

# Germinación de semillas y supervivencia de plántulas en pantanos dominados por yolillo *Raphia taedigera* (Arecaceae) en las Llanuras de Tortuguero, Costa Rica

Ronald L. Myers

2302 Leu Road Orlando FL. 32803, USA. Email: rm.fuego@gmail.com

Recibido 16-I-2013. Corregido 22-II-2013. Aceptado 20-III-2013.

**Abstract: Seed germination and seedling survival and growth in swamps dominated by palms *Raphia taedigera* (Arecaceae) in Tortuguero plains, Costa Rica.** In the marshes dominated by palms, seeds face anaerobic substrates and long flooding periods. Some tree species are capable of growing both in flooded swamps and in areas with lower influence of the flood. I studied the potential settlement of various tree species in different macrohabitats in the Tortuguero floodplain using three experiments: (1) *Manicaria saccifera* and *Raphia taedigera* seed germination in palm-swamps and forests of slopes; (2) germination of *R. taedigera* seeds along a microtopographic gradient; and (3) seed germination and seedling height growth of six woody species (*Dipteryx oleifera*, *Pterocarpus officinalis*, *Prioria copaifera*, *Pentaclethra maculosa*, *Carapa guianensis* and *Crudia acuminata*) and two palms (*R. taedigera* and *Manicaria saccifera*) under different forest and swamp habitats. In the first experiment, I found that the palms germinated much earlier in the slope forest than in the palm-swamp. In the second experiment, in drier plots (less effect of flooding) germination began earlier than in the more humid plots. In the third experiment, woody species germinated faster than the studied palms, and some species do not tolerate flooded areas (marshes and swamps), so they cannot germinate or survive in them. Other woody species were removed from the slope forest, probably due to seed predators. Based on the presence or absence of these species in the environment of study were divided into: (1) obliged swamp species (*R. taedigera* and *M. saccifera*), (2) swamp intolerant (*D. oleifera*), and (3) facultative wetland species (*P. officinalis*, *P. copaifera*, *P. maculosa*, *C. guianensis*). *Crudia acuminata* does not seem to follow any of these categories. Rev. Biol. Trop. 61 (Suppl. 1): 47-66. Epub 2013 September 01.

**Key words:** tree swamp, seedling survival, hydroperiod tolerance, buoyant seeds, flood.

En pantanos dominados por palmas de la región tropical (Myers 2013a), la germinación de semillas es amenazada por la baja concentración de oxígeno en sustratos anaeróbicos y la inmersión durante los periodos de inundación. Por otro lado, las condiciones de inundación pueden favorecer la sobrevivencia de semillas al suprimir o reducir su depredación en los pantanos anegados (Myers 2013b). Estas ventajas, sin embargo, podrían ser anuladas si las semillas carecen de mecanismos para alcanzar sitios elevados que prevengan la inmersión, o no encuentran condiciones propicias para su germinación o para el crecimiento y supervivencia de las plántulas.

Así, mientras que el flujo de agua dispersa las semillas flotantes, las especies con semillas pesadas se enfrentan a problemas de difusión y establecimiento en pantanos anegados. Por ello, especies como la palma de yolillo *Raphia taedigera*, que suele dominar este tipo de pantanos en la región Neotropical (Myers 2013a), poseen semillas pesadas que requieren cierto nivel de tolerancia al hidropereodo.

El establecimiento de semillas en sitios elevados, tanto dentro del pantano como en los bosques de ladera adyacentes, demanda mecanismos para evitar la depredación (germinación rápida, semillas tóxicas, dispersión rápida, producción abundante y sincronizada de las

semillas, etc.) y capacidad competitiva (e.g. tolerancia a la sombra, crecimiento rápido). Ello explica que algunas especies colonizadoras sean capaces de crecer tanto en los pantanos como en zonas más elevadas no inundables.

Janzen (1970, 1974, 1978) describe las adaptaciones de semillas de especies arbóreas en bosques tropicales para escapar de sus consumidores y atribuyó la abundancia y la distribución de algunas especies de árboles principalmente a la influencia de la depredación de semillas. Sin embargo, muy pocos trabajos se han realizado en pantanos y otros humedales tropicales sobre el comportamiento de las semillas de especies colonizadoras y el establecimiento de sus plántulas. Rabinowitz (1978a) estudió la dispersión y el establecimiento inicial de cuatro especies de manglar y atribuyó los patrones de zonación a diferencias en la dispersión de propágulos en esos humedales costeros.

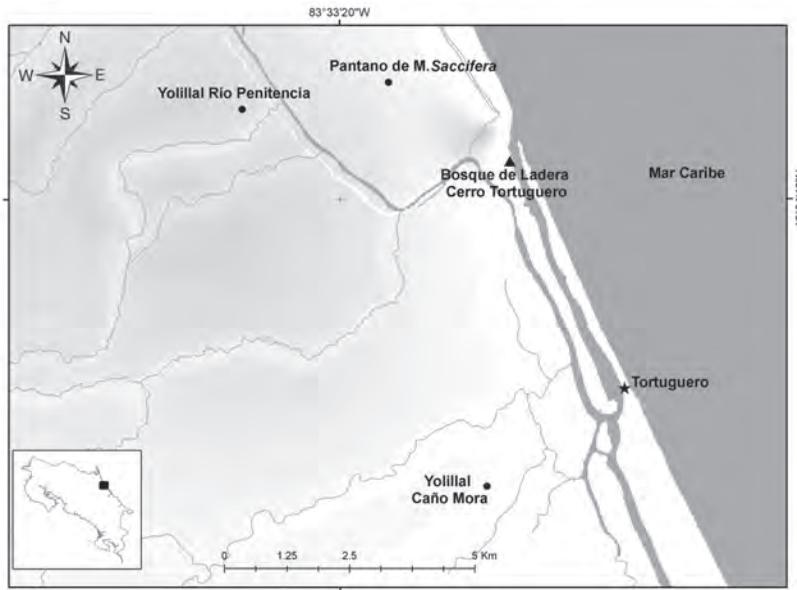
En las llanuras de Tortuguero (noreste de Costa Rica) una variedad de ambientes de bosque y pantanos se entremezclan para formar el rico mosaico de hábitats que caracteriza la región: bosques de ladera, marjales herbáceos, pantanos arbóreos dominados por palma real *Manicaria saccifera* y pantanos dominados por palmas del yolillo *R. taedigera*. Estos últimos, conocidos localmente como yolillales, experimentan prolongados hidroperiodos a lo largo del año y son ideales para estudiar el efecto que la inundación tiene en el asentamiento de especies arbóreas y para evaluar el papel de la dispersión en la composición de especies florísticas.

En este trabajo, describo tres ensayos realizados en los pantanos dominados por palmas y ambientes aledaños en las llanuras de Tortuguero para: (1) evaluar la germinación de semillas de palmas que dominan pantanos inundables bajo una variedad de condiciones, (2) determinar qué ocurre si las barreras biogeográficas y ecológicas son superadas, al introducir semillas en ambientes donde los individuos maduros son escasos o ausentes y (3) sortear la etapa crítica de germinación en una diversidad de lugares con plántulas trasplantadas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Sitios de estudio:** En febrero de 1978 se estableció un estudio de germinación de semillas en cuatro tipos de hábitat en la región de Tortuguero (noreste de Costa Rica, Fig. 1). Los cuatro sitios de estudio se muestran en Fig. 1 y se detallan a continuación:

1. *Pantano dominado por R. taedigera o yolillal del Río Penitencia:* Este humedal posee una extensión de 1 330ha y es nutrido por el Río Penitencia. La zona visitada se ubica entre las coordenadas 10°35'25.25" N, 83°34'14.23" W y 10°35'8.33" N, 83°34'11.53" W. La vegetación del humedal es predominantemente *R. taedigera*, aunque algunas especies leñosas como *P. maculosa* y *P. copaifera* pueden ser observadas con facilidad. El humedal usualmente permanece inundado.
2. *Yolillal en el dique del Río Penitencia:* Este sitio está ubicado entre las mismas coordenadas del sitio anterior y consiste en parte del mismo humedal dominado por yolillo *R. taedigera*. Debido a la carga sedimentaria del río Penitencia, el humedal presenta áreas más elevadas donde se ha depositado material que actúan como diques naturales. Los suelos son arcillas aluviales bajas en materia orgánica, pero en el dique hay menor efecto de la inundación.
3. *Claro del bosque de ladera del Cerro Tortuguero:* Consiste en un pequeño claro en la ladera (~50m elevación) del Cerro Tortuguero (10°35'29.72" N, 83°31'32.58" W). Este cerro tiene una elevación máxima de 119m. Los suelos de esta pequeña pendiente están mejor drenados que las zonas de inundación aledañas y la cobertura vegetal corresponde a bosque tropical húmedo (Holdridge *et al.* 1971) de zonas de bajura.
4. *Pantano dominado por palma real M. saccifera, al este de Caño Palma* (entre las coordenadas 10°35'35" N - 10°36'37" N y 83°32'50" - 83°32'21" W): Consiste en un humedal oligotrófico de 8 215ha bordeado



**Fig. 1.** Sitios de estudio en la región de Tortuguero, noreste de Costa Rica.  
**Fig. 1.** Study sites in the Tortuguero region, northeastern Costa Rica.

por río Penitencia, los Cerros del Coronel, Laguna Samay y la franja de la costa Caribe. El humedal es alimentado principalmente por lluvia, aunque es drenado por Caño Palma, un canal de aguas oscuras. La vegetación predominante del humedal consiste en palma real *M. saccifera*, aunque otras especies como *R. taedigera* se encuentran en depresiones del terreno y algunas especies leñosas (principalmente *Pentaclethra maculobata*) son observables en las zonas más elevadas. La acumulación de materia orgánica ocurre en áreas pobremente drenadas.

5. *Marjal herbáceo y pantano de yolillo de Caño Mora:* El humedal se ubica entre las coordenadas (10°31'44.96" N, 83°31'17.92" W y 10°31'41.03" N, 83°31'19.22" W) y consiste en un área de marjal herbáceo y una sección de yolillal dominado por *R. taedigera* (~30ha) que lo rodea y se degrada hasta un bosque inundado mixto con algunas especies leñosas como *P. maculobata*. El humedal es alimentado principalmente por una quebrada, que se origina en la cuenca superior de

las planicies de inundación y tiene cargas moderadas de sedimentos.

**Experimento 1. Germinación de semillas de *Raphia taedigera* y de *Manicaria saccifera* en pantanos inundables y en el bosque de ladera:**

Se establecieron dos parcelas de 2 x 2m en cada uno de los siguientes sitios: (1) el yolillal del Río Penitencia, (2) el yolillal en el dique del Río Penitencia, y (3) un claro en el bosque de ladera de Cerro Tortuguero (Fig. 1). En cada parcela se sembraron 500 semillas de *R. taedigera*. Las semillas del bosque de ladera fueron enterradas justo por debajo de la superficie del suelo. En el pantano se sembraron sobre el suelo pero en poco tiempo desaparecieron al enterrarse en el fango. En el dique se empujaron las semillas dentro del sedimento hasta que sólo su superficie superior quedó expuesta, aunque algunas acabaron cubiertas por sedimentos. La germinación de las semillas se registró a los 315 días.

De forma similar, se establecieron otras dos parcelas de 2x2m en el pantano de *M. saccifera* y dos en el claro del bosque de ladera. Se sembraron 500 semillas de *M. saccifera*

en cada una de estas parcelas. Para evitar la dispersión de semillas flotantes en el pantano, las semillas de *M. saccifera* fueron empujadas hacia el interior del suelo hasta quedar completamente enterradas. Para evitar la desecación, las del bosque de ladera también fueron completamente enterradas. Los niveles de agua en todas las parcelas del pantano correspondieron a los registrados en mediciones cercanas empleando una regla de niveles. El número de inundaciones y la extensión de cada periodo de inundación se estimaron para cada parcela.

**Experimento 2. Germinación de *Raphia taedigera* a lo largo de un gradiente microtopográfico:** En el dique del Río Penitencia, se establecieron cuatro parcelas de 2x2m a lo largo de una línea perpendicular al río. La primera parcela se ubicó en el punto más elevado del dique cerca del margen del río. Cada una de las sucesivas parcelas se colocaba 15cm por debajo de la anterior hacia abajo en la pendiente del dique, siendo la diferencia de elevación entre la primera parcela y la cuarta de 45cm. Se semi-enterraron 500 semillas de *R. taedigera* en el suelo en cada parcela. El número de semillas germinadas se contaron 16 veces durante los siguientes 266 días, pero no se registró mortalidad en plántulas. El lugar fue revisado 17 meses después de los 266 días y las plántulas fueron contadas otra vez. El nivel del agua se midió cada vez que se revisaba una parcela y las medidas se correlacionaron con el indicador de niveles establecido en una parcela cercana. Además se estimó el porcentaje de tiempo que cada parcela pasaba inundada.

En cada una de las cuatro parcelas, otras 500 semillas fueron enterradas en la hojarasca que cubre montículos naturales formados en la base de las macollas de *R. taedigera*. Los cuatro montículos fueron revisados con la misma regularidad que las parcelas y se anotaron las mismas variables respuesta.

**Experimento 3. Siembras recíprocas y trasplantes de plántulas:** Empleando siembras de prueba, la germinación de semillas y el crecimiento y supervivencia de plántulas de

ocho especies comunes de árboles de pantano fueron comparadas bajo condiciones de hábitat distintas. Las ocho especies listadas abajo, todas ellas comunes en los pantanos del área, fueron seleccionadas con el objetivo de incluir especies representativas con un amplio espectro de requerimientos ecológicos y adaptaciones a las inundaciones.

- a. *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae) es el árbol dicotiledóneo más común en el área, donde puede observarse en bosque de ladera, terrazas aluviales y en una variedad de lugares pantanosos. En estos últimos ambientes, la caída de árboles de *P macroloba* son comunes y pueden ser debidas a los sistemas radicales someros de esta especie. Brotes epicórmicos a lo largo de los troncos caídos crean numerosos tallos donde solo existía uno originalmente. Las vainas de las semillas se abren explosivamente, lanzando las semillas a distancias considerables. Las semillas flotan pero no pueden soportar inmersiones prolongadas. Se secan rápidamente si quedan expuestas.
- b. *Dipteryx oleifera* (= *Dipteryx panamensis*) (Papilionaceae) es un emergente común en bosques de terrazas aluviales sujetas a inundaciones poco frecuentes pero donde el nivel freático puede estar a menos de un metro por debajo de la superficie. No fue observada en suelos residuales ni de bosque de ladera ni de pantanos. El fruto es una drupa con un fino ectocarpo y su mesocarpo y endocarpo son gruesos y densos. Su semilla no flota.
- c. *Prioria copaifera* (Caesalpiniaceae) forma crecimientos monoespecíficos en suelos aluviales que se inundan periódicamente, pero no se encuentran en suelos permanentemente inundados a menos que el agua esté corriendo. También se encuentra en el bosque de ladera en Cerro Tortuguero. La diáspora flota.
- d. *Pterocarpus officinalis* (Papilionaceae) forma una hilera pura a lo largo de la orilla de lagunas que están frecuentemente inundadas con aguas ligeramente salobres.

También se encuentra bordeando marjales herbáceos, incluso de forma individual y aislada en el interior de ellos, en yolillales, pantanos de *M. saccifera*, y bosques mixtos en terrazas aluviales bajas. No fue observada en los bosques de ladera de Cerro Tortugero, pero Holdrige *et al.* (1971) la incluyeron como componente de bosques similares. Su fruto de una o dos semillas, se seca, formando una estructura tipo sámara alada que protege la semilla de la desecación y del agua salada y le permite flotar.

- e. *Crudia acuminata* (Caesalpiniaceae) es un pequeño árbol comúnmente encontrado a lo largo de las orillas de los ríos y arroyos. No se encuentra en suelos permanentemente inundados ni en los bosques de ladera, y nunca aparece lejos de las orillas de los ríos. Las grandes semillas son huecas y flotan.
- f. *Carapa guianensis* (Meliaceae) es común en pantanos de *M. saccifera* y en terrazas aluviales pobremente drenadas. No fue observada en el bosque de ladera del Cerro Tortugero, pero Holdridge *et al.* (1971) la incluyó como ocurrente en el bosque de ladera de Cerro Sarote, 20km al noroeste de Tortugero. Las grandes semillas tienen un endospermo de baja densidad que le permite flotar.
- g. *Manicaria saccifera* (Arecaceae) forma un sotobosque prácticamente puro en cuencas de humedales de agua dulce que están dominados por varias especies de árboles dicotiledóneos. Es frecuentemente encontrada mezclada con *R. taedigera* y en depresiones o a lo largo de canales en bosques de pantano dicotiledóneos mixtos. Siempre se encuentra en el sotobosque y nunca aparece en el bosque de ladera ni en lugares donde el drenaje se encuentra libre de obstáculos. Las semillas redondas y huecas flotan.
- h. *Raphia taedigera*. (Arecaceae) forma crecimientos monoespecíficos en las partes menos drenadas de cuencas y humedales fluviales de agua dulce. También es común

formando hileras a lo largo de lagunas y riberas. Las semillas oblongas son pesadas y no flotan. La especie nunca se encuentra en bosques de ladera o en suelos aluviales bien drenados.

*Siembras reciprocas*: Se establecieron parcelas de 16x16m en cuatro de los sitios de estudio: (1) yolillal fluvial del Río Penitencia, (2) Pantano dominado por *M. saccifera*, (3) bosque de ladera en Cerro Tortugero, y (4) marjal herbáceo de Caño Mora.

En cada ambiente, se trató de comparar las respuestas de germinación en parcelas alteradas *versus* no alteradas. En el yolillal del Penitencia, tres parcelas fueron establecidas. En una, se cortaron hojas sobresalientes, mientras que las otras dos parcelas no fueron alteradas. Una de las parcelas no alteradas fue situada en la parte alta del dique del río, dándole un periodo hídrico más corto que a las otras dos parcelas. En el pantano de *M. saccifera* dos parcelas fueron asentadas y otras dos se establecieron en el bosque de ladera. En ambos casos, una parcela fue colocada en hábitat no alterado, mientras que las otras fueron situadas en áreas adyacentes que habían sido alteradas para agricultura. Así, el pantano de *M. saccifera* alterado había sido despejado para el cultivo de arroz y después abandonado, mientras que el área alterada de bosque de ladera había sido talada recientemente. En el marjal herbáceo solo fue posible establecer una parcela.

Cada parcela de 16x16m fue dividida en 64 celdas de 2x2m. Las diásporas de cada una de las ocho especies fueron sembradas en cuatro celdas seleccionadas al azar en cada parcela. En las dos parcelas de bosque de ladera, las diásporas fueron enterradas justo por debajo de la superficie del suelo. En todas las otras parcelas fueron empujadas al interior del suelo, pero no fueron cubiertas. El número de diásporas de cada especie varió dependiendo de la disponibilidad de semillas. Las siguientes cantidades fueron usadas para cada parcela: *R. taedigera* 400, *M. saccifera* 400, *P. macroloba* 200, *C. guianensis* 40, *P. copifera* 200, *P. officinalis* 600, *D. oleifera* 100 y *C. acuminata* 100. Las

celdas fueron sembradas entre finales de enero y febrero de 1978. Las diásporas de *P. copai-fera* y *P. officinalis* no estuvieron disponibles hasta junio de ese mismo año. La germinación, la supervivencia y el crecimiento de las semillas fueron valorados en cada parcela durante 15 meses. Para las seis especies de dicotiledóneas, la altura fue empleada como medida de crecimiento; para las dos especies de palmeras, se empleó el número de hojas producidas.

Antes de la siembra de las parcelas alteradas y de la parcela de marjal, toda la vegetación existente en la celda fue cortada y retirada. En cada una de estas parcelas, dos de las cuatro celdas sembradas con cada especie fueron desyerbadas cada mes, dejando que las hierbas crecieran libremente en las otras dos celdas. Las medidas de nivel de agua en inundación fueron realizadas en varias parcelas adyacentes a las parcelas sembradas. El porcentaje de tiempo inundado, nivel de agua medio anual y rangos de la fluctuación del agua fueron determinados para cada parcela.

*Trasplantes de plántulas:* Plántulas de las ocho especies mencionadas anteriormente fueron recolectadas en el campo, transportadas en bolsas de plástico y plantadas en cuatro celdas diferentes seleccionadas al azar entre las ocho parcelas descritas en la sección anterior. La mortalidad inicial, especialmente en algunas de las parcelas alteradas, fue elevada. Se hizo un intento para establecer al menos cinco plántulas en cada una de las cuatro celdas de cada parcela, aunque para algunas especies esto no fue posible. Se les dio a las plántulas un periodo de establecimiento de seis meses, tiempo al cual hasta cinco plántulas en cada celda fueron marcadas con una etiqueta de aluminio a la altura registrada. Tras seis meses, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas fue anotado.

## RESULTADOS

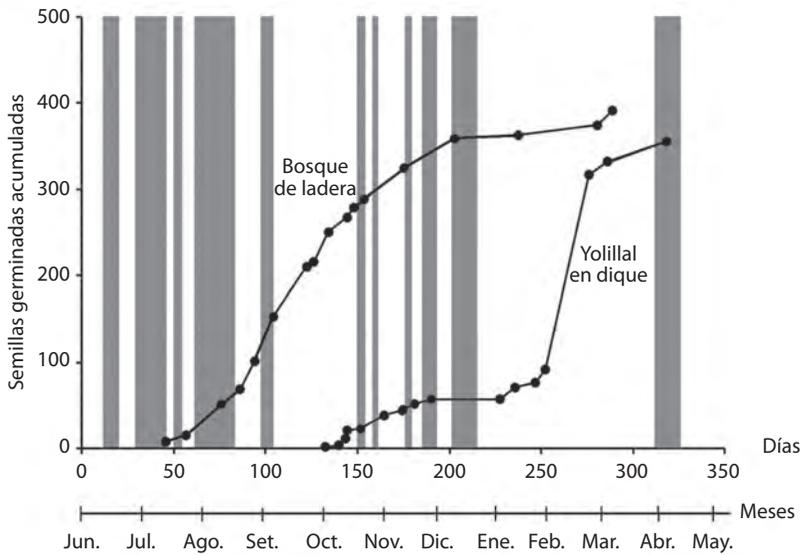
**Experimento 1. Germinación de semillas de *R. taedigera* y de *M. saccifera* en pantanos inundables y en el bosque de ladera:** Durante el periodo de 315 días, no se registró germinación de estas palmas en el yolillal del

Río Penitencia. Las semillas en el bosque de ladera empezaron a germinar a los 46 días en ambas parcelas y continuaron a una tasa estable durante unos 150 días (Fig. 2). Tras 285 días, el 40% de las semillas se habían convertido en plántulas: una parcela tenía 283 plántulas y la otra 113. En varias ocasiones las plántulas fueron atacadas por hormigas *Atta* sp. pero en todos los casos respondieron con un nuevo crecimiento de las hojas.

En la parcela del yolillal en el dique de Penitencia, la germinación no ocurrió hasta el día 141 (Fig. 2). La germinación inicial tuvo lugar el treintavo día de un periodo sin inundación de 45 días. Cuando la inundación volvió, la germinación se hizo más lenta. Durante el siguiente periodo sin inundación, una similar latencia de 25 a 30 días fue observada antes de que la germinación aumentara de nuevo. Una vez iniciado este periodo, la germinación total en el pantano fue prácticamente igual que en el bosque de ladera: tras 314 días una parcela tenía 190 plántulas y la otra 167, para una germinación media del 35.7%.

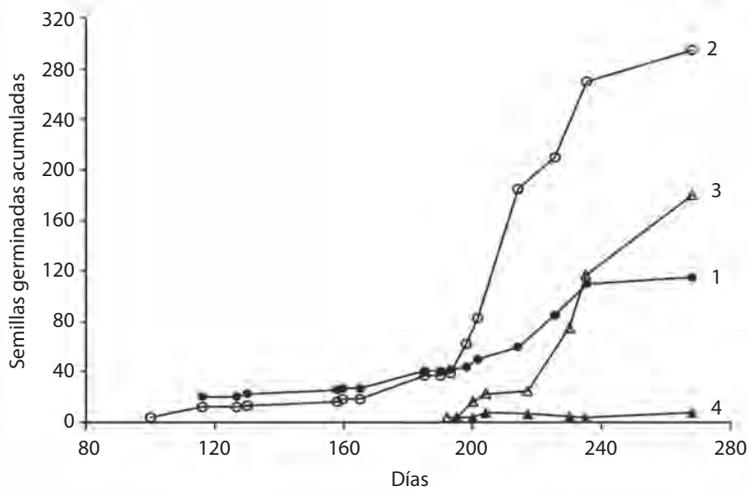
En la parcela del pantano de *M. saccifera* no se observó germinación de semillas de *M. saccifera* a lo largo de los 315 días del periodo de estudio. En el bosque de ladera se observó germinación en el día 213 en ambas parcelas. Durante el periodo de estudio, muchas de las semillas fueron desenterradas y retiradas, pero no se logró identificar al removedor. La germinación continuó durante otros 92 días, pero las plántulas también fueron retiradas de las parcelas. Los mayores números de plántulas observadas en las dos parcelas en cualquier momento fueron 14 y 10.

**Experimento 2. Germinación de *R. taedigera* a lo largo de un gradiente microtopográfico:** En la parcela situada a mayor altura (#1, Fig. 3), que tuvo menor tiempo de inundación (25% del periodo de estudio), la germinación inicial de semillas de *R. taedigera* ocurrió en 117 días. En la siguiente parcela, situada gradiente abajo (inundada el 39% del tiempo), las plántulas estuvieron presentes 17 días antes (#2, Fig. 3). Sin embargo, en las



**Fig. 2.** Germinación de semillas de *R. taedigera* en el bosque de ladera y en el yolillal en el dique del Río Penitencia. Las semillas en el yolillal inundado no germinaron durante el periodo de estudio. Las barras sombreadas indican periodos en que las parcelas de pantano estaban inundadas.

**Fig. 2.** *Raphia taedigera* seed germination in the slope forest and in the Raffia-swamp levee on Penitencia River. In the flooded Raffia-swamp no seeds germinated during the study period. The shaded bars indicate that the swamp plots were flooded.



**Fig. 3.** Germinación de semillas de *R. taedigera* en cuatro parcelas emplazadas a lo largo de un gradiente microtopográfico de creciente periodo hídrico (1=menor periodo, 4= mayor periodo). Número de semillas, 500 por parcela.

**Fig. 3.** *Raphia* seeds germination on four plots located along a microtopographic gradient of increasing hydroperiod. Number of seeds, 500 per plot.

parcelas #3 y #4, inundadas el 60% y el 88% del tiempo respectivamente, la germinación se retrasó durante otros 90 días. Las primeras plántulas aparecieron en la parcela #3 a los 193 días y en la parcela #4 a los 195 días.

La germinación en las dos parcelas más húmedas (#3 y #4) ocurrió en enero, bien entrado un periodo largo de sequía inusual para esa época. El suelo de las dos parcelas estaba todavía saturado, pero no había agua estancada. Las semillas que no se hundieron completamente en el fango estaban parcialmente expuestas al aire. Durante este tiempo se registró también un incremento de germinación en la parcela #2. Las semillas en la parcela más alta no respondieron tan espectacularmente al periodo seco.

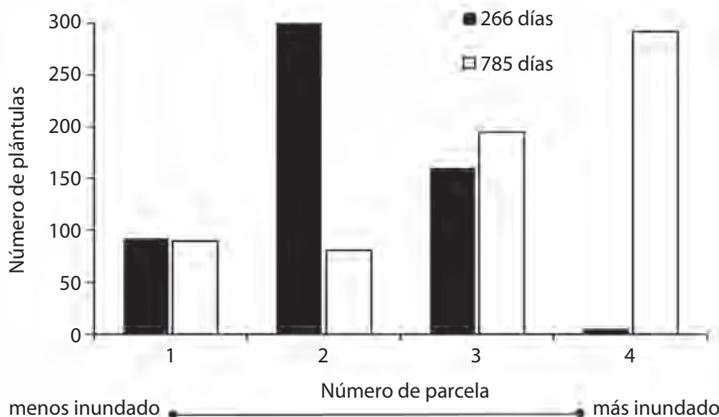
Excepto en la parcela #1, menos expuesta al hidropereodo, una reducción de la germinación de semillas de *R. taedigera* coincidió con un incremento de la inundación. Cuando una observación adicional fue llevada a cabo tras 785 días (Fig. 4), se observó un incremento espectacular del número de plántulas en la parcela más húmeda y un incremento modesto en la parcela #3. Aparentemente, la inundación retrasa la germinación, pero no reduce su potencial total.

En los montículos adyacentes a cada parcela, no fue posible determinar diferencias en el hidropereodo, pero las semillas estuvieron

menos sujetas a inmersión que aquellas sembradas en las parcelas. La germinación inicial ocurrió entre los 95 y los 112 días en los cuatro montículos plantados (Fig. 5). A lo largo del periodo de estudio las semillas y las plántulas estuvieron sujetas a una lluvia constante de desechos, hojarasca y materia, que en algunos momentos fue fuerte y causó mortalidad en las plántulas. Tras 266 días, el montículo en la segunda parcela tuvo el mayor número de plántulas (135). Todas las plántulas de la base del montículo en la tercera parcela se perdieron cuando una inflorescencia completa y parte de un tallo muerto cayeron sobre ellos (Fig. 5). Los montículos de las otras tres parcelas mostraron diferencias en la supervivencia de las plántulas en el día 266 (Fig. 6). Para el día 785, sólo unas pocas plántulas sobrevivieron en el montículo de la parcela #4, mientras que ninguna quedaba en los montículos de las otras parcelas.

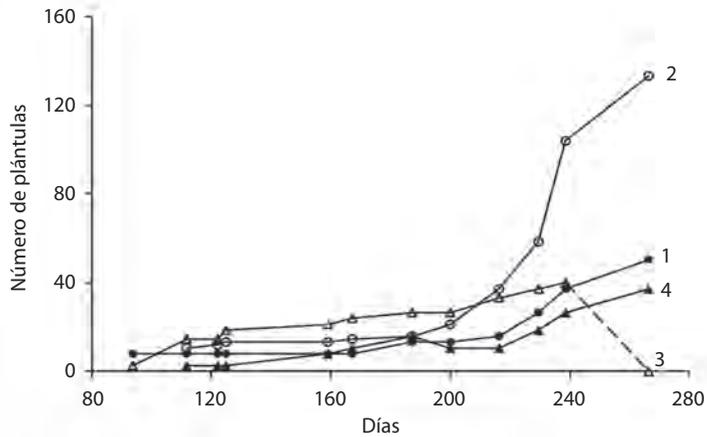
### Experimento 3. Siembras recíprocas y trasplantes de plántulas:

La figura 7 muestra los niveles de agua medios anuales para cada parcela y los niveles máximos y mínimos registrados. Las dos localidades de yolillal estuvieron inundadas la mayor parte del tiempo (Fig. 8). A pesar de que algunas celdas localizadas en los montículos de las bases de las macollas



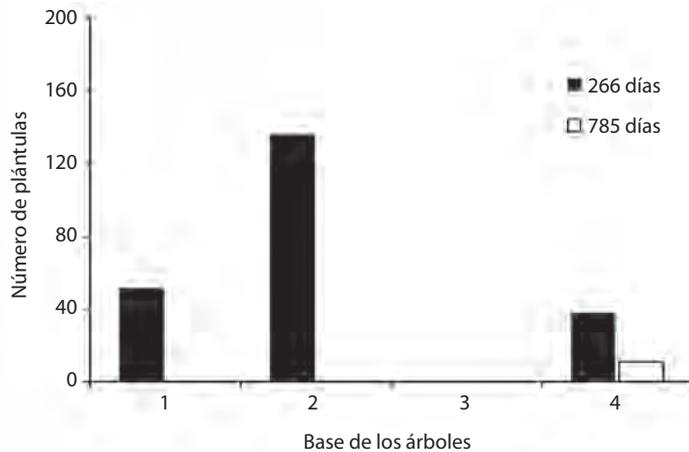
**Fig. 4.** Presencia de plántulas tras 266 días y 785 días en parcelas emplazadas a lo largo de un gradiente microtopográfico de creciente periodo hídrico. Número de semillas, 500 por parcela.

**Fig. 4.** Presence of seedlings after 266 days and after 785 days on plots located along a microtopographic gradient of increasing hydroperiod. Number of seeds, 500 per plot.



**Fig. 5.** Progresión temporal de la germinación de *R. taedigera* en montículos naturales en la base de cuatro agrupaciones de yolillo en las parcelas estudiadas. Número de semillas, 500 por agrupación. La línea discontinua en la agrupación número 3 indica 100% de mortalidad entre los 240-265 días debido a la caída de desechos desde un tallo reproductivo moribundo.

**Fig. 5.** Time course of *Raphia* germination at the base of four *Raphia* clumps. Number of seeds, 500 per clump. Dashed line on third clump indicates 100 percent mortality between 240 and 265 days due to litterfall from a dying reproductive stem.



**Fig. 6.** Porcentaje de plántulas tras 266 días y tras 785 días en la base de 4 agrupaciones de *Raphia*. Número de semillas, 500 por agrupación.

**Fig. 6.** Presence of seedlings after 266 days and after 785 days at the bases of four *Raphia* clumps. Number of seeds 500 per clumps.

de *R. taedigera* estuvieron expuestos menos de un 90% del tiempo, la mayoría de las celdas estaban uniformemente inundadas. El periodo de inundación de la parcela del dique fue la mitad que el de las dos parcelas del pantano. La parcela del marjal estuvo inundada ligeramente más de la mitad del tiempo. Las parcelas menos inundadas fueron las del pantano de *M. saccifera*.

Las dos parcelas en el yolillal de *R. taedigera* tuvieron las mayores fluctuaciones de nivel del agua (Fig. 7); mientras que la parcela alterada en el pantano de *M. saccifera* tuvo la menor fluctuación. Las parcelas de yolillal estuvieron inundadas durante 258 días consecutivos (Cuadro 1), mientras que su periodo más largo sin inundación fue de 10 días. El periodo más largo de inundación en la parcela

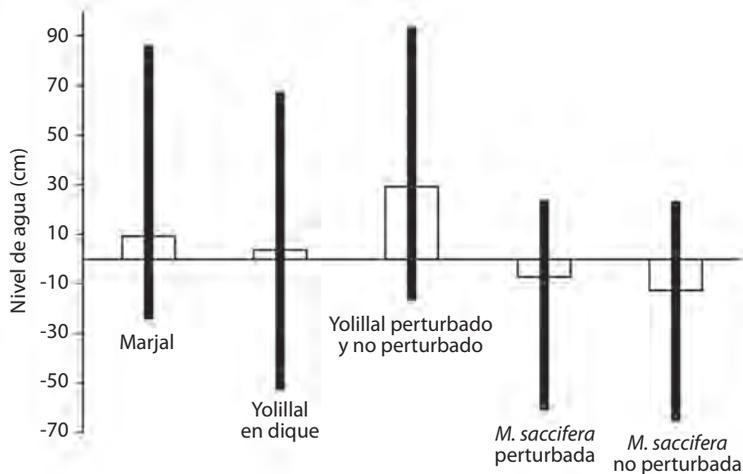


Fig. 7. Nivel de agua medio anual y rangos para cada parcela de siembra y trasplante de semillas.  
 Fig. 7. Mean annual water levels and ranges for each of the seeding and seed transplant plots.

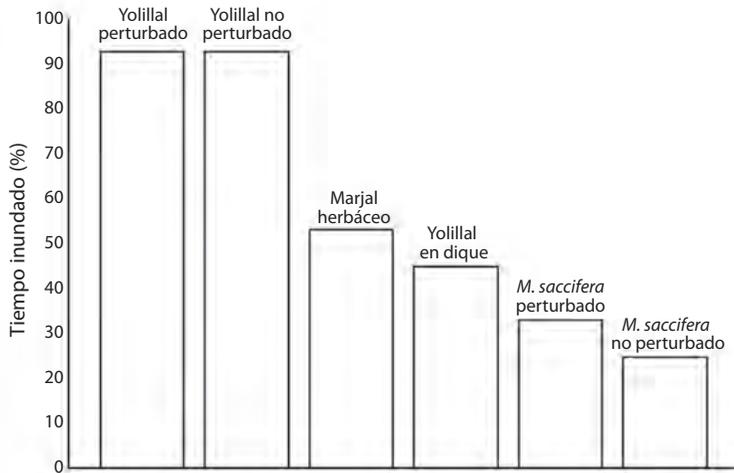


Fig. 8. Porcentaje de tiempo que cada parcela de siembra y trasplante de semillas estuvo inundada.  
 Fig. 8. Percent time each of the seeding and seed transplant plots was flooded.

menos inundada (pantano de *M. saccifera* no alterado) fue de 14 días, y hubo un periodo de no inundación de 50 días.

*Crecimiento en las parcelas alteradas:*  
 El cuadro 2 enumera las especies comunes que crecieron en las parcelas alteradas. El crecimiento en la parcela del bosque de ladera fue rápido y al final del estudio la vegetación alcanzó de 2 a 3m de altura. El rebrote en la

parcela de *M. saccifera* creció entre 0.5 a 1m de alto, mientras que la vegetación de marjal respondió rápidamente y alcanzó su altura original de 1 a 2m hacia el final del estudio. En esta ultima parcela, el rebrote fue menos denso que la vegetación original. Por otro lado, en la parcela de yolillal alterada el rebrote fue escaso, excepto en los montículos de *R. taedigera*, donde la especie dominante fue el helecho acuático *Ceratopteris pteridioides*.

CUADRO 1

Características del periodo hídrico en las parcelas de siembra. El periodo de registro se extendió desde marzo 1978 hasta marzo 1979 incluido

TABLE 1

Flooding characteristics on seeding plots. Recording period extended from March, 1978 through March, 1979

Sitio	Número de veces inundado	Periodo más largo inundado (días)	Periodo más largo no inundado (días)
<b>Yolillal de <i>R. taedigera</i></b>			
No alterado	4	258	10
Alterado	4	258	10
Dique	14	34	58
<b>Pantano de <i>M. saccifera</i></b>			
No alterado	9	14	50
Alterado	15	18	42
Marjal herbáceo	15	46	40
Bosque de ladera	0	–	–

CUADRO 2

Plantas comunes en el rebrote en parcelas alteradas

TABLE 2

Common plants in regrowth on disturbed plots

Bosque de ladera	
<i>Paspalum conjugatum</i>	<i>Clibadium</i> sp.
<i>Panicum trichoides</i>	<i>Pityrogramma calomelanos</i>
<i>Solanum rugosum</i>	<i>Trema micrantha</i>
<i>Piper</i> sp.	<i>Cecropia obtusifolia</i>
<i>Sabicea</i> sp.	<i>Phytolacca</i> sp.
<i>Cordia spinescens</i>	<i>Luehea seemanni</i>
Pantano de <i>M. saccifera</i>	
<i>Paspalum conjugatum</i>	<i>Jussiaea latifolia</i>
<i>Panicum</i> sp.	<i>Clidamia capitellata</i>
<i>Pityrogramma calomelanos</i>	<i>Rhynchospora corymbosa</i>
<i>Nephrolepis biserrata</i>	<i>Fuirena umbellata</i>
<i>Thelypteris serrulata</i>	<i>Cyperus luzulae</i>
<i>Acrostichum daneaefolium</i>	<i>Mariscus ligularis</i>
<i>Constegia</i> sp.	<i>Cecropia obtusifolia</i>
	<i>Manicaria saccifera</i>
Marjal herbáceo	
<i>Lasiacis procerrima</i>	<i>Calathea lagunae</i>
<i>Panicum</i> sp.	<i>Montricharida arborescens</i>
<i>Ipomoea</i> sp.	<i>Thalia geniculata</i>
<i>Solanum lancefolium</i>	<i>Cyperus giganteus</i>
<i>Scleria</i> sp.	

Previamente, antes de que las partes superiores de las palmeras fueran cortadas, este helecho no fue observado en la parcela.

*Germinación de semillas en distintos ambientes:* La germinación de las semillas de las especies estudiadas se detalla a continuación.

- P. macroloba:* El tiempo de germinación medio fue de 33 días. Las semillas en el bosque de ladera alterado fueron las que más tardaron en germinar: 52 días, mientras que las del yolillal no alterado tardaron unos 24 días en germinar. En la parcela del yolillal alterado no se registró germinación. El porcentaje de germinación fue mayor en el bosque de ladera alterado (Cuadro 3) y más de un 50 % de las semillas que germinaron sobrevivieron. El porcentaje de germinación también fue alto en el bosque de ladera no alterado (45%), pero sólo 4% sobrevivieron allí. La germinación y supervivencia de *P. macroloba* en otras localidades parecen depender de la extensión de hidropedimento en el sitio. Así, ninguna plántula

TABLE 3  
Percentages of seed germination (G) and seedling survival (S) at 15 months in eight tree species planted at different habitats

Especie	Bosque de ladera alterado		Bosque de ladera no alterado		Pantano de <i>M. saccifera</i> no alterado		Pantano de <i>M. saccifera</i> alterado		Yolillal en dique		Marjal herbáceo		Yolillal no alterado		Yolillal alterado	
	G	S	G	S	G	S	G	S	G	S	G	S	G	S	G	S
<i>Pentaclethra macroleoba</i>	49	54	45	4	15	3	8	40	7	0	4	0	4	0	0	0
<i>Dipteryx oleifera</i>	52	65	6	0	0	0	9	56	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Prioria copaifera</i>	29	57	23	0	11	77	2	67	6	92	0	0	21	100	10	74
<i>Pterocarpus officinalis</i>	13	100	3	100	1	100	0	0	6	100	0	0	3	100	2	100
<i>Crudia acuminata</i>	33	76	67	99	39	74	23	91	13	31	6	0	0	0	3	0
<i>Carapa guianensis</i>	15	33	3	100	20	25	13	100	15	17	0	0	0	0	0	0
<i>Raphia taedigera</i>	6	61	2	100	8	100	2	100	1	100	0	0	0	0	<1	0
<i>Manicaria saccifera</i>	6	43	4	43	1	50	5	38	0	0	0	0	0	0	0	0

sobrevivió ni en la parcela de marjal ni en las dos parcelas de yolillal. La altura de crecimiento de las plántulas germinadas (Cuadro 4) fue significativamente mayor (ANDEVA,  $p < 0.05$ ) en el bosque de ladera alterado que en cualquier otra localidad. Allí, la altura media excedió los 100cm, y el individuo más alto era de 180cm.

b. *D. oleifera*: Para esta especie, la media del tiempo de germinación fue de 37 días. La germinación ocurrió a los 47 días en las dos parcelas de bosque de ladera, a los 26 días en la parcela de pantano de *M. saccifera* alterada, y a los 29 días en la parcela del yolillal en el dique del Río Penitencia. No se observó germinación en las otras 4 parcelas. El porcentaje de germinación (Cuadro 3) fue el más alto en el bosque de ladera alterado (52%), aunque un porcentaje importante de semillas germinaron también en la parcela de *M. saccifera* perturbada (Cuadro 3). Por otro lado, endocarpos esparcidos en la parcela no alterada del bosque de ladera evidenciaron el destino de las semillas en esa parcela. Igual suerte corrieron plántulas en la parcela de yolillal, aunque posiblemente la pérdida en este caso resulte del efecto de la inundación.

En la parcela de bosque de ladera alterado, el 65% de las semillas que germinaron fueron plántulas establecidas al final del periodo de estudio (Cuadro 3). No hubo diferencias significativas de germinación entre las celdas revegetadas y las despejadas, pero la supervivencia fue significativamente mayor ( $p < 0.05$ ) en las celdas despejadas. La altura media tras 15 meses fue 1.6 veces mayor en las celdas despejadas que en las celdas no despejadas, y la diferencia en el crecimiento en altura fue significativa a un nivel de  $p < 0.005$ . El crecimiento en altura en la totalidad del bosque de ladera alterado (Cuadro 4) fue significativamente mayor ( $p < 0.005$ ) que en la parcela de pantano de *M. saccifera* alterada. La altura media de plántulas de *D. oleifera* en el bosque de ladera fue de

CUADRO 4  
Altura media (cm) y desviaciones estándar a los 15 meses en plántulas de seis especies leñosas sembradas en ocho hábitats distintos

TABLE 4  
Mean height (cm) and standard deviations of 15 months-old seedlings of six woody tree species at different habitats

Especie	Bosque de ladera alterado	Bosque de ladera no alterado	Pantano de <i>M. saccifera</i> no alterado	Pantano de <i>M. saccifera</i> alterado	Yolillal en Dique	Yolillal no alterado	Yolillal alterado
<i>Pentaclethra macroloba</i>	102.7 (37.06) a	38.3 (4.99) b	43.0 (<0.01)b	70.0 (23.04) ab	-	-	-
<i>Dipteryx oleifera</i>	109.6 (46.95)	-	-	37.0 (10.13)	-	-	-
<i>Prioria copaifera</i>	45.3 (15.77) c	-	57.8 (12.24) ab	37.0 (4.24) ac	62.6 (14.49) b	56.6 (16.00) b	54.9 (14.01) b
<i>Pterocarpus officinalis</i>	25.4 (8.48) a	28.1 (7.66) a	32.5 (8.66) a	-	37.9 (9.27) b	34.1 (7.29) a	37.4 (12.82) b
<i>Crudia acuminata</i>	70.6 (28.26) a	62.4 (20.33) a	67.9 (17.10)	70.6 (16.71) a	63.3 (14.22) a	-	-
<i>Carapa guianensis</i>	66.2 (29.86) a	60.5 (7.78) a	60.0 (<0.01) a	63.5 (5.69) a	37.0 (<0.01)a	-	-

Para cada especie, los valores con letras comunes no son significativamente diferentes ( $p < 0.05$ ).  
For each species, values with common letters are not significantly different ( $p < 0.05$ ).

110cm, y la máxima fue de 205cm. El crecimiento en altura medio en la parcela de *M. saccifera* alterada fue de 37cm.

- c. *P. copaifera*: El tiempo de germinación medio en esta especie fue de 101 días: varió desde 25 días en el bosque de ladera alterado hasta 208 días en el pantano de *M. saccifera* alterado. Se observó germinación en todas las localidades excepto en el marjal herbáceo (Cuadro 3). El porcentaje de germinación fue mayor en el bosque de ladera alterado (29%) seguido del bosque de ladera no alterado (22.5%), mientras que en las tres parcelas de yolillal toda la germinación ocurrió en los montículos en las bases de macollas de *R. taedigera*. La supervivencia para estas plántulas (Cuadro 3) tras 294 días fue mayor en el yolillal no alterado (100%) pero debido al retraso de la germinación en esta parcela las plántulas eran casi 100 días más jóvenes que aquellas del bosque de ladera alterado (57% de supervivencia). No sobrevivieron plántulas en la parcela de bosque de ladera no alterado: muchas de las semillas fueron desenterradas y removidas y otras fueron severamente dañadas. La depredación de plántulas continuó tras la germinación, que ocurrió a los 56 días. Las plántulas sobrevivieron por otros 66 días.

El crecimiento en altura fue apenas uniforme en las seis parcelas (Cuadro 4), pero las plántulas fueron de muy diferentes edades. El crecimiento en las parcelas de yolillal, alteradas y no alteradas, así como en la parcela no alterada del pantano de *M. saccifera* fueron todos significativamente mayores ( $p < 0.05$ ) que en el bosque de ladera alterado y la parcela alterada del pantano de *M. saccifera*.

- d. *P. officinalis*: La germinación de esta especie ocurrió entre 80 y 85 días en todas las localidades excepto en el marjal herbáceo y el pantano de *M. saccifera* alterado, en las que no tuvo lugar. El porcentaje de germinación (Cuadro 3) fue mayor en el bosque de ladera alterado (13%). Todas las semillas que germinaron en todas las parcelas todavía sobrevivían al final del estudio (165 días). Al igual que con *P. copaifera*, las semillas que germinaron en las localidades de yolillo estaban en celdas emplazadas cerca de la base de una macolla de *R. taedigera* y por tanto, algo elevadas. Se observó depredación sobre las semillas en el bosque de ladera no alterado, pero tras la germinación, ninguna o pocas plántulas fueron depredadas. No se observó depredación en ninguna de las otras parcelas.

El crecimiento en altura de las plántulas germinadas (Cuadro 4) fue significativamente mayor ( $p < 0.01$ ) en las parcelas de yolillales que en las dos parcelas de bosque de ladera. En este último ambiente, las plántulas de las celdas despejadas fueron significativamente más altas ( $p < 0.005$ ) que en las otras celdas.

- e. *C. acuminata*: El tiempo de germinación medio fue de 41 días, variando desde los 33 días en el bosque de ladera alterado hasta 71 días en el marjal herbáceo. No se registró germinación en el yolillal no alterado. El porcentaje de germinación (Cuadro 3) fue mayor en el bosque de ladera no alterado (67%). La supervivencia tras 365 días fue también mayor en el bosque de ladera no alterado (98.5%). Ninguna de las plántulas sobrevivió ni en la parcela del yolillal alterado ni en la del marjal herbáceo: 154 días en la primera y 300 días en esta última.

En las cinco localidades donde plántulas de *C. acuminata* lograron establecerse, el crecimiento en altura media fue prácticamente idéntico (Cuadro 4): desde 62cm en el bosque de ladera no alterado hasta 71cm en el bosque de ladera alterado tras 15 meses. Estas diferencias no fueron significativas ( $p > 0.10$ ). Tampoco se observaron diferencias significativas en germinación, supervivencia y crecimiento entre las parcelas alteradas y no alteradas del pantano de *M. saccifera*.

- f. *C. guianensis*: El tiempo de germinación medio fue de 65 días, y varió desde 26 días en el pantano de *M. saccifera* alterado hasta 111 días en el bosque de ladera no alterado. El porcentaje de germinación (Cuadro 3) fue mayor en el pantano de *M. saccifera* no alterado (90%). No se registró germinación en ninguna de las dos parcelas de yolillal o en el marjal herbáceo. Tras 392 días, se registró casi un 100% de supervivencia en el pantano alterado de *M. saccifera* y en el bosque de ladera no alterado. La altura media para esta especie (Cuadro 4) fue mayor en el bosque de

ladera alterado (66cm tras 15 meses), pero las diferencias entre parcelas fueron no significativas.

- g. *M. saccifera*: El tiempo de germinación medio fue de 144 días. Este varió entre 130 días en el pantano de *M. saccifera* hasta 159 días en el bosque de ladera no alterado. El porcentaje de germinación fue muy bajo en todas las parcelas (Cuadro 3). El mayor se dio en el bosque de ladera alterado (6%). No se registró germinación en las tres parcelas de yolillal ni en el marjal. La supervivencia de las plántulas germinadas tras 411 días fue del 50 % en todas las parcelas. No se midió el crecimiento.
- h. *R. taedigera*: El tiempo de germinación medio fue de 263 días. La germinación más rápida ocurrió en el pantano de *M. saccifera* no alterado (132 días) seguida por el bosque de ladera alterado (145 días). La germinación en el yolillal alterado tardó 334 días en darse. No se registró germinación en el yolillal no alterado o en el marjal herbáceo.

A pesar de ser relativamente bajo, el porcentaje de germinación fue mayor en el pantano de *M. saccifera* no alterado (8%, Cuadro 3). Por otro lado, las únicas pérdidas de plántulas ocurrieron en la parcela de bosque de ladera alterado y en la parcela alterada de yolillal. Pero gran parte de la germinación estaba teniendo lugar en torno al final del periodo de estudio de 411 días, por lo que no hubo tiempo suficiente para observar la mortalidad de plántulas. Pudo ocurrir germinación adicional más allá del periodo de estudio. Las plántulas en el bosque de ladera fueron atacadas por hormigas *Atta* sp. pero siempre lograron recuperarse. La mayor parte de la germinación y toda la supervivencia de plántulas se dio en las celdas despejadas. Debido a la germinación tardía y pequeño tamaño de las plántulas, el crecimiento no fue medido.

#### Trasplantes de plántulas:

- a. *P. macroleoba*: El mayor crecimiento en altura media (41cm) durante los 6 meses

- tuvo lugar en el bosque de ladera alterado (Cuadro 5). Este fue significativamente mayor ( $p < 0.01$ ) que el crecimiento en el resto de parcelas. Las plántulas en la parcela del pantano de *M. saccifera* alterada tuvieron un crecimiento medio de sólo 7cm. No sobrevivieron plántulas en las dos parcelas de yolillal ni en la del marjal, a pesar de que una de las plántulas si sobrevivió en este último hábitat hasta el onceavo mes. La supervivencia de individuos plantados fue mayor en la parcela de *M. saccifera* alterada.
- b. *D. oleifera*: El mayor crecimiento ocurrió en el bosque de ladera alterado, con una media de 46cm ( $p < 0.05$ ). Las plántulas en el pantano de *M. saccifera* alterado tuvieron un crecimiento medio de sólo 5cm. No hubo supervivencia en las dos parcelas del yolillal ni en el marjal. La parcela del bosque de ladera tuvo la mayor supervivencia. El crecimiento en las celdas despejadas en el bosque de ladera alterado excedió al de las celdas revegetadas por 19cm (significativo a un nivel de  $p < 0.05$ ).
- c. *P. copaifera*: Algunas plántulas sobrevivieron en todas la parcelas, especialmente en el bosque de ladera alterado y en el pantano de *M. saccifera* alterado. El crecimiento medio varió entre 7cm (bosque de ladera alterado) y 8cm (yolillal no alterado), pero las diferencias fueron no significativas (Cuadro 5).
- d. *P. officinalis*. La mayor altura media fue registrada en el marjal (73cm). Esta media fue significativamente mayor ( $p < 0.05$ ) que la encontrada en otras parcelas, pero solo dos plántulas estaban involucradas. El crecimiento en el bosque de ladera alterado fue significativamente mayor ( $p < 0.01$ ) que en el bosque de ladera no alterado. La supervivencia fue mayor en el pantano de *M. saccifera* alterado y en el bosque de ladera alterado.
- e. *C. acuminata*: En todas las parcelas plantadas sobrevivieron individuos de esta especie. La mayor supervivencia y altura media se registraron en el bosque de ladera alterado ( $p < 0.05$ ).

CUADRO 5

Media de crecimiento (desviación estándar) a los seis meses (cm) en plántulas de especies arbóreas trasplantadas en ocho ambientes distintos, y media del número de hojas producidas por palmas trasplantadas en el mismo periodo. Para cada especie, los valores letras comunes no son significativamente diferentes ( $p < 0.05$ )

TABLE 5

Mean height growth (standard deviation) in six month-old seedlings of woody trees transplanted on eight different habitats; and mean number of leaves produced by transplanted palms in the same period. For each species, values with common letters are not significantly different ( $p < 0.05$ )

Especie	Bosque de ladera alterado	Bosque de ladera no alterado	Pantano de <i>M. saccifera</i> no alterado	Pantano de <i>M. saccifera</i> alterado	Yolillal en dique	Marjal herbáceo	Yolillal no alterado	Yolillal alterado
<b>Arboles</b>								
<i>Pentaclethra maculoloba</i>	41.0 (28.02)	0.1 (3.25) a	1.0 (3.25) a	7.3 (17.56) a	4.4 (10.19) a	-	-	-
<i>Dipteryx oleifera</i>	45.6 (32.99)	0.5 (2.74) a	-2.0 (<0.01) a	4.8 (7.42) a	3.0 (<0.01) a	-	-	-
<i>Prioria copaifera</i>	7.3 (11.61) a	1.7 (2.08) a	-5.0 (14.92) a	3.1 (7.44) a	-1.5 (5.18) a	4.5 (3.54) a	-8.7 (5.77) a	-2.0 (15.34) a
<i>Pterocarpus officinalis</i>	34.8 (10.53) a	2.6 (4.30) b	0.40 (4.34) b	35.3 (16.83) a	8.0 (<0.01) ab	72.7 (13.44)	-	-
<i>Crudia acuminata</i>	19.1 (20.47)	2.8 (5.04) a	-0.5 (2.12) a	2.3 (9.19) a	6.5 (9.70)	8.4 (10.53) a	3.0 (1.73) a	5.3 (6.45) a
<i>Carapa guianensis</i>	25.0	0.6 (3.58) a	-	-	-3.0 (<0.01) a	-	-26.0 (12.12)	-
<b>Palmas</b>								
<i>Raphia taedigera</i>	3.6 (1.30) ab	1.4 (0.55)	2.2 (0.98) b	4.8 (2.20) a	2.08 (1.04) b	3.3 (0.67) b	1.0 (<0.01) b	1.8 (0.89) b
<i>Manicaria saccifera</i>	5.0 (2.35) a	2.0 (<0.01) a	2.2 (0.45) a	2.0 (<0.01) a	-	-	-	-

- f. *C. guianensis*: El crecimiento en altura fue mayor en los bosques de ladera alterados (25cm), pero esto solo fue una plántula. La supervivencia fue escasa en todas las parcelas. Cinco parcelas no tuvieron plántulas supervivientes: el bosque de ladera no alterado, las dos parcelas del pantano de *M. saccifera*, el marjal herbáceo, y el yolillal alterado. Las tres plántulas supervivientes, en el yolillal no alterado, y la única plántula de la parcela del dique de *Raphia* no estaban sanas.
- g. *M. saccifera*: El mayor crecimiento fue en el bosque de ladera alterado, pero no hubo diferencias significativas en el crecimiento de las plántulas en las diferentes parcelas. La supervivencia fue escasa en todas las parcelas. Ninguna sobrevivió en las cuatro parcelas más húmedas.
- h. *R. taedigera*: El crecimiento, medido por el número de hojas nuevas producidas, fue mayor en el bosque pantanoso de *Manicaria* alterado, seguido por el bosque de ladera alterado y el marjal herbáceo. El menor crecimiento tuvo lugar en el bosque de ladera no alterado. Las plántulas sobrevivieron y produjeron nuevas hojas en las ocho parcelas. Los bosques de ladera alterados y los no alterados difieren significativamente entre los pantanos de *Manicaria* alterados y no alterados; y entre la marjal

y el bosque de ladera no alterado ( $p < 0.05$  en todos los casos).

## DISCUSIÓN

Las ocho especies empleadas en este estudio representan sólo una pequeña porción de las posibles especies arbóreas en Tortuguero. Sin embargo, su presencia en algunos tipos de bosque y su ausencia en otros sugiere que requieren de diferentes condiciones para su dispersión, germinación y supervivencia.

Para los propósitos de la discusión, he dividido a las ocho especies en tres categorías: (1) especies obligadas de pantano, (2) especies intolerantes a las condiciones del pantano, y (3) especies facultativas de pantano. El emplazamiento de cada especie en una categoría implicó una valoración cualitativa de su abundancia en la vegetación natural basada en la literatura y mis observaciones de campo, junto con su éxito o fracaso en las pruebas de siembra y plantado (Cuadro 6, 7 y 8).

**Especies obligadas de pantano:** *R. taedigera* y *M. saccifera* son especies obligadas a sitios de pantano. Dado que son las únicas dos especies restringidas a pantanos de las estudiadas aquí, se esperaba que sus estrategias de regeneración difirieran de las de otras especies. Sin embargo, el hecho de que las

CUADRO 6

Presencia de especies arbóreas utilizadas en ensayos de siembra y plantación en siete hábitats naturales de la región de Tortuguero, Costa Rica

TABLE 6

Presence of tree species used in seeding and planting experiments in seven natural habitats in Tortuguero, Costa Rica

Tipo de Hábitat	<i>Pentaclethra macroloba</i>	<i>Dipteryx oleifera</i>	<i>Prioria copaifera</i>	<i>Pterocarpus officinalis</i>	<i>Crudia acuminata</i>	<i>Carapa guianensis</i>	<i>Raphia taedigera</i>	<i>Manicaria saccifera</i>
Bosque de Ladera	X		X	X		X		
Pantano de <i>M. saccifera</i>	X			X		X	X	X
Bosque en dique	X		X	X	X	X	X	X
Bosques en terrazas aluviales	X	X	X	X	X	X		
Bosques de pantanos mezclados	X			X		X	X	X
Yolillal	X			X			X	X
Marjal Herbáceo				X			X	

CUADRO 7  
Éxito de las plántulas de ocho especies arbóreas sembradas en distintos ambientes

TABLE 7  
Survivor success of seedlings from eight species planted in different habitats

Sitio	<i>Pentaclethra maculosa</i>	<i>Dipteryx oleifera</i>	<i>Prioria copaifera</i>	<i>Pterocarpus officinalis</i>	<i>Crudia acuminata</i>	<i>Carapa guianensis</i>	<i>Raphia taedigera</i>	<i>Manicaria saccifera</i>
Bosque de ladera alterado	X	X	X	X	X	X	X	X
Bosque de ladera no alterado	X	-	-	X	X	X	X	X
Pantano de <i>M. saccifera</i> no alterado	X	0	X	X	X	X	X	X
Pantano de <i>M. saccifera</i> alterado	X	X	X	0	X	X	X	X
Yolillal en dique	-	-	X	X	X	X	X	0
Yolillal no alterado	-	0	X	X	0	0	0	0
Yolillal alterado	0	0	X	X	-	0	-	0
Marjal herbáceo	-	0	0	0	-	0	0	0

(X) = algunas plántulas sobrevivieron; (-) = semillas germinaron pero las plántulas no sobrevivieron; (0) = ninguna semilla germinó.

(X) = some survival, (-) = germination but no survival, (0) = no germination.

CUADRO 8  
Crecimiento de plántulas trasplantadas en hábitats distintos

TABLE 8  
Growth of transplanted seedling on different habitats

Sitio	<i>Pentaclethra maculosa</i>	<i>Dipteryx oleifera</i>	<i>Prioria copaifera</i>	<i>Pterocarpus officinalis</i>	<i>Crudia acuminata</i>	<i>Carapa guianensis</i>	<i>Raphia taedigera</i>	<i>Manicaria saccifera</i>
Bosque de ladera alterado	X	X	X	X	X	X	X	X
Bosque de ladera no alterado	X	X	X	X	X	X	X	X
Pantano de <i>M. saccifera</i> no alterado	X	-	-	X	-	0	X	X
Pantano de <i>M. saccifera</i> alterado	X	X	X	X	X	0	X	0
Yolillal en dique	X	X	-	X	X	-	X	0
Yolillal no alterado	X	0	-	0	X	-	X	0
Yolillal alterado	X	0	-	0	X	0	X	0
Marjal herbáceo	X	0	X	X	X	0	X	0

(X) = crecimiento medio fue positivo; (-) = plántulas sobrevivieron, pero no hubo crecimiento o este fue negativo; (0) = ninguna plántula sobrevivió.

(X) = mean growth was positive; (-) = seedling survived but did not grow or growth was negative; (0) = no seedling survived.

semillas de *M. saccifera* floten y las de *R. taedigera* no, sugiere diferencias entre sus propias estrategias reproductivas.

Los estudios sobre la germinación de *R. taedigera* mostraron que: (1) en sitios sujetos a inundaciones prolongadas la germinación es inhibida; (2) *R. taedigera* puede desarrollar un banco de semillas persistente; (3) la latencia de las semillas puede ser desactivada tras un breve

periodo sin inundaciones; (4) la germinación es relativamente lenta bajo todas las condiciones evaluadas; (5) el asentamiento exitoso de las plántulas en la base de los árboles parentales es improbable, no solo por la depredación de semillas (Myers, 2013b), sino también debido a la mortalidad de plántulas inducida por la caída de desechos; (6) las semillas que caen en el agua o en el fango quedan protegidas de

la depredación; (7) el crecimiento y la supervivencia son mejores en lugares con menor cobertura y mayor incidencia de luz que bajo el dosel forestal.

En pantanos donde *M. saccifera* es abundante siempre hay un gran suministro de sus semillas en el suelo. La longevidad de esas semillas en el agua no se conoce, así que esto puede o no puede representar lo que podría ser considerado como un banco de semillas flotante. Aparentemente, el enterrarse en suelos anaeróbicos previene la germinación, pero no se sabe durante cuánto tiempo las semillas enterradas pueden permanecer viables. Por otro lado, nunca se observaron semillas germinar mientras estuvieran a flote. Ya que la germinación si ocurrió en el bosque de ladera, sospecho que la depredación es un importante factor a la hora de determinar la distribución de *M. saccifera* y su restricción a suelos inundados. Otros factores como patógenos fúngicos, herbívoros que comen raíces, y la posible incapacidad para formar asociaciones micorrizas pueden ser igual de importantes a la hora de explicar la exclusiva presencia de estas palmas en pantanos.

**Especies que no toleran las condiciones de pantano:** *Dipteryx oleifera* es la única especie de las ocho estudiadas que puede ser incluida en esta categoría. Fue encontrada sólo en terrazas aluviales en las que la dispersión de las semillas probablemente depende de vectores animales. El por qué no se encuentra en los suelos residuales de los bosques es un enigma, ya que sus semillas salieron adelante en las parcelas alteradas de bosque de ladera. La depredación parece limitarla al bosque no alterado. Es digno de mención que la depredación sobre *D. oleifera*, *P. copaifera* y *P. officinalis* da cuenta de la mayoría de las pérdidas de semillas en los bosques de ladera no alterados y que dichas pérdidas no fueron observadas en la parcela alterada adyacente. Esto sugiere que la depredación puede ser mayor en los bosques maduros que en etapas de sucesión tempranas.

De su falta de éxito en todas las zonas pantanosas, salvo las localidades de pantano menos

inundadas, deduzco que la semilla de *D. oleifera* es intolerante a la inundación prolongada. Los problemas de dispersión probablemente la previenen de alcanzar microhábitats adecuados dentro de los pantanos. Probablemente saldrían a delante en la parte superior del dique, a lo largo del Río Penitencia, pero la semilla carece de mecanismos para llegar allí.

**Especies facultativas de pantano:** Diversas estrategias parecen estar disponibles para especies que se dan tanto en pantanos como en tierras elevadas. Una de ellas es tener una gran amplitud ecológica. *P. officinalis* y *P. copaifera* son buenos ejemplos. Otra estrategia es encontrar microhábitats adecuados que las hagan “aparentar” ser auténticas especies de pantano. *P. macroloba* es un buen ejemplo de este tipo. *C. acuminata* (ya que parece estar restringida a las orillas del río) y *C. guianensis* (debido a su limitado número disponible de semillas y plántulas durante el estudio) son más difíciles de categorizar. Otras especies, no incluidas en el estudio, pero que pueden ser incluidas en esta categoría son: *Calophyllum brasiliense* (= *Calophyllum brazirensis*), *Symphonia globulifera*, *Pachira aquatica*, *Vochysia ferruginea*, y *Virola sebifera*. *Spondias mombin* y *Luehea seemannii* son similares a *P. macroloba*, ambas tienen semillas dispersadas por las aves, sus semillas flotan, y los árboles se encuentran en el interior de algunos yolillales.

Individuos dispersos de *P. officinalis* se encuentran dentro de algunos de los marjales herbáceos más húmedos del área. Esta especie es un componente de todos los tipos de bosque de pantano, incluyendo bordes de laguna inundados con agua ligeramente salobre. En Tortuguero, la especie ha sido reportada también en los bosques de ladera en los Cerros de Coronel (Holdridge *et al.* 1971). Su crecimiento fue mejor en los lugares alterados independientemente del nivel de inundación que los afecte. Las semillas están adaptadas tanto para la dispersión por viento (anemocoria) como por agua (hidrocoria). Su existencia en marjales profundamente inundados que carecen de microtopografía sugiere que las semillas no

sólo están “buscando” microhábitats en pantanos. La considerable depredación de semillas de *P. officinalis* en el bosque de ladera no alterado apunta a una posible importancia de los vectores animales fuera de los pantanos.

*Prioria copaifera* puede germinar y crecer tanto en localidades de pantano como en tierras elevadas. Su supervivencia fue reducida por la depredación en los bosques de ladera no alterados, pero la presencia en estos lugares de individuos maduros atestigua su habilidad de crecer más allá de la fase de plántula. En Panamá crece en suelos residuales, donde las guatusas (*Dasyprocta punctata*) son aparentemente responsables de su dispersión. A diferencia de *P. officinalis*, no se encuentra en pantanos dominados por las palmas *R. taedigera* o *M. saccifera*, aunque es común a lo largo del dique del Río Penitencia y varios individuos estaban cerca de mi parcela en el dique.

Por su parte, *P. macroloba* no parece estar particularmente adaptada a los pantanos. Las semillas flotan, pero ni ellas ni las plántulas pueden soportar inmersiones durante mucho tiempo. En pantanos, *P. macroloba* parece predisuelta a ser derribada por el viento. El comportamiento de sus semillas y plántulas en las parcelas de estudio me convencieron de que requieren montículos para su establecimiento en pantanos. Su dominancia en ambos bosques de terrenos elevados y en terrazas aluviales provee una entrada constante de semillas en los pantanos durante las inundaciones. Una vez los individuos se han establecido en el pantano, la disponibilidad de semillas es potenciada aun más.

*Carapa guianensis* es relativamente común en los pantanos dominados por *M. saccifera*, pero nunca fue observada dentro de los yolillales de *R. taedigera*. Esto me lleva a creer que no puede tolerar inundaciones prolongadas. Su establecimiento en montículos de *R. taedigera* es menos probable que el de *P. macroloba* debido a la intensa depredación (Myers 2013b) y a que la especie puede estar restringida a pantanos donde la microtopografía es debida a otras causas diferentes de los montículos formados por macollas de yolillo. Su existencia

en terrenos elevados debe ser el resultado de la germinación rápida de semillas perdidas.

Finalmente, *Crudia acuminata* no encaja bien en ninguna de las tres categorías al mostrar gran especificidad de hábitat. Sólo se encuentra en las riberas bajas de ríos y canales. A pesar de que la germinación, supervivencia y crecimiento fueron buenos en ambas localidades de terrenos elevados, nunca fue encontrada allí. Las semillas son carnosas y pueden no ser capaces de soportar la desecación. Nunca observé depredación de semillas. Si las semillas son tóxicas o no apetecibles su desplazamiento ladera arriba estaría restringido. Las semillas parecen estar adaptadas a la dispersión por agua de la misma manera que *P. macroloba*, pero no se encuentran en el interior de los pantanos.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo corresponde a un esfuerzo realizado hace muchos años. Agradezco a quienes me apoyaron en el diseño, identificación y trabajo de campo entonces: Joseph Tosi, Les Holdridge, Gary S. Hartshorn, Luis Diego Gómez, Luis Poveda, Becky Brown, Dennis Ojima, Larry Riopelle, and Jim Lewis. Archie Carr, Ariel Lugo, Howard Odum, Hugh Popeo y John Ewel aportaron mucha de la inspiración para realizar este proyecto. Mauricio García revisó este manuscrito y realizó importantes sugerencias para mejorarlo. Mahmood Sasa colaboró con la traducción y edición del manuscrito, apoyado por el proyecto A-7809-07 de la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica.

## RESUMEN

En los pantanos dominados por palmas, las semillas se enfrentan a sustratos anaeróbicos e inmersiones prolongadas. Algunas especies leñosas son capaces de crecer tanto en esos pantanos como en zonas no inundadas. Para estudiar el asentamiento potencial de las especies vegetales bajo diferentes condiciones realicé tres ensayos en Tortuguero: (1) Germinación de semillas de *Raphia taedigera* y *Manicaria saccifera* en pantanos y bosques de ladera, (2) Germinación de *R. taedigera* a lo largo de un gradiente

microtopográfico y (3) Germinación de semillas y crecimiento y supervivencia de plántulas de seis especies de árboles leñosos (*Dipteryx oleifera*, *Pterocarpus officinalis*, *Prioria copaifera*, *Pentaclethra macroloba*, *Carapa guianensis*, *Crudia acuminata*) y dos palmas (*R. taedigera* y *Manicaria saccifera*) para compararlas bajo condiciones de hábitat de bosque y pantano distintos. En el primer ensayo se observó que las palmas germinaban mucho antes en el bosque de ladera que en el yolillal. En el segundo, en las parcelas más secas la germinación comenzó antes que en las más húmedas. En el tercer ensayo se observó que las especies arbóreas germinaban más rápido que las palmas, y que algunas especies no toleraban las zonas inundadas (marjales o pantanos), por lo que no pueden germinar o sobrevivir en ellas. Otras especies arbóreas fueron eliminadas del bosque de ladera por la depredación. Basándonos en la presencia o ausencia de estas especies en los ambientes de estudio podemos dividirlos en: (1) especies de pantano obligadas (*R. taedigera* y *M. saccifera*), (2) intolerantes a los pantanos (*D. oleifera*), y (3) especies de pantano facultativas (*P. officinalis*, *P. copaifera*, *P. macroloba*, *C. guianensis*). *Crudia acuminata* no parece seguir ninguna de estas categorías.

**Palabras clave:** asentamiento, árboles de pantano, supervivencia de plántulas, tolerancia al hidropérito, semillas flotantes, inundación.

## REFERENCIAS

- Holdridge, L.R., W.C. Grenk, W.H. Hatheway, T. Liang & J.A. Tosi Jr. 1971. Forest environments in tropical life zones: a pilot study. Pergamon, Oxford, Inglaterra.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 501-528.
- Janzen, D.H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6: 69-103.
- Janzen, D.H. 1978. Seeding patterns of tropical trees, p. 83-128. *In* P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University, Nueva York, EE.UU.
- Myers, R.L. 2013a. Humedales dominados por palmas (Arecaceae) en el Neotrópico: Una introducción. *Rev. Biol. Trop.* 61 (Supl. 1): 5-24.
- Myers, R.L. 2013b. Remoción y dispersión de semillas en un humedal dominado por palmas (Arecaceae) en el noreste de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 61 (Supl. 1): 67-85.
- Rabinnowits, D. 1978a. Early growth of mangrove seedlings in Panama, and an hypothesis concerning the relationship of dispersal and zonation. *J. Biogeography* 5: 113-133.