajo el árbol madre (1) a una distancia de un metro, en donde se colocaron semillas en forma agrupadas (siete semillas juntas en cada plataforma). En la misma dirección se colocó la segunda parcela a una distancia de 70 metros de la primera, aunque en esta ocasión la parcela fue de semillas aisladas (dos semillas juntas en cada plataforma). La tercera parcela se situó bajo el árbol madre (2) de *D. oleifera* (a una distancia de un metro), en donde se establecieron semillas en forma aisladas. Tomando la misma dirección se colocó la cuarta parcela de semillas a una distancia de 70 metros de la tercera, aunque en esta ocasión la parcela fue de semillas agrupadas) (ver figura 4).

Se aplicaron dos tratamientos de semillas, que consistieron en colocar semillas aisladas y agrupadas.

a) Semillas aisladas: esta parcela de 10 m² se dividió en cuadrantes de 5 m², en donde se colocaron dos semillas de *D. oleifera* en cada punto esquinero e intermedio de las cuadrículas (ver figura 4). Esto representa las semillas aisladas (solitarias) que son distribuidas en el bosque por acción de dispersores/depredadores.

b) Semillas agrupadas: esta parcela de 10 m² fue dividida en cuadrantes de 5 m², en donde se colocaron siete semillas de *D. oleifera* en cada punto esquinero e intermedio de estos cuadros (ver figura 4). La intención es que estas agrupaciones representen las semillas que son dejadas naturalmente en pequeños grupos (posiblemente comederos de murciélagos o escondites de guatusas u otros roedores que acostumbran dejar acumulaciones de semillas).

Se hizo el análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis para muestras de tamaños diferentes, con el objetivo de determinar si existían diferencias entre el número de semillas removidas, depredadas, dispersadas y germinadas, cuando se encontraban cerca y/o lejos del árbol madre, así como, también, cuando se encontraban en diferentes densidades (altas y bajas). El análisis se efectuó utilizando las variables distancias (cerca y lejos) y densidad (alta y baja) como variable independiente, dándoles valores categóricos entre 1 y 2.

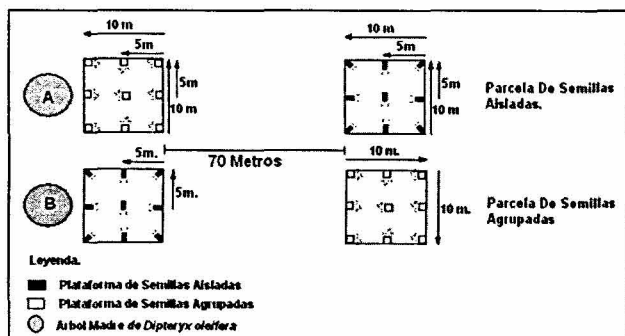


Figura 4. Diseño del experimento con semilla agrupadas y aisladas en diferentes distancias del árbol madre. Los cuadros de colores grises (alto y bajo) representan las disposiciones de las plataformas de semillas.

Al final del experimento se observaron problemas de pseudoreplicación del diseño experimental representado en la figura 1. La pseudoreplicación ocurre cuando los tratamientos se aplican a algunas condiciones pero no a todas; afectando de esta forma los resultados del experimento. Es decir, que las parcelas en donde se calcularon los porcentajes de semillas removidas, depredadas, dispersadas y germinadas, tienen un problema

de pseudoreplicación, donde cada tratamiento de distancia fue repetido solamente una vez por árbol.

Dispersión de semillas a distintas distancias del árbol madre

El desplazamiento de las semillas de *D. oleifera* ocurre a distancias cercanas y/o lejanas del árbol madre, debido hasta cierto punto a la dispersión que efectúan los murciélagos frugívoros (*A. jamaicensis*, entre otros) que habitan en la zona. Para averiguar si la distancia en que se encuentran las semillas con respecto al árbol madre tiene alguna relación sobre la remoción, depredación/dispersión de *D. oleifera*, realizamos las siguientes observaciones de campo. Tomando el sistema de coordenadas del área se delimitó una parcela de 3.25 hectáreas (ver figura 5). Dentro de esta parcela se realizaron barridas sistemáticas, realizándolas de Norte a Sur y viceversa, tomando en cuenta cinco metros de ancho a cada lado del observador. En estas barridas se buscaron y se coordinaron minuciosamente, en toda el área, las semillas caídas de *D. oleifera*. Cada semilla se marcó con un palillo de dientes con cintas de colores adheridas para su posterior localización.

Las observaciones de condición de semilla (removida y no removida) no se distribuyen normalmente con respecto a la distancia del árbol madre y no presentan una homogeneidad de varianza. Por lo tanto procedimos a utilizar estadística no paramétrica (Kruskal-Wallis, 1952) para varias muestras independientes. Agrupamos las cantidades de semillas en diferentes categorías (removidas, depredadas, dispersadas y germinadas) en intervalos de 10 m desde el árbol madre hasta los 200 m. Este método nos permitió determinar si existía relación entre las tasas de remoción, depredación, dispersión y germinación de *D. oleifera* y las distancias con respecto al árbol madre.

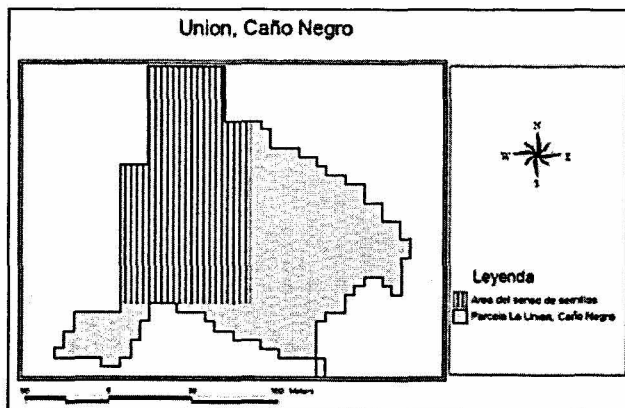


Figura 5. Parcela de estudio (6.39 ha) en donde se muestrearon las semillas de *D. oleifera*. Nótese que el área marcada en gris oscuro representa la subparcela en donde se muestrearon las semillas, área igual a 3.25 hectáreas.

Determinación de distancia promedio, depredación y dispersión de las semillas de *D. oleifera* por roedores

Se utilizó el método empleado por Elizabeth Witt (2004), que consiste en adherir microfibras de nylon (aprox. 150 m de longitud) a las semillas de *D. oleifera*, la cuales tuvieron sujetadas a plataformas de maderas (ver figura 6). La ventaja de este método es que permite seguir el recorrido exacto de las semillas y determinar la suerte que correrán. Es decir, se pueden saber las condiciones en que se encuentran las semillas (enterradas, depredadas o dejadas en el camino) y la distancia promedio del recorrido, siempre y cuando la microfibra siga adherida a la semilla y/o ésta no se haya roto. Con este experimento se determinó la distancia promedio que recorren las semillas cuando son removidas por mamíferos (dispersores secundarios).

El experimento se estableció cerca de un árbol madre de *D. oleifera* y en comederos de murciélagos. Primero se estableció una parcela de plataforma de semillas en un área cercana a un árbol madre de *D. oleifera* (a una distancia de cinco metros). El tratamiento del experimento consistió en establecer ocho plataformas de semillas que tenían seis semillas de *D. oleifera* en cada plataforma. Las plataformas se ubicaron en forma de dos líneas paralelas a una distancia de cinco metros entre ellas, colocando cuatro plataformas en cada línea (Figura 7a). Luego se estableció una parcela de plataforma en los comederos de murciélagos (área lejana al árbol madre). El tratamiento consistió en establecer ocho plataformas con seis semillas de *D. oleifera* en cada una. Las plataformas se ubicaron en forma de dos líneas paralelas a una distancia de cinco metros entre ellas, colocando cuatro plataformas en cada línea. Sin embargo, en este caso, el comedero de murciélagos estaba en el centro de la parcela (figura 7b).

Las parcela de plataforma de semillas fueron revisadas el trece de abril de 2005, y aproximadamente cada dos semanas durante dos meses. Cuando las semillas de las plataformas eran removidas, se medía la distancia y el recorrido del hilo. Se evaluó la suerte de las semillas en varias categorías (depredadas, enterradas, si son llevadas a alguna madriguera, si se dejan caer o

si son dispersadas). En el caso que las semillas fueran encontradas, al ser removidas, se anotaron aquéllas que presentaran signos de que fueron partidas por la mitad o abiertas en dos tapas. En el caso que fueran encontradas enterradas bajo hojarasca o bajo tierra podríamos asumir que fueron dispersadas. También, cuando las semillas no fueran encontradas se asumiría que sólo fueron removidas.

Se coordinaron los recorridos de los hilos utilizando el método de coordenadas polares. Para lo cual se utilizó como punto de referencia la posición inicial de las semillas. Esto, con el objetivo de realizar un dibujo del patrón de recorrido de la semilla (Figura 6).

Para cada sitio, se calculó el promedio de la distancia recorrida por las semillas por cada plataforma de semillas. También se calculó el porcentaje de las semillas removidas, depredadas, dispersadas y germinadas cerca del árbol madre y en los comederos de murciélagos. Utilizamos el análisis no paramétrico de Mann y Whitney para muestras independientes, con el objetivo de determinar si existían diferencias entre la distancia recorrida por las semillas. Además, comparamos la remoción, depredación, dispersión y germinación de las semillas cerca al árbol madre y en comederos de murciélagos.

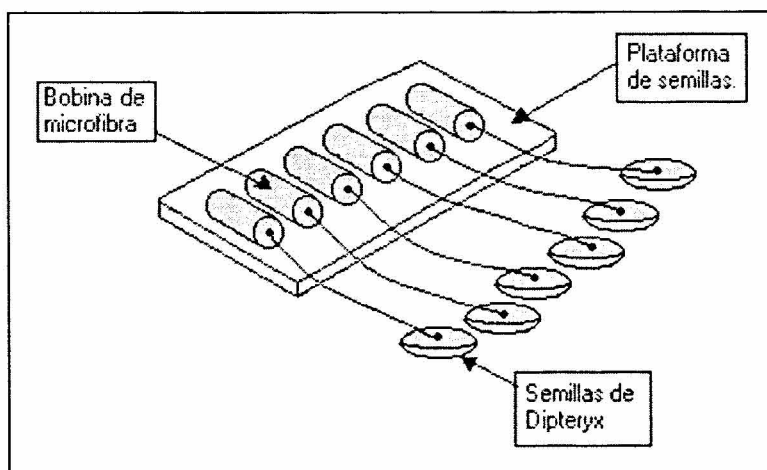


Figura 6. Plataforma de semillas (6 bobinas de microfibra adheridas a un rectángulo de cartón de 6X12 cm). Cada bobina está adherida a una semilla con un hilo de microfibra que sale del centro de la bobina. Nótese que los círculos sobre las semillas representan pegamento de secado rápido, utilizado para adherir la bobina y la semilla.

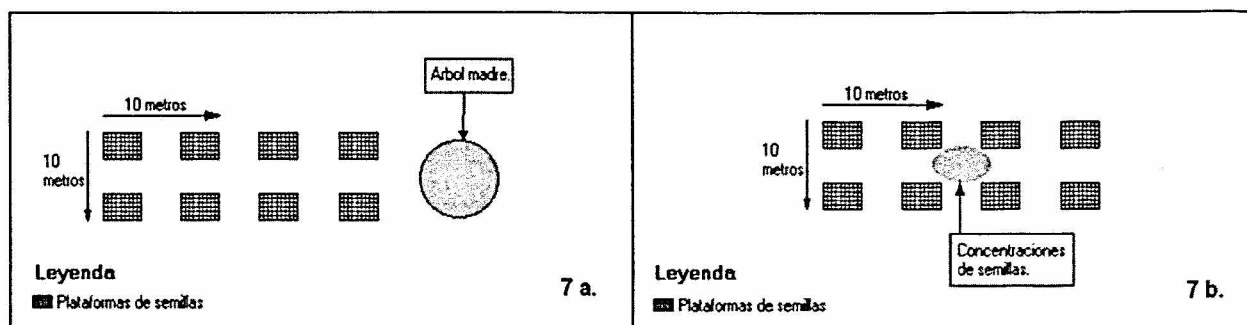


Figura 7.a) Diseño experimental de plataforma de semillas, ubicada cerca de un árbol madre de *D. oleifera*.

7.b) Diseño experimental de plataforma de semillas, ubicada en una concentración de semillas (posiblemente comedero de murciélago), a una distancia lejana del árbol madre (60m-80m aproximadamente).

Identificación de mamíferos dispersores/depredadores de *D. oleifera*

Se identificaron los animales que consumen las semillas de *D. Oleifera* utilizando como referencia “La Guía de Mamíferos de América Central y Sureste de México” escrita por (Fiona A, 1997) & la guía de “Mamíferos de Costa Rica” (LaVal and Rodriguez-H 2002). Los detalles de los métodos utilizados para identificar a los animales capturados son descritos en las secciones siguientes.

Captura de roedores

Para la captura se utilizaron las trampas Sherman de 7cm de ancho por 16cm de largo y las trampas Tomahawk de 16cm de ancho por 60cm de largo. Se colocaron cebos de semillas de *D. oleifera*, *Welfia regia*, banano y *Bactris gasipaes* (Pijibay). Los cebos se utilizaron en diferentes periodos debido al tiempo de cosecha y disponibilidad de semillas (ver anexo).

Un total de 100 trampas Sherman y 60 trampas Tomahawk fueron colocadas periódicamente en toda la parcela de estudio en los meses entre abril y mayo de 2005. Se procedió a realizar barridas sistemáticas en línea recta de Norte a Sur y viceversa. Para colocar las trampas se buscaron y seleccionaron rutas por donde pasan los roedores. Estas rutas pueden ser entre gambas de árboles grandes, a orillas de troncos de árboles caídos o en las cercanías de un agujero. Las trampas se colocaron aproximadamente a 10m respectivamente, tomando como referencia el sistema de coordenadas de la parcela. El método de trampeo se realizó en varios tantos, ya que el número de trampas disponibles no fue suficiente

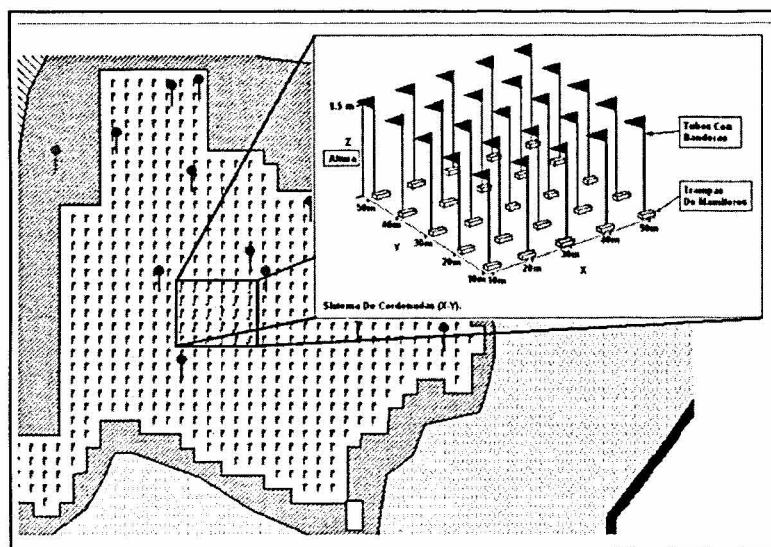


Figura 8. Establecimiento de las trampas en la parcela de estudio utilizando el sistema de coordenadas (X-Y). El recuadro superior derecho representa la forma de cómo fueron establecidas las trampas.

para cubrir toda la parcela al mismo tiempo. Aunque el establecimiento de las trampas y su revisión se realizó en un periodo de una semana por tiempo de muestreo (Figura 8).

Captura de murciélagos

Para la captura de los murciélagos se utilizaron dos redes de nieblas; una de 12 m de largo por 2 m de ancho, y la otra de 8 m de largo por 2 m de ancho. Las redes fueron colocadas en lugares abiertos en el sotobosque, con el

propósito de evitar al máximo que las redes se enredaran en las ramas y arbustos, y donde los murciélagos pudieran transitar con facilidad. Debajo de cada red se colocó una cubierta blanca con una envergadura del tamaño de la red, la cual fue utilizada para ver si los murciélagos capturados transportaban algunas semillas. Las variables utilizadas para la identificación de los murciélagos fueron los establecidos en "La Guía de Mamíferos de América Central y Sureste de México" (Fiona A 1997) (dedo pulgar, oreja, tragus, dientes, peso, color, entre otros). El muestreo de murciélagos se realizó conjuntamente con los mastólogos Jason Beck y Stephanie Leslie (docentes del departamento de Biología en Hood Collage, Meritan).

Observación de mamíferos diurnos

Las observaciones de mamíferos se realizaron con el objetivo de identificar las especies que están actuando como potenciales dispersores de las semillas de *D. oleifera*. Se realizaron caminatas con el objetivo de observar el comportamiento de los animales diurnos en el bosque. La metodología para las observaciones de mamíferos consiste en realizar barridas sistemáticas en toda el área de estudio. Estas barridas se realizaron caminando desde el inicio Norte de los carriles de 10 x 10m de ancho de la parcela en dirección Sur. En el extremo Sur se giró en dirección Norte prosiguiendo la rutina hasta completar el barrido de toda el área. La caminata fue lenta teniendo estaciones de cinco minutos cada diez metros y cubriéndose un rango de 10m a cada lado del observador. Durante cada estación se procedió a observar (con binoculares), identificar y contar todos los mamíferos observados en el área. En cada estación de conteo se realizaron descripciones detalladas del comportamiento animal, hábitos alimenticios, etcétera. Las observaciones se realizaron ocho horas al día durante un periodo de siete días.

En las caminatas se tomaron datos generales del comportamiento de mamíferos y la forma en que manipulaban las semillas. Los datos recopilados en el campo son: especie observada, número de semillas que consumían los mamíferos (en caso que lo tuviera), número de individuos encontrados, dirección del recorrido del animal, distancia del animal con respecto al observador (se calculó midiendo con una cinta métrica), especie del mamífero encontrado y tiempo del avistamiento del animal.

RESULTADOS

Remoción de semillas

Cuando evaluamos el efecto que tiene la distancia al árbol madre sobre la suerte que corren las semillas durante 60 días del experimento, encontramos que la remoción total de las semillas de *D. oleifera* no difirió significativamente cuando éstas se encontraban distribuidas cerca y lejos del árbol madre ($H=0.585$, $gl=1$, $p=0.445$). De igual forma se encontró que la depredación total de las semillas no fue significativamente diferente cuando se encontraban cerca y lejos del árbol madre ($H=3.181$, $gl=1$, $p=0.074$). También, los totales de semillas dispersadas, no presentaron diferencias significativas ($H=3.366$, $gl=1$, $p=0.067$) cuando estaban distribuidas cerca y lejos del árbol madre de *D. oleifera* (Figura 9. b). Así mismo, las semillas germinadas (después de dos meses de muestreo) no presentaron diferencias significativas cuando éstas se encontraban distribuidas cerca y lejos del árbol madre ($H=0.456$, $gl=1$, $p=0.499$). También, no se encontró diferencias significativas en la distancia del recorrido de las semillas cuando éstas se encontraban distribuidas cerca (promedio 2.08 m) y/o lejos (promedio 0.55 m) del árbol madre ($H=3.30$, $gl=1$, $p=0.069$).

Cuando evaluamos el efecto que tiene la densidad sobre la suerte que corren las semillas durante 60 días del experimento, encontramos que hubo mayor remoción de semillas en altas densidades (73.17%) en comparación con las de baja densidad (26.83%) ($H=4.511$, $gl=1$, $p=0.034$). También, los porcentajes de las semillas germinadas fueron mucho mayores cuando se encontraban en altas densidades (94.12%) en comparación con las de bajas densidades (5.82%) ($H=5.849$, $gl=1$, $p=0.016$) (Figura 9.a). En cambio, no hubo una diferencia significativa en el porcentaje total de semillas depredadas al comparar los tratamientos de densidad ($H=3.181$, $gl=1$, $p=0.065$). Se encontró que la dispersión no difería significativamente cuando las semillas se encontraban en diferentes densidades ($H=0.677$, $gl=1$, $p=0.677$). Del mismo modo, en este experimento se constató que no hubo diferencia significativa en cuanto a la distancia promedio del recorrido de las semillas cuando éstas se encontraron en densidades altas (promedio 1.03 m) y bajas (promedio 1.60 m) ($H=1.20$, $gl=1$, $p=0.273$).

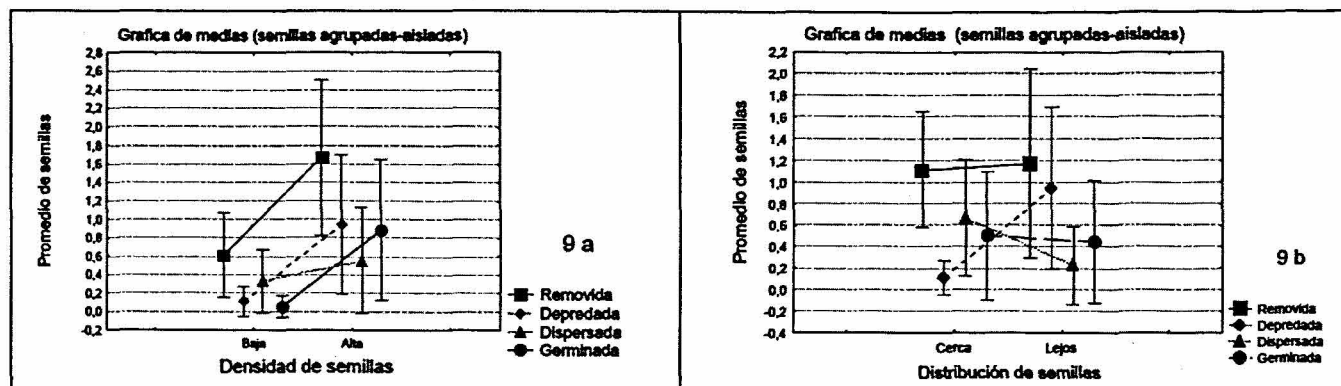


Figura 9. a) Promedio de semillas removidas, depredadas, dispersadas y germinadas en densidades (alta y baja).

b) Y cerca y lejos del árbol madre de *D. oleifera*.

Determinación de distancia promedio, depredación y dispersión de las semillas de *D. oleifera* por roedores

Las semillas de *D. oleifera* removidas presentaron mayor desplazamiento promedio (1.22 m) cuando estaban en los comederos de murciélagos, en comparación con las que estaban bajo la sombra del árbol madre (0.64 m) ($Z = -2.151$, $p = 0.044$) (figura 10). La germinación de semillas fue mayor bajo el árbol madre en comparación a las distancias más lejanas de árbol. Por ejemplo, alrededor del (45%) del total de semillas que estaban bajo la sombra del árbol madre germinaron. Se realizó una comparación entre el número de semillas que germinaron bajo el árbol madre versus los comederos. Encontrándose que existe una diferencia significativa entre el número de semillas germinadas cerca del árbol madre en comparación con las semillas que estaban en los comederos de murciélagos (6.67%) ($Z = -2.818$, $p = 0.007$) (Ver figura 11).

Cuando comparamos las semillas de *D. oleifera* en dos condiciones (comedero de murciélago y árbol madre), se encontró que hubo diferencias significativas en cuanto a la remoción de las semillas ($Z = -2.015$, $gl=1$, $p = 0.052$). En cambio, no se encontró diferencias significativas en la dispersión de las semillas ($Z = -1.862$, $gl=1$, $p = 0.160$). Así mismo, los totales de semillas depredadas que estaban bajo la sombra del árbol madre no difirieron significativamente con las que estaban en los comederos de murciélagos ($Z = -1.347$, $gl=1$, $p = 0.198$).

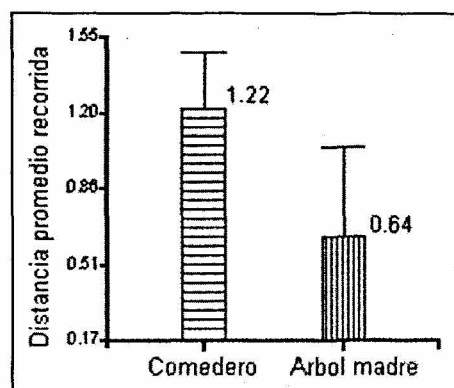


Figura 10. Valor promedio de la distancia recorrida por las semillas de *D. oleifera* en comparación con comederos de murciélagos y árbol madre. La altura de las barras representa el error estándar de los promedios.

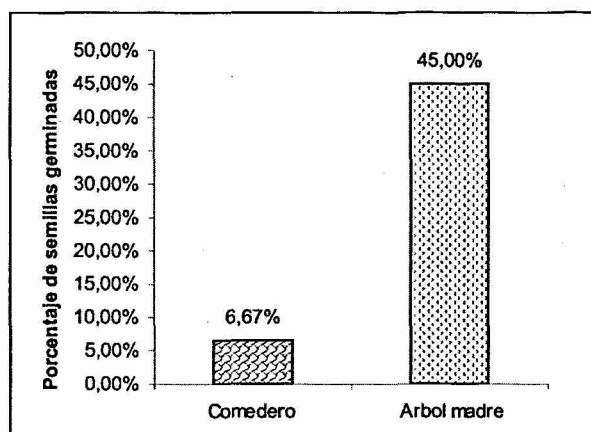


Figura 11. Valor porcentual del total de semillas germinadas cuando se encuentran en comederos de murciélagos y árboles madre, en el sotobosque de la Unión, Caño Negro.

Dispersión de semillas con respecto al árbol madre

Las proporciones de semillas removidas de *D. oleifera* no presentaron diferencias significativas a medida que se encontraban a mayores distancias con respecto al árbol madre ($H=9.685$, $gl=8$, $p=0.288$). Así mismo, las cantidades de semillas depredadas no difirieron significativamente a medida que se encontraban a mayores distancias con respecto al árbol progenitor.

Se encontró que hubo mayor proporción de semillas dispersadas cuando éstas se encontraban a unos 30 y 50 m del árbol madre (23.53% y 35.29%) ($H=16.799$, $gl=8$, $p=0.032$). De igual forma, se encontró que las proporciones de semillas germinadas fueron mayores cuando se encontraban a una distancia de 40 y 50 m del árbol madre (17.86 y 37.71 %, respectivamente) ($H=17.89$, $gl=8$, $p=0.022$) (Figura 12, 13).

En resumen, en todo el periodo de estudio, un total de 15.62% de las semillas fueron removidas, de las cuales 2.34% fueron dispersadas. El 47.12% de las semillas fueron depredadas (incluyendo muchas de las que fueron removidas) y el 37.26% de las semillas quedaron intactas (de las cuales 9.41% de las semillas que quedaron intactas pudieron germinar) (ver figura 14).

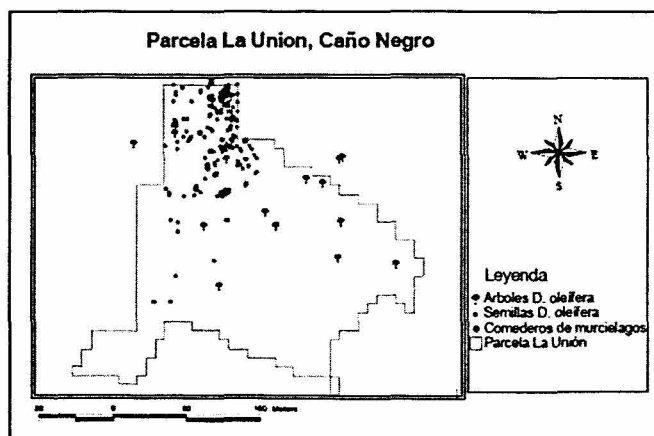


Figura 12. Mapa de la distribución espacial de los árboles madres, semillas y comederos de murciélagos de *D. oleifera* en la parcela de estudio en mayo del 2005.

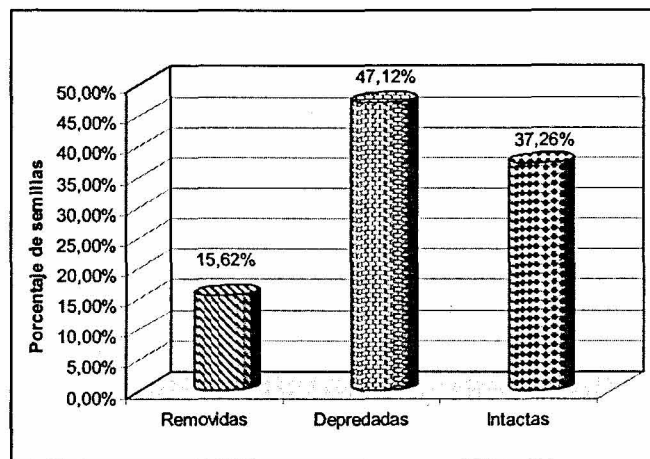


Figura 13. Porcentaje de semillas de *D. oleifera* depredadas, removidas y las que quedaron intactas después de todo el periodo de estudio (60 días) en toda el área muestreada (6.39 hectárea).

Identificación de mamíferos dispersores/depredadores de *D. oleifera*.

Captura de roedores. Se capturaron cuatro especies de roedores nocturnos utilizando el método de trapeo, ninguna especie nueva reportada para Nicaragua. Los resultados obtenidos en la captura de animales nocturnos que forrajeaban en el sotobosque fueron: *Oryzomys dimidiatus* de la familia Muridae y *Proechimys semispinosus* de la familia Echymyidae, ambos pertenecientes al Orden Rodentia; *Philander opossum* y *Didelphys virginiana* del Orden Marsupialia de la familia Didelphidae. Los individuos fueron encontrados en las jaulas Tomahawk durante las revisiones rutinarias que se hacían por la mañana en los días de muestreo.

Captura de Murciélagos. Los murciélagos encontrados en el bosque de La Unión, Caño Negro, están conformados por dos grandes Familias: La más grande y representativa es la Phyllostomidae (93.03%). De la subfamilia Stenodermatinae (46.67 %) encontré: *Artibeus intermedius*, *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus*, *Artibeus phaeotis*, *Vampyressa nymphaea*, *Artibeus watsoni* y *Chiroderma villosum*. De la subfamilia Glossophaginae (13.33 %) encontré especies de *Glossophaga soricina* y *Hylonycteris underwoodi*. La Subfamilia Phyllostomidae (20 %) estuvo conformada por *Phyllostomus discolor*, *Micronycteris hirsuta* y *Trachops cirrhosus*. De la Subfamilia Carolliinae (13.33 %) encontré *Carollia perspicillata* y *Carollia castanea*. La segunda familia de murciélagos encontrada en el bosque fue Vespertilionidae (6.7 %), en la cual encontré la especie *Myotis nigricans*.

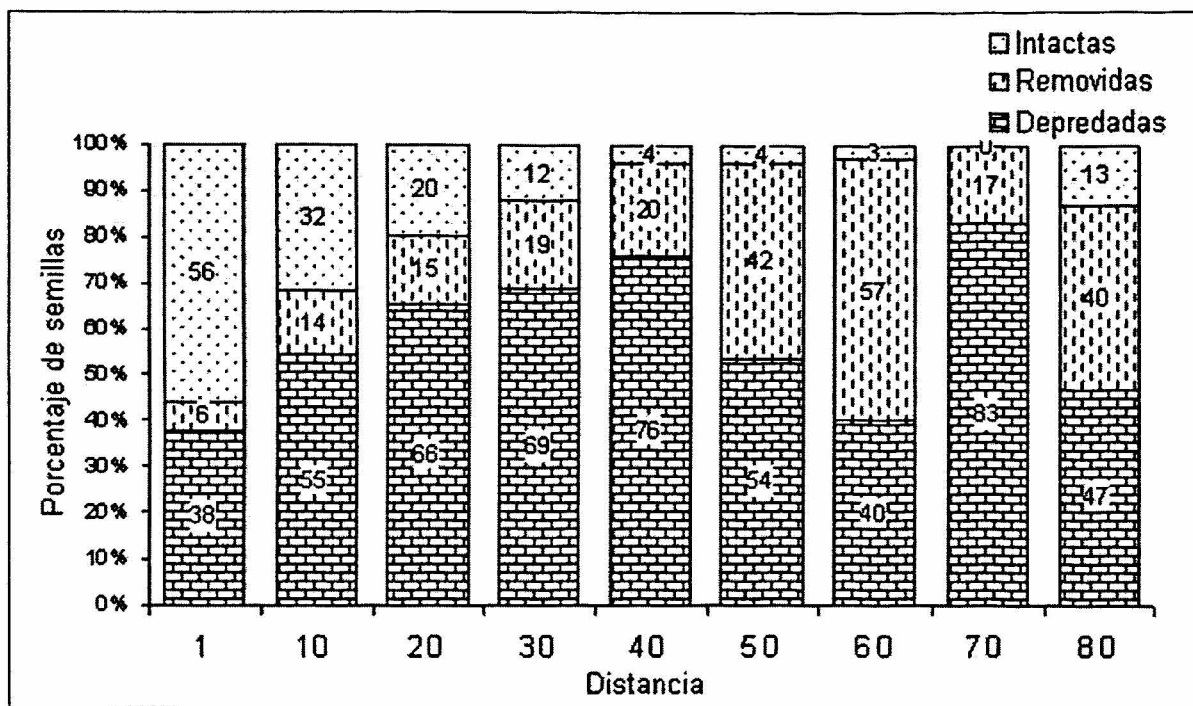


Figura 14. Porcentaje de semillas de *D. oleifera* encontradas, removidas y depredadas, agrupadas en distancias de intervalos de 10 m a diferentes distancia con respecto al árbol madre.

Observación de mamíferos diurnos. Mediante las observaciones realizadas en el bosque de la Unión, se pudo identificar los siguientes mamíferos diurnos:

Del Orden Rodentia, familia Sciuridae, encontré a *Sciurus richmondi* con una densidad poblacional relativa de 1.23 ind/ha. Del Orden Primates se observaron la familia Cebidae, de la cual se logró identificar el *Cebus capucinus* (mono carablanca) y *Alouatta palliata* (mono congo). En estos últimos no se logró determinar la densidad poblacional mediante el método utilizado (de barrida en transectos).

DISCUSIÓN

Remoción de semillas

Los resultados de los experimentos muestran una considerable remoción y depredación de las semillas. La remoción de semillas no mostró diferencia significativa en los sitios cercanos y lejanos del árbol madre, lo que parece indicar que los roedores están siendo atraídos por las semillas de forma similar en ambos sitios. Esto es causado, posiblemente, porque los roedores se desplazaban constantemente de un sitio a otro en busca de mejores fuentes de alimentación y de lugares donde existiesen mayores densidades de semillas.

El tiempo de estadía en que permanece un mamífero dispersor/depredador en determinado árbol puede incrementar las tasas de remoción y depredación de las semillas. Cuando los frugívoros se encuentran en las fuentes de alimentación, éstos tienden a depredar la mayor cantidad de semillas, lo cual no es nada beneficioso para las plantas. Cuando las plantas proporcionan una mayor cantidad de alimentos, los mamíferos tienden a guardar ciertas cantidades de semillas, así como a permanecer menos tiempo en determinado árbol. El tiempo durante el cual los mamíferos permanecen en el sitio consumiendo semillas les puede afectar directamente, ya que si éstos permanecen durante más tiempo del que requieren, podrían ser atacados por sus depredadores naturales (Augsburger 1985, Pratt & Stiles 1983).

Experimentalmente se demostró que las altas densidades de semillas tienen un efecto negativo en la remoción de las semillas de *D. oleifera*, lo cual podría ser resultado del efecto de densidad-dependencia de semillas, propuesto en la hipótesis de Janzen y Connell (1971). Aquí se plantean que las altas densidades de semillas ofrecen una relación negativa, ya que los depredadores las encuentran con más facilidad cuando éstas se encuentran en mayores concentraciones. En estado natural, las altas concentraciones de semillas las podemos encontrar bajo la sombra del árbol madre y también en comederos de murciélagos. Esto último, debido a la dispersión primaria

causada por varias especies de murciélagos frugívoros, tales como *Artibeus Jamaicensis*, *Artibeus phaeotis* entre otros. Mayores distancias de remoción (dispersión primaria) proporcionan que las semillas tengan mayor probabilidad de supervivencia y que lleguen a germinar y establecerse (Clark & Clark 1984).

Del mismo modo, la germinación de las semillas fue mucho mayor cuando éstas se encontraban en mayores densidades. Probablemente, debido al gran número de semillas que caen en los árboles madres y comederos de murciélagos. Sin embargo, la alta germinación de semillas en altas densidades no garantiza que se produzca un mayor establecimiento exitoso. Las condiciones de alta densidad, característico de las áreas cercanas al árbol madre, podrían resultar en mayores tasas de depredación y ocurrencias de patógenos y herbivoría (Janzen 1970; Connell 1971).

Las semillas y plántulas de muchas especies tienen mayor éxito de supervivencia cuando son alejadas del árbol madre (Clark & Clark 1984). Este efecto es claramente marcado en las especies con semillas grandes, tales como *D. oleifera*. Según estudios realizados por Arias Le Claire (2001), quien estudió la remoción de semillas de dos especies arbóreas en tres fragmentos (117 a 344 ha) y en un bosque continuo (631 ha) de la selva húmeda de Costa Rica (Arias-Le 2001), observó una notable relación entre el tamaño de la semilla y su remoción. En su estudio concluyó que las semillas grandes fueron preferidas por roedores de talla mediana. Tales características podemos verlas claramente reflejadas en los resultados de esta investigación, ya que se tiene evidencia (mediante observaciones directas) que las ardillas (*Sciurus richmondi*) estaban removiendo y depredando las semillas que se encontraban en el suelo cerca del árbol madre de *D. oleifera*. Aunque en algunos casos, también pude observar que dispersaban algunas (enterrándolas) después de haber comido de dos a tres semillas.

Determinación de distancia promedio, depredación y dispersión de las semillas de *D. oleifera* por roedores

Contrariamente a lo esperado, la distancia recorrida por las semillas de *D. oleifera* fue mayor cuando se encontraban en los comederos de murciélagos, en comparación con las semillas que estaban bajo la sombra del árbol madre. Es muy probable que los dispersores de semillas estén prefiriendo sitios más alejados del árbol madre (comederos de murciélagos) para buscar su alimento. Posiblemente, las zonas cercanas al árbol madre representen mayor riesgo para los dispersores, por el hecho de que pueden ser atacados por sus enemigos naturales.

Las especies de mamíferos encontradas en el bosque difieren, en comportamientos y capacidades, para mover

las semillas a distancias desde la fuente (el árbol madre). Durante los experimentos se pudo observar que las ardillas (*Sciurus richmondi*) tienden a depredar las semillas donde las encuentran. En otras ocasiones, también transportan las semillas hacia arriba de los árboles en donde las depredan. También se pudo determinar que las ardillas no solo depredan, sino que también dispersan, aunque cuando lo hacen no transportan las semillas tan lejos (1.5 m aprox.). En la mayoría de los casos, las entierran y luego vuelven por ellas. Un roedor que posiblemente esté actuando como un mejor dispersor de las semillas de *D. oleifera* es la especie *Proechimys semiespinoso*. Esta especie fue identificada en una de las capturas realizadas en el estudio. En otras investigaciones realizadas por Elizabeth Witt (2001), ésta demostró que *P. semiespinoso* es un eficiente dispersor de algunas semillas de palmas y de semillas de tamaño mediano. Según E. WIT, los roedores movieron las semillas de algunas palmas (*Welfia Regia*) a una distancia de 1.7-7.8 m aproximadamente. Es posible que la presencia de *Proechimys semiespinoso* en las zonas cercanas a los comederos de murciélagos represente un efecto positivo en la dispersión, ya que podría estar transportando semillas a mayores distancias con respecto a los árboles madres.

Es de importancia mencionar que no siempre se logró estimar la distancia real del desplazamiento de todas las semillas. En el método utilizado (bobinas de microfibras), los hilos tienden a enredarse en las ramas, raíces y plantas pequeñas que se encuentran a nivel del suelo. Sin embargo, en la mayoría de los casos se lograban encontrar las semillas ya sea depredadas o enteradas, por el hecho que éstas no eran desplazadas muy lejos desde el lugar de donde fueron tomadas.

Dispersión de semillas a distintas distancias del árbol madre

Varios resultados en esta investigación no concuerdan con las predicciones teóricas propuestas por Janzen y Connell (1971). Por ejemplo, la remoción y depredación de las semillas que se encontraron bajo la sombra del progenitor, no fue diferente cerca y lejos del árbol madre. En un estudio realizado en Costa Rica, Clark & Clark (1984) encontraron diferencias en la remoción de semillas a diferentes distancias del árbol madre. Estos manifestaron que la remoción/depredación de las semillas de los bosques tropicales húmedos está influenciada por el efecto de la distancia-dependencia que tiene el árbol progenitor.

Aunque se encontró una mayor densidad de semillas bajo la sombra de los árboles madres, también se hallaron altas concentraciones en sitios alejados de éstos. Una posible explicación a este hecho es el efecto que los dispersores primarios están causando. Un posible dispersor clave

para *D. oleifera* son varias especies de murciélagos que se encuentran en el bosque (*Artibeus jamaicensis*, *Artibeus phaeotis*), los cuales dispersan las semillas hacia sitios lejanos del árbol madre, incrementando así las probabilidades de que las semillas escapen a los depredadores y/o enemigos naturales y logren establecerse como plántulas (Boucher et al. 2003).

El papel que juegan los dispersores primarios y secundarios para *D. oleifera* es muy importante en el reclutamiento de las plántulas en el espacio (Clark and Crark 1987). Mediante este estudio se pudo observar que la dispersión de las semillas es de entre 40 y 50 metros del árbol madre. Del mismo modo, la germinación está mayormente marcada en sitios más alejados del árbol madre. Es posible que mientras más nos alejemos del árbol madre también disminuya la competencia intraespecífica ocasionada por el árbol progenitor (Clark & Clark 1987).

Hubbell (2001) sugirió que la dispersión podría ocurrir al azar, lo cual explica que todas las especies tienen la misma probabilidad de llegar a un claro de luz, dispersarse y establecerse en lugares más lejanos del árbol madre (Chesson y Warner 1981, Hurtt y Pacala 1995; Tilman 1997, Hubbell 2001). Los resultados de esta investigación muestran una notable presencia de dispersores secundarios en el bosque. La razón es que las semillas de *D. oleifera* poseen un exocarpo rico en proteínas y, a su vez, un embrión protegido por una cubierta muy sólida. Dicha vaina o cubierta permite a las semillas mayor probabilidad de resistir los ataques de algunos depredadores.

Identificación de mamíferos dispersores/depredadores de *D. oleifera*

Captura de roedores. Mediante las observaciones realizadas en esta investigación se encontró que *Proechimys semiespinoso* es una especie que podría estar jugando un papel importante en la dispersión de las semillas de *D. oleifera*. Se observó que un hábito del comportamiento de este roedor es el de guardar las semillas (enterrándolas) para luego buscarlas y posiblemente depredarlas. En los muestreos poblacionales que se realizaron se pudo presenciar que cuando fue liberado (*Proechimys semiespinoso*), luego de ser atrapado, éste se retiró a una distancia no muy lejana del observador (2-3 m) y desenterró un pequeño fruto (1 cm de longitud) que empezó a comer; aunque, por el hecho de la presencia antropogénica, el pequeño roedor se retiró y enterró la semilla a una distancia de aproximadamente un metro con respecto a donde estaba la semilla enterrada anteriormente. Este comportamiento podría significar que *P. semiespinoso* depreda algunas semillas y la probabilidad de que también disperse otras.

En un experimento realizado por Witt (2001), éste concluyó que *Proechimys semiespinoso* y *Orizomys dimidiatus* son eficientes dispersores de las semillas en el bosque y en lugares cercanos a las plantaciones de café (Chipas, México). El comportamiento de *Oryzomys* es muy similar al de las guatusas y *Agoutis* (por mencionar algunas), ya que éstas tienden a enterrar semillas en épocas de abundancia. Sin embargo, no suelen almacenar semillas en un solo escondite ya que podrían ser encontradas por otros mamíferos como los zainos (*Tayassu tajacu*). De modo que las guatusas tienen que enterrar las semillas cuando están saciadas. Aunque, muchas podrían ser olvidadas, dando paso a la germinación de las semillas (Smythe 1978). También, estudios realizados por Arias-Le Claire, en Costa Rica, determinaron que las semillas de *D. oleifera* son más propensas a la remoción por animales pequeños.

Las especies *Philander opossum* y *Didelphys virginian* no son consideradas por la literatura como eficientes dispersores de semillas (Janzen 1971), ya que en la mayoría de las ocasiones sólo las depredan. Aunque se pudo encontrar semillas que probablemente fueron removidas por algunas de estas especies (por el rasgo de las mordeduras), no obtuvimos datos u observaciones que respaldaran que es un posible dispersor de *D. oleifera*. Por ser especies omnívoras se cree que las semillas de *D. oleifera* tienen menor importancia en su dieta. El hecho de que poseen otras opciones alimentarias, les permite no desperdiciar energía ni tiempo en resguardar semillas en tiempo de abundancia, tal y como acostumbran hacer otras especies (Pratt & Stiles 1983).

Captura de murciélagos. Los murciélagos encontrados en el bosque tropical húmedo representan una importante influencia en la dispersión de las semillas de *D. oleifera* y en la dinámica de regeneración del bosque. Estos murciélagos dispersan tanto semillas grandes como pequeñas, según la temporada de fructificación en que encuentren las especies de árboles. También, los murciélagos representan el mayor porcentaje (61 %) de las especies de mamíferos del bosque, según el censo e identificación de las especies encontradas.

Así mismo, se pudo observar que la mayoría de las semillas de *D. oleifera* se encuentran en forma agrupadas cerca de los árboles madres y comederos de murciélagos. En investigaciones anteriores se ha demostrado que la distribución espacial de las semillas está relacionada con la distribución y distancias de palmas usadas para perchar por los murciélagos (Ruiz y Guillen 2004, no publ.). El resultado de esta interacción nos sugiere un estrecho vínculo entre los murciélagos y las palmas. Por ejemplo, las palmas representan lugares apropiados para comer el exocarpo de *D. oleifera*.

Mediante las observaciones se pudo verificar que la especie *Artibeus phaeotis* es una de las responsables del agrupamiento de semillas de *D. oleifera* en pequeños montículos y, posiblemente, de su dispersión efectiva. Pudimos encontrar que *A. phaeotis* está construyendo sus nidos de percheo en palmas de *Cryosophylla* y *Asterogenys*. Debajo de estos nidos, pude observar que se encontraba una gran concentración de semillas de *D. oleifera*, las cuales eran atacadas con más frecuencia por depredadores (según evidencia no presentada aquí). Aunque esto es un efecto negativo para las semillas, ya que las altas densidades de semilla representan una mayor depredación (Clark & Clark 1987). También puede ser ventajoso, ya que existe la posibilidad de que los murciélagos dejen caer las semillas cuando son transportadas durante sus vuelos. De esta forma, esto podría representar una oportunidad viable para que las semillas puedan escapar a las altas densidades, característico de zonas cercanas a los árboles madres (Morizon 1978); consecuentemente, crear micrositios seguros en donde establecerse.

Observación de mamíferos diurnos. Las especies de mamíferos diurnos existentes en la zona de estudio, aparentemente están actuando como depredadores de semillas. En el 95 % de los casos en que observamos a las ardillas (*Sciurus richmondi*) se logró determinar que éstas depredan las semillas de *D. oleifera*.

Generalmente, *Sciurus richmondi* transporta las semillas a la seguridad de las ramas de los árboles, donde las depreda, destapándolas o partiéndolas en dos, para luego comerse el embrión y dejar caer al piso el exocarpo restante. Sólo en el 5% de las observaciones se logró determinar que enterraba la semilla después de haber consumido de dos a tres semillas en promedio; esto ocurría sólo cuando se encontraban en el piso. Sin embargo, en los casos que *S. richmondi* transportaba y enterraba las semillas, ésta no las movía a mucha distancia (entre 0.50-1.30 m) y en casi todos los casos regresaba a comérselas.

En el caso de los primates, éstos no se comían los embriones internos de las semillas. En cambio arrancaban los frutos en la copa de los árboles, donde se comían la parte carnosa exterior de las mismas (rico en proteínas) y luego las dejaban caer. Un hecho importante es que los primates podrían ser mejores dispersores de las semillas de *D. oleifera*, ya que pueden desplazarlas a mayores distancias del árbol madre (Clark & Clark 1987). Sin embargo, en estas observaciones no se estimó con exactitud la tasa de semillas dispersadas o depredadas por los primates existentes en el bosque. Es por ello que, antes de llegar a conclusiones sobre si los primates están o no dispersando las semillas de *D. oleifera*, es necesario realizar más investigaciones sobre el comportamiento de estos mamíferos.

CONCLUSIONES

Las proporciones de semillas removidas son mayores cuando éstas se encuentran en altas densidades, si se comparan con las proporciones de semillas que encontramos en bajas densidades. Generalmente, cuando se encuentran semillas distribuidas en el sotobosque en formas agrupadas (mayor de cuatro semillas), tienen mayor probabilidad de ser depredadas. Por el contrario, cuando las semillas están distribuidas en forma aisladas (en bajas densidades), éstas tienen mayor probabilidad de escapar a los mamíferos y tener menores tasas de remoción y depredación.

Se encontró evidencia a favor de la primera hipótesis (propuesta en esta investigación), que establece que las semillas que se encuentran en altas densidades tendrán mayor probabilidad de ser removidas (Janzen y Connell 1973). Es claro que las altas densidades de semillas representan mayores tasas de remoción por parte de los frugívoros. Consecuentemente podría estar efectuándose una dispersión efectiva de *D. oleifera*. Así mismo, los lugares con alta densidad de semillas (bajo los árboles madre y los comederos de murciélagos) representan sitios apropiados en donde los depredadores/dispersores encuentran su alimento con mayor facilidad que si estuvieran las semillas de forma aislada en el sotobosque.

Investigaciones realizadas en Costa Rica han demostrado que la depredación de las semillas fue levemente diferente en lugares con mayores densidades (Clark & Clark 1984). Estas condiciones de alta densidad son características en los comederos de murciélagos, encontrados en todo el sotobosque, y las sombras de los árboles madres de *D. oleifera*. Estos resultados muestran la importancia que tienen los dispersores de semillas para la dinámica de reclutamiento de *D. oleifera*, los cuales tienden a dispersar las semillas a mayores distancias de los comederos y árboles madre, propiciando de esta manera la dispersión y establecimiento efectivo de las semillas.

Finalmente, cuando las semillas de *D. oleifera* se encuentran distribuidas en congregaciones (comederos de murciélagos) tienden a ser transportadas a mayores distancias, en comparación con las semillas que se encuentran bajo la sombra de los árboles madre de *D. oleifera*, aunque las semillas sean transportadas a distancias no mayores de cuatro metros. Esto no garantiza que las semillas logren ser dispersadas y que se establezcan. El hecho es que las semillas que son transportadas son depredadas en su mayoría. Los mamíferos terrestres las entierran y luego regresan por ellas a depredarlas. Sólo en proporciones muy bajas se observó que las semillas eran enterradas y olvidadas por los frugívoros, dando oportunidad para que *D. oleifera* germine y que posiblemente llegue a establecerse (≥ 1 año).

RECOMENDACIONES

-Además de las trampas Tomahawk y Cherman utilizadas para la captura de roedores es recomendable utilizar más trampas para poder aumentar las capturas realizadas en el bosque.

-Es recomendable utilizar metodologías innovadoras para determinar el recorrido exacto de las semillas, ya que mediante el método utilizado en esta investigación (hilos de microfibras) los resultados tienden a tener limitación por el hecho que en algunas ocasiones los hilos suelen enredarse.

-Profundizar más en el estudio de la dispersión de las semillas y en los patrones de deposición y desplazamiento de las semillas.

-Aumentar el tiempo en que se estudia la dispersión de las semillas y el área de estudio.

-Realizar más muestreos de capturas de roedores nocturnos y diurnos, que permitan un mejor entendimiento del comportamiento de los mamíferos en la dispersión de las semillas de *D. oleifera*.

BIBLIOGRAFIA

Arias-Le, C. H. (2001). "Remoción y germinación de semillas de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* en bosques fragmentados de Sarapiquí, Costa Rica." *Revista Forestal Centroamericana* 34: 42-46.

Augspurger, C. (1984). "Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens." *Ecology* 65: 1705-1712.

August V., P. (1981). "Fing Fruit Consumption and Seed Dispersal by *Artibeus jamaicensis* in the Llanos of Venezuela" *Biotropica* 13(2): 70-76.

Bleher, B., K. Bohning-Gaese, et al. (2003). The importance of figs for frugivores in a South African coastal forest." *Journal of Tropical Ecology* 19: 375-386.

Caballero Marbin, M. and F. R. Monroe (2001). "Análisis de la composición y estructura horizontal de un bosque huracanado en el trópico húmedo, Bluefields, RAAS, Nicaragua." datos no publicados.

Cardina, J. and H. Norquay (1997). "Seed production and seedbank dynamics in subthreshold velvetleaf (*Albutilon theophrasti*)". *Weed science* 45: 85-90.

Clark, D. and D. Crark (1987). "Population ecology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree." *Biotropica* 19(3): 236-244.

Clark, D. A. and D. B. Clark (1984). "Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model." *Am. Nat* 124: 769-788.

Clark, J. S., R. Silman, et al. (1999). "Seed dispersal near and far patterns across temperate and tropical forests" *Ecology* 80: 1475-1494.

Coates-Estrada, R. and A. Estrada (1986). *Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología "Los Tuxtlas"*. Instituto de Biología, UNAM: 151 pp.

Condit, R., S. Hubbell, et al. (1996). "Species-Area and Species-Individual Relationships for Tropical Trees: A Comparison of Three 50-ha Plots" *Journal of Ecology* 84(4): 549-562.

Connell, J. (1978). "Diversity in tropical rain forests and coral reefs." *Science* 199: 1302-1309.

- Chesson, P. and N. Huntly (1997). "The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities." *Am Nat* 150: 519-553.
- Chesson, P. L., and R. R. Warner (1981). "Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems." *American Naturalist* 117.: 923-943.
- Douglas H., J. Vandermeer H., et al (1991). "Recovery of the Rain Forest of Southeastern Nicaragua After Destruction by Hurrican Joan." *Biotropica* 23(2): 106-113.
- Figueroa, J. and S. A. Castro (2002). *Efecto de herbívoros y patogenos en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas en un fragmento del bosque templado húmedo de Chiloé Chile*. Departamento de Biología, facultad de ciencia biologicas, Pontificia Universidad Catolica de Chile 2: 1-10.
- Fiona A, R., Ed. (1997). *A field guide to the mammals of Central America & Southeast Mexico*. New York, Oxford.
- Foster, D. and T. Zebryk (1993). "Long-term vegetation dynamics and disturbance history of a Tsuga-dominated forest in New England." *Ecology* 74: 982-98.
- Frankie W., G., B. Herbert G., et al. (1974). "Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Wet and Dry Forests in the Lowlands of Costa Rica." *Journal of Ecology* 62(3): 881-919.
- Gentry, A. and C. Dodson (1987). "Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest." *Biotropica* 19: 149-156.
- Hammond, D. (1995). "Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico." *Journal of Tropical Ecology* 11: 295-313.
- Harodt, D. (2002). "Remoción de semillas de *Dipteryx oleífera* y *Carapa Gianensis* en los bosques tropicales de Panamá." *Revista forestal*: 45-46.
- Heithaus E., R., T. Fleming H., et al. (1975). "Foraging Patterns and Resource Utilization in Seven Species of Bats in a Seasonal Tropical Forest." *Ecology* 54(4): 841-854.
- Howe, H. (1990). "Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure." *J Trop Ecol* 6: 259-280.
- Howe, H. and J. Smallwood (1982). "Ecology of seed dispersal." *Annu Rev Ecol Syst* 13: 201-228.
- Howe, H. F. and J. Smallwood (1982). "Ecology of seed dispersal." *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Howe, H. F. and J. SMALLWOOD (1982). "Producción de frutos y actividad animal en dos árboles tropicales." *Smithsonian Institution Press, Washington D. C* 2: 259-269.
- Hubbell, S. (1979). "Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest." *Science* 203: 1299-1309.
- Hubbell, S. and R. Foster (1986). "Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: Diamond J, Case TJ, editors. Community ecology." *New York: Harper and Row*: 314-29.
- Hurtt, G. and S. Pacala (1995). "The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants." *J Theor Biol* 176.: 1-12.

- Janzen, D. (1970). "Herbivores and the number of tree species in tropical forests." *Am Nat* 104: 501-528.
- Janzen, D. (1971). "Seed predation by animals." *Annual Review of Ecology and Systematic* 2(465-492).
- Janzen, D. H. (1970). "Hervibores and the number of tree species in tropical forests" *American Naturalist* 104: 501-528.
- Janzen, D. H. (1991). Dispersión de semillas. *Historia natural de Costa Rica*. E. d. I. U. d. C. Rica. Costa Rica.: 139 - 141, 631 - 793.
- Jimbo, S. and H. Schwassmann (1967). "Feeding behavior and daily emergence pattern of *Artibeus jamaicensis*." *Biotropical* 13(4): 86-91".
- Jones, C. G., J. H. Lawton, et al. (1997). "Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers." *Ecology* 78: 1946-1957.
- Jordano, P. and E. Schupp W. (2000). "Seed Disperser Effectiveness: The Quantify Component and Patterns of Seed Rain for *Prunus Mahaleb*." *Ecological Monographs* 70: 591-615.
- LaVal, R. k. and B. Rodriguez-H, Eds. (2002). *Mamíferos de Costa Rica*. Costa Rica, INBio.
- LaVal, R. k. and B. Rodriguez-H, Eds. (2002). *Murciélagos de Costa Rica*. Costa Rica, INBio.
- Leigh, J. and E. G. (1986). "Por que hay tantos tipos de árboles tropicales." Folleto: 75 - 97.
- Martínez-Sánchez, J. (2001). "Leaf litterfall composition in a tropical rain forest in México." *Geo-Eco-Trop* 25: 29-44.
- Martinez-Shanchez, J. (2004). "Fragmentación y remoción de semillas en el piso de la selva húmeda tropical: El caso de la reserva natural de los Tuxtla, sureste de Mexico." *División academica de ciencia biologicas-UJAT* 20 (39): 7-14.
- Meiners, S. and E. Stiles (1977). "Selective predation on the seeds of woody plants." *Journal of the Torrey Botanical Society* 124: 67-70.
- Moles, A. and D. Drake (1999). "Post-dispersal seed predation on eleven large-seeded species from the New Zealand flora: a preliminary study in secondary forest." *New Zealand Journal of Botany* 37: 679-685.
- Morrison W., D. (1978). "Influence of Habitat on the Foraging Distances of the Fruit Bat, *Artibeus jamaicensis*." *Journal of Mammalogy* 59(3): 622-624.
- Muler-Landau C., H. (2000). "The Ecology and Evolution of Seed dispersal." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 575-604.
- Nathan, R. and H. Muller-Landau C. (2000). "Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment." *Trends and Ecology and Evolution* 15: 278-285.
- Nepstad, D., C. Pereira, et al. (1996). "A comparative study of seed establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia." *Oikos* 76: 25-39.

- Parrado-Rosselli, A. and M. Roza-Mora (2004). "Dispersion primaria diurna de semillas de *Dacryodes chemantensis* y *Protium panaculatum* (Burseraceae) en un bosque de tierra firme de la Amazonia Colombiana." *Ecology* 26(1): 111-124.
- Peña, C. M. and B. H. De (2002). "The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species." *Journal of Tropical Ecology* 18: 261-274.
- Redford, K. (1992). "The empty forest." *BioScience* 42(6): 412-422.
- Regos, J. (1989). *Introducción a la ecología tropical*. 136 - 14, 203 - 206, 226 - 227
- Ruiz, J. (2002). "Regeneración de *Vochycia ferruginea* (palo de mayo) un árbol de bosque húmedo huracanado he incendiado de Nicaragua: un modelo de transición matricial." *WANI* 28: 48 - 59.
- Ruiz, J., N. Matamoros, et al. (2000). "Curso de biodiversidad después de huracanes, fuego y agricultura." Informe 5: 26.
- Sanchez-Cordero, V. (1993). "Estudio poblacional de la rata de campo *Heteromys desmarestianus* (Heterominae) en una selva alta perennifolia de Veracruz, México". *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. (Eds: Medellín, R. y G. Ceballos). P. e. n. 1. México, D.F., Asociación Mexicana de Mastozoología. 1: 301-316.
- Sanchez-Cordero, V. and R. Martínez-Gallardo (1998). "Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in México." *Journal of Tropical Ecology* 14: 139-151.
- Schupp, E. (1992). "The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale." *Am Nat* 140(526-530).
- Schupp, E. W. (1993). "Quantity, quality and effectiveness of seed dispersal by animals." *Vegetation* 107/108: 15-29.
- Schupp W., E. and P. Jordano (2000). "Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites." *Molecular Ecology* 10(9): 275.
- Smythe, N. (1978). "The natural history of the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*)." *Smithsonian Contributions to zoology* 257: 1-52.
- Stevenson, P., M. Castellano, et al. (2001). *Remoción de semillas de Chilco (Henrriettlla fissanthera) en el parque Tinigua. Factores que influyen en el tiempo de visita*. State University of New York at Stony Brook, Departmen of Anthropoligy: 2-7.
- Stevenson, P. R., Q. M.J, et al., Eds. (2000). *Guía de frutos de los bosques del río Duda*. Bogotá, Colombia, IUCN.
- Tilman, D. (1994). "Competition and biodiversity in spatially structured habitats." *Ecology* 75: 2-16.
- Vandermeer, J. (1995). "Sucesión ecológica del bosque poshuracanado." *Memoria del curso* 1996 5: 5-6.
- Wenny G., D. (2000). "Effects of Human Handling of Seeds on Seed Removal by Rodents." *BioOne*: 404-408.
- Witt, E. (2001). "Seed dispersal by small terrestrial mammals in shaded coffee farms in Chiapas, Mexico". *Natural recourses and environment in the University of Michigan*: 46-77.

ANEXO

Anexo 1. Mamíferos de la Costa Autónoma Atlántico Sur, Nicaragua.

1.1. Mamíferos terrestres.

I. ORDEN RODENTIA

1. FAMILIA MURIDAE

1. *Oryzomys* ssp.
2. *Proechymis* ssp.

II. ORDEN MARSUPIALIA

2. FAMILIA DIDELPHIDAE

3. *Philander opossum*
4. *Didelphys virginiana*

1.2. Murciélagos encontrados en el bosque.

I. FAMILIA PHYLOSTOMIDAE

1.1 SUBFAMILIA STENODERMATINAE

1. *Artibeus intermedius*
2. *Artibeus jamaicensis*
3. *Artibeus lituratus*
4. *Artibeus phaeotis*
5. *Vampyressa nymphaea*
6. *Artibeus Watsoni*
7. *Chiroderma villosus*
8. *Uroderma bilobatum*

1.2 SUBFAMILIA GLOSSOPHACINAE

9. *Glossophaga soricina*
10. *Hylonycteris underwoodi*

1.3 SUBFAMILIA PHYLLOSTOMIDAE

11. *Phyllostomus discolor*
12. *Micronycteris hirsuta*
13. *Trachops cirrhosus*

1.4 SUBFAMILIA CAROLLIINAE

14. *Carolia perspicillata*
15. *Carolia castanea*

II. FAMILIA VESPERTILIONEDAE

16. *Myotis Nigricans*

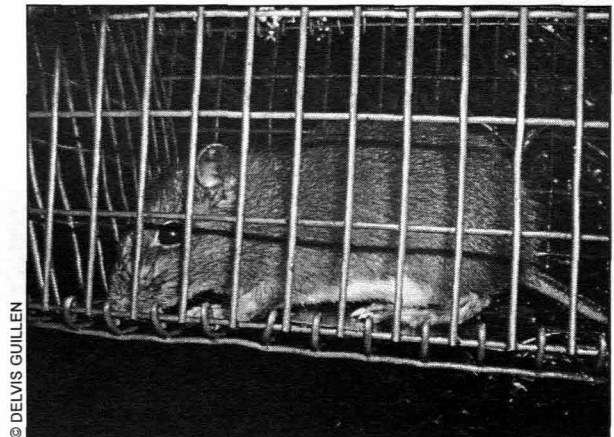
Anexo 2. Fotos de mamíferos encontrados en el bosque tropical húmedo.

2.1. Mamíferos terrestres.

I. ORDEN RODENTIA

1. FAMILIA MURIDAE

1. *Oryzomys* ssp.



2. *Proechymis* ssp.



© DELVIS GUILLEN



© DELVIS GUILLEN

4. *Didelphys virginiana*



© DELVIS GUILLEN



© DELVIS GUILLEN

II. ORDEN MARSUPIALIA

2. FAMILIA DIDELPHIDAE

3. *Philander opossum*



© DELVIS GUILLEN



© DELVIS GUILLEN

2.2 Murciélagos encontrados en el bosque.

I. FAMILIA PHYLOSTOMIDAE

1.1 SUBFAMILIA STENODERMATINAE

1. *Artibeus intermedius*



© JASON BECK

2. *Artibeus jamaicensis*



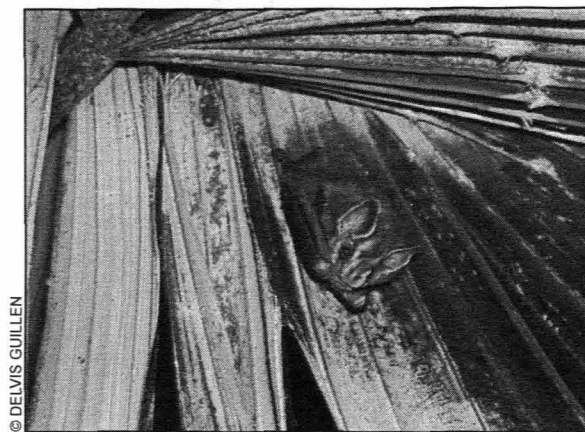
© JASON BECK

3. *Artibeus lituratus*



© JASON BECK

4. *Artibeus phaeotis*



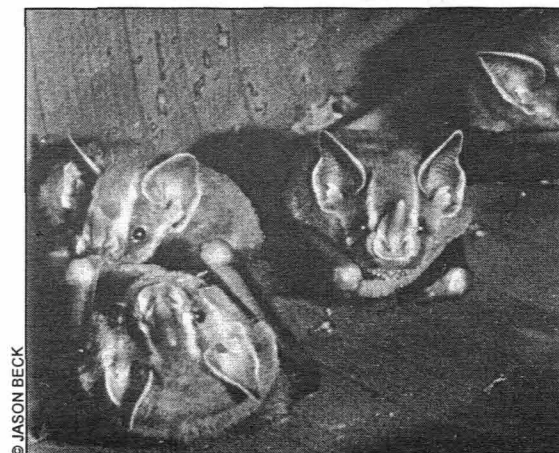
© DELVIS GUILLEN

5. *Vampyressa nymphaea*



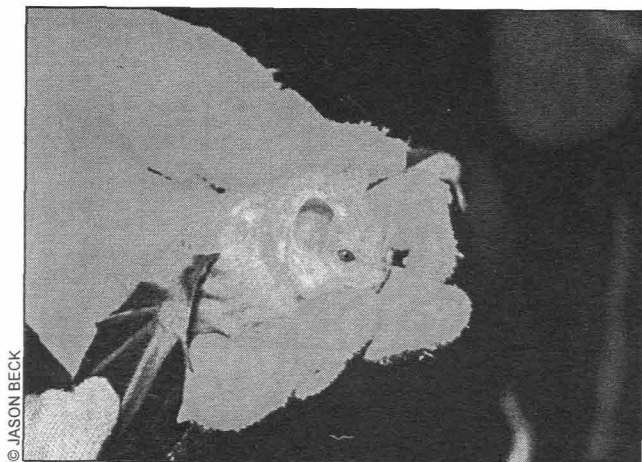
© JASON BECK

6. *Artibeus Watsoni*.



© JASON BECK

7. *Chiroderma villosum*



8. *Uroderma bilobatum*

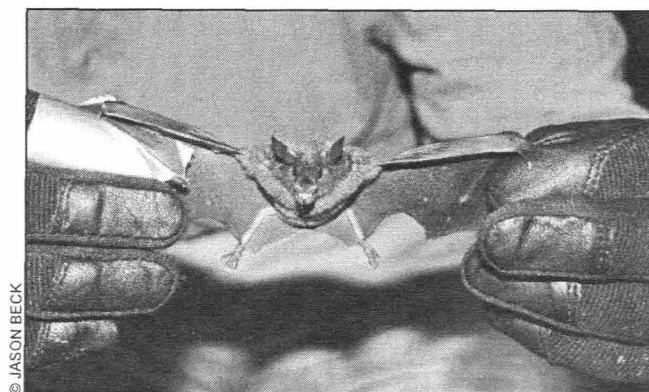


1.2 SUBFAMILIA GLOSSOPHACINAE

9. *Glossophaga soricina*.

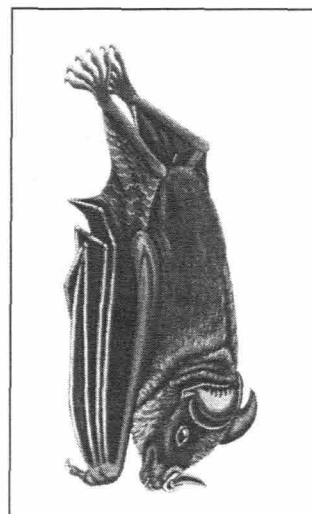


10. *Hylonycteris underwoodi*

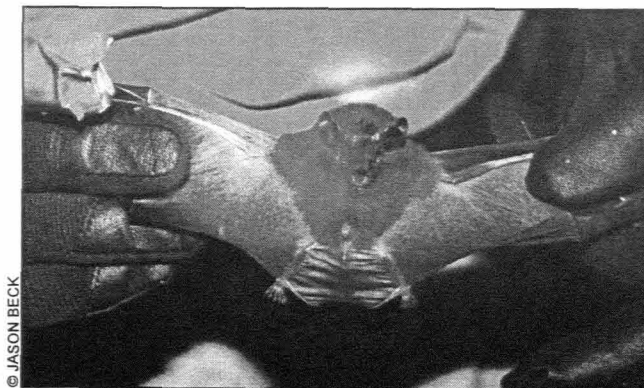


1.3 SUBFAMILIA PHYLLOSTOMIDAE

11. *Phyllostomus discolor*



12. *Trachops cirrhosus*



1.4 SUBFAMILIA CAROLLIINAE

13. *Carolia perspicillata*

© JASON BECK

14. *Carolia castanea*

© JASON BECK

II. FAMILIA VESPERTILIONEDAE

15. *Myotis Nigricans*

© JASON BECK

FÉ DE ERRATAS

En el número anterior (47) de Wani es necesario considerar las siguientes correcciones:

- En la página 48, en el tercer párrafo de la segunda columna, donde dice: “El desarrollo de una ortografía única para todos los creoles basada en el inglés de la región del Caribe puede ser una meta para el futuro”, debe leerse: “El desarrollo de una ortografía única para todos los *english-lexifier* creoles basados en inglés de la región del Caribe puede ser una meta para el futuro.
- En la página 3, en el resumen en inglés del artículo “Creole language: from Orality to Writing, donde dice: “In this article, the author analyzes the writing process of Nicaraguan English, the origins of Nicaraguan Creole and its linguistic variations”, debe leerse: “In this article, the authos analyzes the writing process of Nicaraguan Creole, its origins and linguistic variations”.