

## Remoción y dispersión de semillas en un humedal dominado por palmas (Arecaceae) en el noreste de Costa Rica

Ronald L. Myers

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

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

**Abstract: Predation, removal and seed dispersal in a wetland dominated by palms (Arecaceae).** In the Tortuguero floodplains, Costa Rica, a significant number of trees such as *Carapa guianensis*, *Pentaclethra macroloba* and the palm *Manicaria saccifera* have floating seeds adapted to hydrocory, while others, such as the almendro *Dipteryx oleifera* and the raffia palm *Raphia taedigera* have heavy seeds that do not float. These species have differential distributions, and while *C. guianensis*, *P. macroloba* and *D. oleifera* also grow on slopes away from the flood, the palms *M. saccifera* and *R. taedigera* hardly occur outside the swamps, where they stand as the dominant species. To understand the differences in the micro-distribution of these tree species in waterlogged environments and differences in their seed adaptations, I did a series of experiments to compare the loss and germination of their seeds in the slope forest and in palm swamps in the region. Overall, seeds in the forest slope have higher removal rates than those in the *M. saccifera* and *R. taedigera* swamps. This last one exhibits the lowest seed loss of all three habitats. Also, differences in seed predation/removal were noticed between the two species of palms studied. Thus, seeds of *M. saccifera* disappeared rapidly, regardless of density aggregation and location in the swamp. Removal rates in *R. taedigera* seeds were low in the raffia dominated swamp, where apparently, seed losses are slightly higher in the mounds of palm clumps than in the swamp floor. These observations suggest that both: flooding and microtopography determine, directly or indirectly, the fate of tree species within these wetlands. Restrictions on seed dispersal and the slow germination confine *R. taedigera* marshes and flooded places, whereas flooding and predators mediate in the distribution of the other tree species. Rev. Biol. Trop. 61 (Suppl. 1): 67-85. Epub 2013 September 01.

**Key words:** seed loss, seed dispersal, palm-swamps, *Raphia taedigera*, *Manicaria saccifera*, yolillal, Tortuguero.

En ambientes tropicales inundados, es común que el periodo de máxima fructificación coincida con los momentos de inundación y que los tiempos de liberación de semillas concuerden con mecanismos de dispersión propios de esos entornos (Myers 1984, 2013a). Así, las diásporas de muchos árboles en varzea, igapó u otras asociaciones inundadas presentan adaptaciones morfológicas y fisiológicas que proveen flotabilidad a la semilla, lo que a su vez les permite dispersarse durante un prolongado periodo de tiempo (Kubitzki & Ziburski 1994).

De forma similar, en los bosques húmedos de la llanura de inundación de Tortuguero, en el noreste de Costa Rica, un número importante de árboles tienen semillas adaptadas para la

dispersión por agua. Algunas, como la palma real *Manicaria saccifera* (Arecaceae) y el algarrobillo *Crudia acuminata* (Caesalpiniaceae) poseen un endospermo hueco, mientras que otras como el cedro macho *Carapa guianensis* (Meliaceae), el gavilán *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae) y el ceibo de agua *Pachira aquatica* (Malvaceae) tienen endospermos poco densos que les permiten flotar. Por otro lado, existen especies como el cativo *Prioria copaifera* (Caesalpiniaceae) y el sangrío *Pterocarpus officinalis* (Papilionaceae) donde son los frutos los que flotan, lo que indirectamente incide en la dispersión de las semillas.

En esos ambientes anegados son posibles otros vectores de dispersión de semillas:



el viento (anemocoria) y animales (zoocoria) contribuyen de manera efectiva al transporte de semillas a sitios más propicios para su germinación. La inundación probablemente limita la dispersión por parte de animales terrestres y las especies de plantas que emplean zoocoria deben producir frutos suculentos dirigidos principalmente a especies arborícolas, voladoras o acuáticas (Bodmer 1991). Así, la ictiocoria es una de las más importantes formas de dispersión que emplean árboles y arbustos en los bosques inundados tropicales (Gottesberger 1978, Goulding 1980). En el Caribe de Costa Rica por ejemplo, el pez *Brycon guatemalensis* (Characidae) es común en ríos y quebradas, donde consume frutas y semillas. Esta especie es reconocida como dispersora de semillas pequeñas, aunque no logra dispersar las grandes semillas flotantes mencionadas anteriormente (Horn 1997).

En contraste con las especies cuyas semillas están adaptadas para flotar, las semillas de la palma de yolillo *Raphia taedigera* son pesadas y no flotan. Esta palma ocupa algunos de los sitios con inundaciones más profundas y continuas de la región, donde se distingue como especie dominante. Las semillas inmaduras son consumidas por monos (*Cebus capucinus* y *Ateles geoffroyi*) que muerden el extremo de la fruta y succionan el endospermo gelatinoso maduro (obs. pers.). Sin embargo, estos monos no parecen gustar de la fruta madura, por lo que no deben ser buenos agentes dispersores de ella.

Muchas especies de árboles con semillas flotantes crecen en suelos residuales en pendientes pronunciadas fuera del efecto de la inundación. Estas incluyen a *C. guianensis*, *P. copaifera*, *P. officinalis*, *Astrocaryum alatum* (Arecaceae) y *P. maculosa*. En contraste, la palma real *M. saccifera* con su semilla flotante y la palma del yolillo *R. taedigera* con su semilla pesada casi no se encuentran fuera de humedales o zonas frecuentemente inundadas.

Estas diferencias en la micro-distribución de especies florísticas en ambientes anegados y la variación en las adaptaciones de sus semillas permite generar las siguientes interrogantes:

¿Cómo algunas especies de pantano con semillas flotantes pueden colonizar sitios más elevados, mientras que otras especies están limitadas a crecer en sitios de inundación? ¿Podría ser que la condición para germinar y crecer de las especies que se limitan a ambientes inundados solo exista en esos pantanos? ¿Será posible que las semillas de esas especies carezcan de mecanismos de dispersión para llegar a zonas con menor influencia de inundación, o si lo tienen, son inmediatamente consumidas? De ser este el caso, esto implicaría que debería haber menos depredación post-dispersión en pantanos inundados que en sitios más elevados.

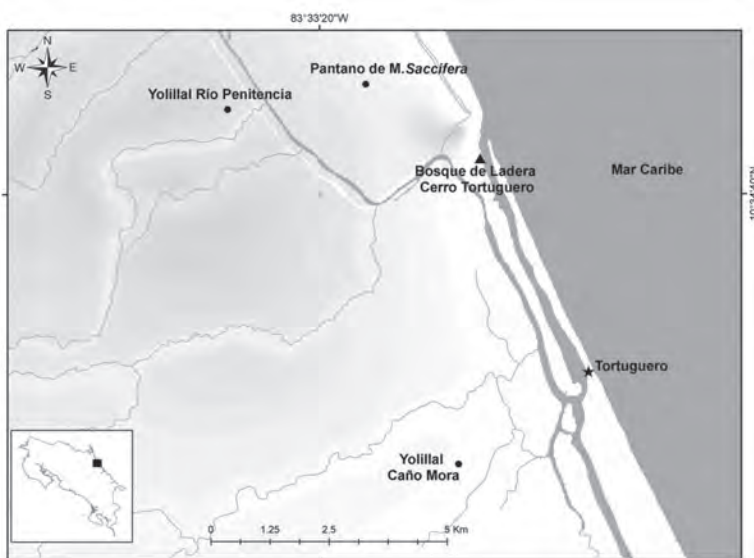
Una predicción sería entonces que especies con semillas flotantes tenderían a encontrarse en sitios más elevados porque sus semillas se acumularían en los bordes de pantanos y podrían ser transportadas por animales. La situación opuesta también podría ocurrir: especies con semillas flotantes que se distribuyen en sitios elevados podrían ser encontradas en pantanos pues sus semillas fueron dispersadas hacia ambientes con menor intensidad de depredación. En estas suposiciones, un enigma es el significado adaptativo de la semilla no flotante de *R. taedigera*.

Para proveer respuestas a algunas de estas interrogantes, a finales de los años setenta realicé una serie de experimentos sobre depredación de semillas en humedales dominados por la palma del yolillo *R. taedigera*. Los resultados de esos ensayos se presentan a continuación. En el primer experimento, se monitoreó la pérdida, la depredación y la germinación de semillas de varias especies de árboles que se encuentran en pantanos en tres tipos de ambientes (Myers 2013b). En el segundo experimento intenté evaluar si el número de semillas acumuladas en el suelo del bosque afecta su tasa de remoción. Finalmente, el tercer experimento está basado en la observación de una mayor tasa de depredación de semillas en la base de montículos de macollas de *R. taedigera* en el humedal, por lo que trata de determinar si existen diferencias en la remoción de semillas de *R. taedigera* y *M. saccifera* sobre “montículos naturales” en comparación con otros sitios en el pantano.

## MATERIALES Y MÉTODOS

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

1. *Bosque de ladera del Cerro Tortuguero:* Consiste en una pequeña ladera (~50m elevación) al norte 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.
2. *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 por río Penitencia, los Cerros del Coronel, Laguna Samay y la franja de la costa Caribe. El humedal es alimentado
3. *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, que lo bordea. 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. Debido a la carga sedimentaria del río, el humedal presenta áreas más elevadas donde se han depositado materiales que actúan como diques naturales. La vegetación del humedal es predominantemente *R. taedigera*, aunque algunas especies leñosas como



**Fig. 1.** Sitios de estudio en las llanuras de inundación Tortuguero, noreste de Costa Rica.

**Fig. 1.** Study sites in the Tortuguero floodplains, northeastern Costa Rica.

*P. macroloba* y *P. copaifera* pueden ser observadas con facilidad. Los suelos son arcillas aluviales bajas en materia orgánica. El humedal usualmente permanece inundado o anegado.

4. *Pantano de yolillo de Caño Mora*: Este es un pequeño humedal alimentado principalmente por una quebrada entre las coordenadas (10°31'44.96" N, 83°31'17.92" W y 10°31'41.03" N, 83°31'19.22" W). La quebrada se origina en la cuenca superior de las planicies de inundación y tiene cargas moderadas de sedimentos. El humedal 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. macroloba*.

#### **Experimento 1. Diferencias de hábitat en la depredación y remoción de semillas:**

En los tres primeros sitios de estudio (bosque de ladera, pantano de *M. saccifera* y pantano o yolillal de *R. taedigera* en Río Penitencia) se marcaron dos parcelas colocando diez estacas a intervalos de 4m en la periferia de un rectángulo de 4x20m. Debido a los altos niveles de agua en el yolillal, las parcelas a lo largo del Río Penitencia se colocaron sobre la ladera inferior del dique natural del río donde la inundación no era tan severa. Las semillas de las siguientes especies fueron recolocadas en grupos alrededor de cada estaca: (1) *C. guianensis*, (2) *M. saccifera*, (3) *D. oleifera* (= *Dipteryx panamensis*), (4) *P. macroloba* y (5) *R. taedigera*. Con la excepción de *R. taedigera* y *C. guianensis*, se colocaron diez semillas de cada especie en cada una de las 10 estacas de las dos parcelas. En el caso de *R. taedigera* se colocaron en cada estaca diez semillas con el fruto intacto y diez semillas sin fruto. Debido a la escasez de semillas de *C. guianensis* utilicé semillas de esta especie para solo una de las dos parcelas en cada uno de los tipos de hábitat.

Se observó la pérdida, daño y germinación de las semillas, así como la supervivencia de las plántulas durante un año. En la primera semana, las observaciones se realizaron

diariamente; desde el día ocho hasta el 200 se realizaron cada diez días y durante el resto del año se hicieron a intervalos irregulares. Cuando los sitios de pantano se inundaron, no fue posible realizar las observaciones, por lo que se atrasaron hasta la primera oportunidad siguiendo el procedimiento de intervalos de diez días.

#### **Experimento 2. Relaciones entre pérdida de semillas y su agregación:**

Se estableció este ensayo para determinar si la agregación de semillas en grupos conduce a una mayor pérdida de semillas al permitir que los depredadores vuelvan a un cúmulo conocido hasta que el suministro se agote. Para ello, en el bosque de ladera en Cerro Tortuguero se estableció una cuadrícula de 50x100m usando 66 estacas colocadas a 10m de distancia. Las estacas fueron seleccionadas al azar y las semillas de *M. saccifera* se colocaron en la base de cada estaca en las siguientes agrupaciones: 50 estacas recibieron dos semillas cada una, diez estacas recibieron diez semillas, cuatro estacas 25 semillas y dos estacas 50 semillas. Las semillas fueron contadas cada día durante los siguientes tres días y cada tres o cuatro días a partir de entonces hasta que todas las semillas habían desaparecido.

#### **Experimento 3. Pérdida de semillas de los montículos:**

En el yolillal de Caño Mora y en el marjal herbáceo adyacente se monitoreó la depredación y pérdida de semillas de *M. saccifera* y *R. taedigera* bajo diferentes condiciones microtopográficas. En el yolillal, 20 semillas de *M. saccifera* y 20 semillas con el fruto intacto de *R. taedigera* se colocaron juntas en: (1) el montículo natural que forma la base de las macollas de *R. taedigera*, (2) montículos artificiales construidos con tierra del pantano y hojas de palmera y equidistantes entre las macollas de *R. taedigera* y (3) el suelo del bosque del pantano. Se realizaron cinco réplicas de cada tratamiento. En el marjal herbáceo adyacente al yolillal, se construyeron cinco montículos, a 15m de distancia, usando el suelo y la vegetación del marjal. Veinte semillas de *M. saccifera* y 20 semillas con el fruto intacto

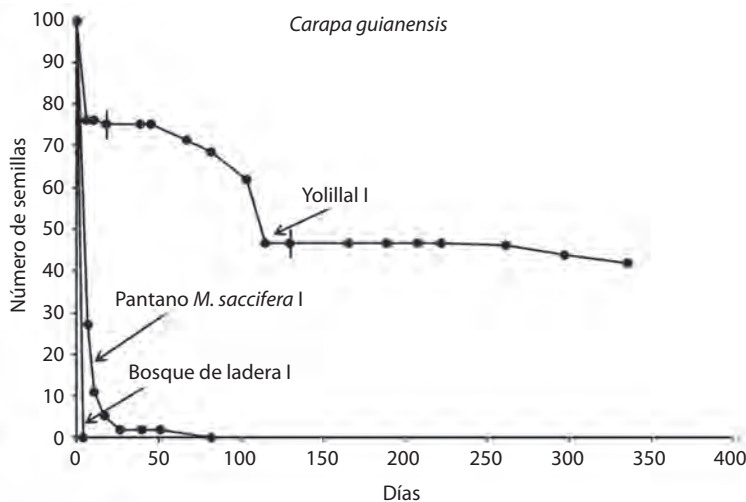
de *R. taedigera* fueron colocadas en cada montículo y otras tantas sobre el suelo inalterado del marjal, adyacente a cada montículo. Los dos lugares se revisaron tras uno, cinco, ocho, 14, 24, 28, 54 y 70 días y durante cada visita, se registró el número de semillas que quedaban y los daños aparentes de las semillas.

## RESULTADOS

**Experimento 1. Efecto de sitio en la remoción y depredación de semillas:** La desaparición de semillas de cada especie en cada una de las parcelas y hábitats se muestra de la figura 2 a la 6. En todos los hábitats el orden de remoción de semillas fue similar, se atribuyó principalmente a mamíferos terrestres debido a las huellas encontradas. Las semillas de *C. guianensis* y *M. saccifera* desaparecieron primero, seguidas por las de *D. oleifera*, *P. macroloba* y por último *R. taedigera*. La tasa de pérdida de cada especie fue generalmente mayor en el bosque de ladera, seguido por el pantano de *M. saccifera* mientras que el yolillal mostró la menor tasa de pérdida. Ahora bien, la pérdida de semillas implica no sólo la

depredación de semillas sino además su traslado a otros sitios por parte de los dispersores. En el caso del bosque de ladera, las pérdidas observadas se deben a la destrucción o remoción de semillas por animales, o en algunos casos, a que las semillas se pudrieron *in situ*. En los otros dos hábitats, el pantano de *M. saccifera* y el yolillal de *R. taedigera*, la pérdida de semillas podría atribuirse tanto a la dispersión de semillas flotantes en el agua durante las inundaciones como al enterramiento de las semillas pesadas en el fango. Por lo tanto, es probable que la remoción o destrucción de semillas por depredadores en los pantanos sea menor a la registrada en este experimento.

*Carapa guianensis*: En el bosque de ladera las semillas de *C. guianensis* desaparecían casi de inmediato (Fig. 2). La pérdida era también rápida y completa en el pantano de *M. saccifera*, aunque parte de esa reducción puede atribuirse a las inundaciones. En el yolillal había alguna pérdida inicial debida a las inundaciones (el dique se inundó inmediatamente después de que las semillas se colocaron en su lugar), pero la mayoría de las semillas quedaron atrapadas en la maraña de escombros y



**Fig. 2.** Pérdida de semillas de *Carapa guianensis* en los tres tipos de hábitat. La primera línea vertical a lo largo de un periodo de tiempo indica el primer día de germinación observado. La segunda línea vertical indica sólo plántulas que permanecieron en la parcela a partir de ese momento.

**Fig. 2.** *Carapa guianensis* seed loss in three habitat types. The first vertical line along a time course indicates the day germination was first observed. The second vertical line indicates that only seedlings remained on the plot.

hojas de palmeras muertas. Durante el transcurso del estudio el yolillal se inundó 14 veces. Algunas germinaciones ocurrían en el yolillal en menos de 20 días y después de 130 días sólo quedaban las plántulas (Myers 2013b). A final del año, un 45% de las semillas germinaron y un 40% de las semillas se convirtieron en plántulas establecidas.

*Manicaria saccifera*: En el bosque de ladera las semillas de *M. saccifera* desaparecían casi inmediatamente (Fig. 3). En el pantano de *M. saccifera* hubo pérdidas considerables debido a las inundaciones. Antes de que todas las semillas del pantano desaparecieran no germinó ninguna en la parcela I y sólo germinaron el 2% de las semillas de la parcela II. Entre los días 100 y 175 todas las semillas de esos sitios habían desaparecido. En dos ocasiones, manadas de saíno (*Tayassu tajacu*) pasaron a través de la parcela II del pantano de *M. saccifera*, pero no encontré evidencias de que estos mamíferos consumieran o dañaran las semillas. En el yolillal algunas semillas de *M. saccifera* permanecieron en ambas parcelas durante todo el periodo de estudio. Una considerable pérdida por inundaciones se registró en la parcela II. La germinación se produjo en la parcela I en unos 45 días. Al final del estudio

había diez plántulas establecidas y 25 semillas en esta parcela I. Sólo una semilla germinó en la parcela II.

*Pentaclethra macroloba*: Esta especie fue el árbol más común en los tres sitios: con abundancias relativas de 4.2% en el yolillal, 6.2% en el pantano de *M. saccifera* y 7.7% en el bosque de ladera. La pérdida de semillas de *P. macroloba* fue más rápida en las parcelas del pantano de *M. saccifera* (Fig. 4), con casi una desaparición total antes de 50 días, aunque parte de esa pérdida deba atribuirse a la inundación. No se observó germinación en este hábitat. Similarmente, la inundación posiblemente causó una pérdida inicial de semillas de esta especie en el yolillal de *R. taedigera* aunque en ambas parcelas se observó germinación de semillas y el establecimiento de plántulas. Diferencias en la germinación de semillas entre ambas parcelas fue anotada: en la parcela I, 38% de las semillas de *P. macroloba* germinaron y 15% se establecieron como plántulas al final del estudio. En la parcela II, 32% germinó pero solo 9% logró establecerse como plántulas. Además, las plántulas de la parcela I fueron más altas y vigorosas. Estas diferencias pueden explicarse por las diferencias en hidroperiodo entre las dos parcelas.

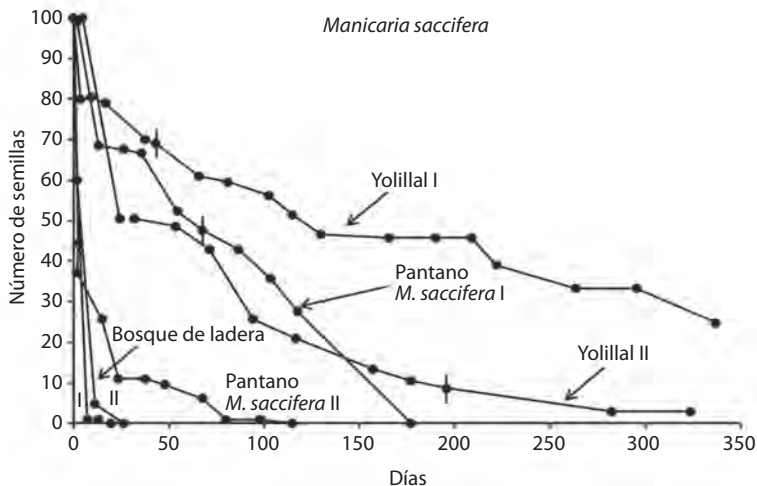
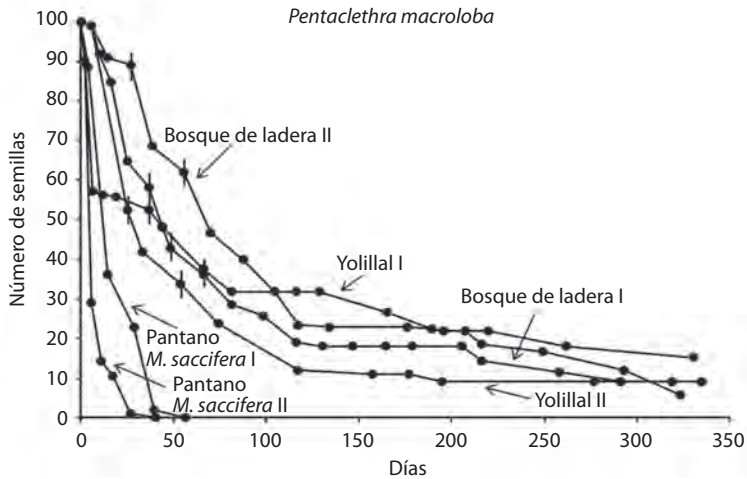


Fig. 3. Pérdida de semillas de *Manicaria saccifera* en parcelas separadas (I y II) en tres tipos de hábitat. La línea vertical indica el primer día de germinación observado. Había semillas no germinadas al final del estudio.

Fig. 3. *Manicaria saccifera* seeds loss on separate plots (I and II) in three habitat types. The vertical line indicates the day germination was first observed. Ungerminated seeds were present at the end of the study.



**Fig. 4.** Pérdida de semillas de *Pentaclethra macroloba* en parcelas separadas (I y II) en tres tipos de hábitat. La primera línea vertical a lo largo de un periodo de tiempo indica el primer día de germinación observado. La segunda línea vertical indica sólo las plántulas que permanecieron en la parcela. No se produjo germinación en el pantano de *M. saccifera*.  
**Fig. 4.** *Pentaclethra macroloba* seed loss on separate plots (I and II) in three habitat types. The first vertical line along time course indicates the day that germination was first observed. The second vertical line indicates that only seedlings remained on the plot. No germination occurred in the *M. saccifera* swamp.

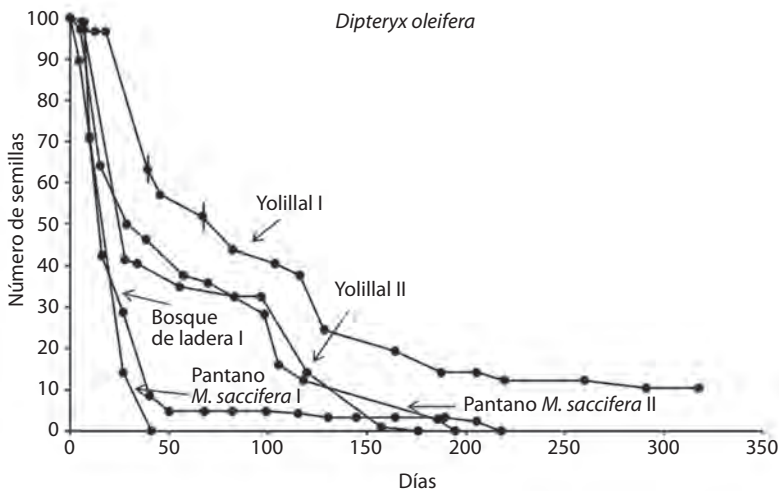
En el bosque de ladera, las semillas de *P. macroloba* germinaron en 25 días: 46% en la parcela I y 62% en la parcela II. La mortalidad de estas semillas fue alta, solo un 10% sobrevivió al final del estudio, posiblemente debido a la limitación de luz en el suelo del bosque. Las plántulas resultantes no fueron vigorosas y posiblemente no hubiesen sobrevivido mucho más tiempo. En el suelo del bosque de ladera las semillas de *P. macroloba* diseminadas naturalmente fueron abundantes y se observaron muchas plántulas, pero muy pocas de ellas excedieron los 40cm de altura.

*Dipteryx oleifera*: La figura 5 muestra la pérdida de semillas de *D. oleifera* en los tres tipos de hábitat. Los datos de la parcela II en el bosque de ladera fueron descartados debido a que tras varios meses se observó muy poca pérdida y ninguna germinación. Un examen de las semillas resultó en que la gran mayoría se habían podrido. Fue imposible determinar cuando fueron destruidas las semillas. En la parcela I del bosque de ladera, el 95% de las semillas fueron destruidas a los 50 días. Finalmente todas se perdieron y no se registró

germinación. La semilla de *D. oleifera* está encerrada en un endocarpo grueso y duro y parece casi inmune a la depredación hasta que el endocarpo se divide a lo largo de sus suturas longitudinales. Cuando esto sucedió en el bosque de ladera, las semillas fueron inmediatamente consumidas y las dos mitades del endocarpo quedaron esparcidas por el suelo. Sólo unas pocas de las semillas fueron retiradas de su sitio antes de que el endocarpo se abriera.

En el pantano de *M. saccifera* no se registró germinación de semillas de *D. oleifera*. En la parcela I las semillas desaparecieron rápidamente y solo unas pocas se pudieron contar por sus endocarpos desechados. En la parcela II, tras una rápida pérdida de semillas inicial se produjo una disminución constante en el número de semillas. Algunas se observaron hundirse en el fango blando. Tras 200 días no quedaba ninguna.

La pérdida de semillas en la parcela II del yolillal siguió un patrón similar, con solo un 3% de germinación registrada y ninguna plántula sobrevivió. Parte de las pérdidas eran debidas a que se hundieron en el sustrato



**Fig. 5.** Pérdida de semillas de *Dipteryx oleifera* en parcelas separadas (I y II) en tres tipos de hábitat. En la parcela I del yolillal, la primera línea vertical indica el primer día de germinación observado. La segunda línea vertical indica sólo las plántulas que permanecieron en la parcela. No hubo germinación en el resto de parcelas.

**Fig. 5.** *Dipteryx oleifera* seed loss on separate plots (I and II) in three habitat types. In plot I of the *R. taedigera* swamp or yolillal, the first vertical line indicates the day that germination was first observed. The second vertical line indicates that only seedlings remained on the plot. There was no germination in the other plots.

blando y luego fueron enterradas aún más por nuevos depósitos de sedimentos del río. En la parcela I, el 25% de las semillas germinaron, la mayoría en 45 días. Al final del año el 11% se establecieron como plántulas.

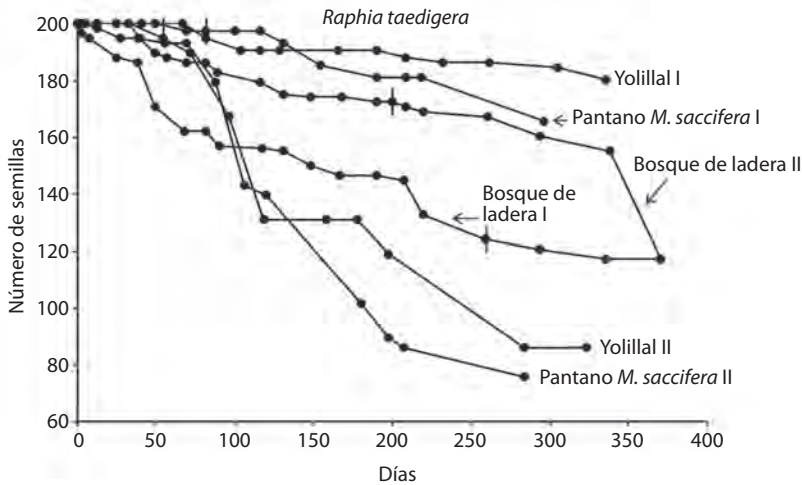
*Raphia taedigera*: La tasa de pérdida de semillas con y sin fruto no fue notablemente diferente, aunque la eliminación parcial a completa del fruto era común. Esta regularidad se produjo en el bosque de ladera. Cuando la fruta era eliminada por completo ya no era posible diferenciar los dos grupos. De este modo, las pérdidas se muestran en la figura 6 que incluye los valores de ambos grupos.

En el bosque de ladera la desaparición de semillas fue gradual. Sin embargo, más del 60% de las semillas permanecían en las parcelas tras un año. La germinación no se produjo sino hasta el octavo mes. Cada semilla germinada estaba todavía parcialmente o totalmente encerrada en su fruto. Al parecer, la descomposición de la parte carnosa del fruto dentro del exocarpo duro y escamoso actuó como un mantillo que mantuvo a la semilla lo suficientemente húmeda para que germinara, debido a

que las semillas de *R. taedigera* expuestas suelen resecarse y perder su viabilidad (obs. pers.). No es claro si ese fue el destino de las semillas en el bosque de ladera, pero posiblemente la germinación habría sido mucho más elevada si las semillas hubiesen sido parcialmente enterradas en el suelo. Así, sólo el 2.5% de las semillas germinaron en la parcela I y el 5.5% en la parcela II.

Las mayores pérdidas de semillas de *R. taedigera* se produjeron en la parcela II del yolillal y en la parcela II del pantano de *M. saccifera*. La semilla pesada de *R. taedigera* no es transportada por el agua durante las inundaciones y en estas dos parcelas muchas de las semillas se hundieron poco a poco en el sustrato. Las condiciones del suelo eran más firmes en las otras dos parcelas de los pantanos. Así, en la parcela I del pantano de *M. saccifera*, el 80% de las semillas estaban todavía presentes al final del año, con una germinación del 2% en ese mismo sitio. No se registró germinación durante el transcurso del año en la parcela II, pero esta parcela fue revisada un mes después y se contaron 23 plántulas de *R. taedigera*. Muchas de





**Fig. 6.** Pérdida de semillas de *Raphia taedigera* en parcelas separadas (I y II) en tres tipos de hábitat. La primera línea vertical a lo largo de un periodo de tiempo indica el primer día de germinación observado. La segunda línea vertical indica que sólo plántulas permanecieron en la parcela.

**Fig. 6.** *Raphia taedigera* seed loss on separate plots (I and II) in three habitat types. The first vertical line along a time course indicates the day germination was first observed. The second vertical line indicates that only seedlings remained on the plot.

estas plántulas probablemente salieron de semillas que se habían enterrado y perdido durante el transcurso del estudio. Es probable que una germinación considerablemente mayor de *R. taedigera* pudo haber ocurrido tras el periodo de estudio en todos los lugares.

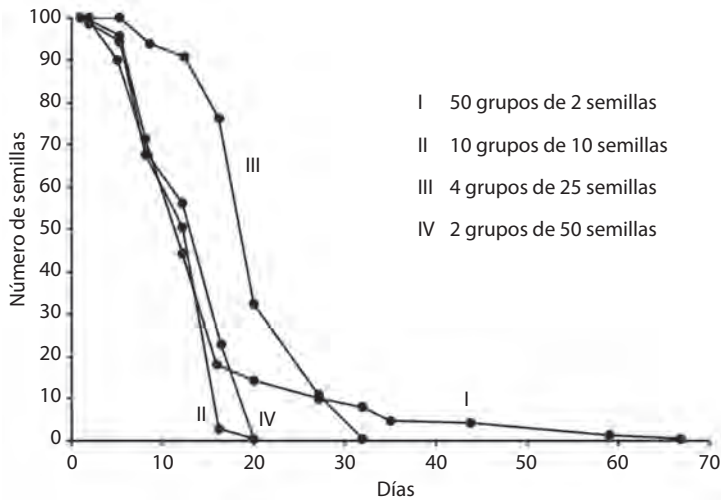
En la parcela I del yolillal, el 90% de las semillas todavía estaban presentes al final del estudio. La germinación fue del 8% y la mitad de las plántulas estaban vivas al final del año. En la parcela II, el 8% germinaron y todas sobrevivieron.

**Experimento 2. Relación entre pérdida de semillas y agregación:** Independiente de su densidad de agregación, las semillas de *M. saccifera* desaparecen muy rápidamente (Fig. 7). Los grupos de diez semillas y los grupos de 50 desaparecieron totalmente en 20 días; los grupos de 25 habían desaparecido en unos 30 días; y las semillas de sólo uno de los grupos de dos se salvaron por más de 60 días. En 15 de los 50 cúmulos de dos semillas ambas semillas se perdieron desde la primera observación, mientras que en sólo uno de los diez cúmulos de diez semillas todas ellas fueron removidas

durante un periodo de observación de 3-4 días. En ningún caso fueron eliminadas todas las semillas durante un periodo de observación en cualquiera de los grupos de 25 o 50, pero en un periodo de tres días, 27 semillas se perdieron de un grupo de 50. Las pérdidas en todas las combinaciones fueron rápidas. Al final de cada periodo de observación, se encontró que entre los días 12 y 20 había significativamente más semillas en los montones de 25 ( $p < 0.05$ ) que en las otras agrupaciones. Después de 32 días estas diferencias desaparecieron y había significativamente un mayor número de semillas que permanecieron en los grupos de dos.

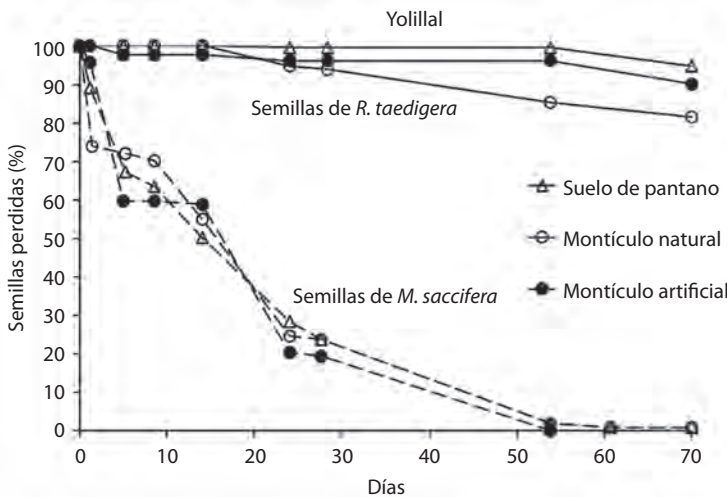
### Experimento 3. Pérdida de semillas desde los montículos:

*Yolillal:* Las pérdidas de semillas de *M. saccifera* y *R. taedigera* en montículos naturales en la base de palmas de yolillo, montículos artificiales y en el suelo del pantano se muestran en la figura 8. Muy pocas semillas de *R. taedigera* desaparecieron en cualquiera de los sitios. La pérdida de semillas en los montículos naturales en la base de las macollas fue un 9% mayor que en los montículos artificiales y un



**Fig. 7.** Remoción de semillas de *M. saccifera* en el bosque de ladera en función de la densidad de agregación de las semillas en el suelo del bosque.

**Fig. 7.** *M. saccifera* seed removal in the slope forest as a function of the aggregation density of the seeds on the forest floor.



**Fig. 8.** Pérdida de semillas de *M. saccifera* y *R. taedigera* en montículos naturales (base de palmeras), en montículos artificiales y en el suelo del pantano Caño Mora.

**Fig. 8.** *M. saccifera* and *R. taedigera* seed loss on natural mounds, on artificial mounds, and on the swamp forest floor in the Caño Mora *R. taedigera* swamp.

14% mayor que en el suelo del pantano, pero estas diferencias no fueron estadísticamente significativas ( $0.05 < p < 0.10$ ). Sólo el 10% de las semillas de *R. taedigera* se perdieron durante el periodo de 90 días. El daño de los frutos fue mayor en la base en los montículos naturales en la base de la palma. La remoción

parcial y/o completa del fruto ocurrió en el 9% de los frutos en los montículos naturales, el 1% de esos en el suelo de los pantanos y ninguno en los montículos artificiales.

Las semillas de *Manicaria* desaparecieron regularmente de las tres ubicaciones en el yollilal. A los 30 días se removió cerca del

80% de las semillas; solo una permaneció hasta el día 70.

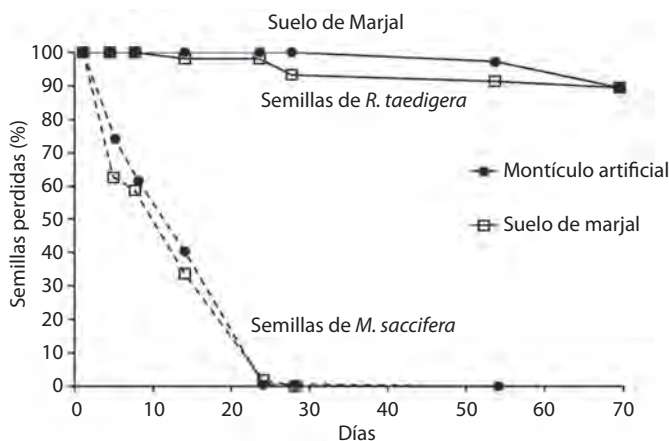
**Marjal herbáceo:** En el marjal herbáceo adyacente al yolillal de Caño Mora, la pérdida de semillas de *R. taedigera* mostró la misma tendencia que dentro del yolillal: durante el periodo de 70 días sólo el 9% de las semillas ubicadas en montículos artificiales o en el suelo del marjal desaparecieron (Fig. 9). El daño de los frutos era del 1% en los montículos y del 6% en el suelo del marjal. En cambio, las tasas de pérdida de semillas de palma real *M. saccifera* en los montículos y en el suelo del marjal fueron casi idénticos y la pérdida registrada fue mayor que en los tratamientos dentro del yolillal (Fig. 9). Tras 28 días solo una semilla permanecía en su sitio y después del día 54, no quedaba ninguna.

## DISCUSIÓN

**Semillas flotantes:** Tres de las cinco especies estudiadas (*C. guianensis*, *M. saccifera* y *P. maculosa*) tienen semillas que flotan, pero solo *M. saccifera* está limitada a los pantanos. La distribución de estas especies y el comportamiento de sus semillas sugiere que: (1) la remoción de semillas es mayor en el bosque de

ladera, (2) las inundaciones diseminan las semillas hacia micro-hábitats aislados en los pantanos, donde la presión de depredación podría ser menor, (3) las tres especies leñosas tienen la capacidad de moverse por otros medios (dispersores de semillas?) aparte del flujo de agua, lo que podría facilitar su propagación en los bosques de ladera, con menor influencia de la inundación, (4) algunas de las especies del pantano (por ejemplo, *M. saccifera*) no logran establecerse en los bosques de ladera.

**Carapa guianensis:** No se encontró *C. guianensis* en el bosque de ladera de Cerro Tortuguero, pero es común en bosques similares de la región. Holdridge *et al.* (1971) la citan como frecuente en los Cerros de Coronel al norte de Tortuguero y la describen como la especie dominante (5.4% de los individuos y el 11.4% del área basal) en un lugar de terreno montañoso del Bosque Tropical Húmedo cerca de la base de la Cordillera Central. Hartshorn (1978) reportó una abundancia relativa del 11% (31 árboles/ha) en el ondulado terreno aluvial de la Estación Biológica La Selva, una localidad relativamente cercana y en la misma zona de vida que el sitio de estudio. En el pantano de *M. saccifera*, *C. guianensis* representa el 2.5% de los individuos. Holdridge *et al.* (1971)



**Fig. 9.** Pérdida de semillas de *M. saccifera* y *R. taedigera* en montículos artificiales y en el suelo del marjal herbáceo adyacente al yolillal de Caño Mora.

**Fig. 9.** *Manicaria saccifera* and *R. taedigera* seed loss on artificial mounds and on the herbaceous marsh soil in Caño Mora.

identificaron como esa especie al 4.2% de las plantas en un pantano similar cerca de la base de los Cerros de Coronel.

Rara vez *C. guianensis* se encuentra dentro de los pantanos donde domina *R. taedigera* y no se encuentra en el dique del Río Penitencia. Pero sí puede observarse aguas arriba en un afluente del Río Penitencia y también en el dique de un pequeño arroyo que se origina en el mismo pantano. Debido a que *C. guianensis* es valorada como madera de construcción y para la elaboración de canoas, los árboles de fácil acceso del dique del Río Penitencia posiblemente hayan sido talados. Sin embargo, esto no explica la ausencia de plántulas o árboles jóvenes, especialmente porque: (1) las fuentes de semillas están muy cerca, (2) las semillas germinan fácilmente en el dique y (3) la depredación de semillas es baja en ese humedal.

La caída de las semillas de *C. guianensis* no es estacional ni sincrónica, por lo que los depredadores pueden disponer de ese recurso. Uno de los mayores depredadores de semillas de *C. guianensis* en la Estación Biológica La Selva y en los bosques húmedos del noreste de Costa Rica es la rata espinosa *Heteromys desmarestianus*. Además, otros depredadores de semillas importantes como el tepezquintle *Agouti paca* y la guatusa *Dasyprocta punctata*, están presentes en el bosque de ladera de Tortuguero (obs. pers.), aunque dispersión de semillas por este último roedor ha sido documentada por Morris (1962) y Smythe (1970).

Las semillas de *C. guianensis* germinaron en menos de 20 días en la parcela del yolillal. En las parcelas de germinación que se establecieron en el bosque de ladera, las semillas enterradas germinaron en 47 días. La rápida pérdida de semillas de *C. guianensis* en el bosque de ladera no significó que las semillas fueran consumidas o destruidas. Para una dispersión exitosa, muchos árboles de semilla grande dependen de la pequeña proporción de semillas perdidas en el transporte por parte de depredadores (Grime 1979). La rápida germinación de las semillas “perdidas” o enterradas aumentaría enormemente sus posibilidades de supervivencia reduciendo el tiempo en que

son vulnerables a la depredación. En La Selva, Hartshorn (com. pers.) observó la germinación de las semillas de *C. guianensis* que tenían el endospermo parcialmente consumido.

Por otro lado, la considerable germinación de semillas de *C. guianensis* en el yolillal puede ser atribuida a la escasez de depredadores de semillas, aunque la reducción observada en el número de semillas posiblemente fue resultado de las inundaciones que afectaron ese ambiente durante el estudio. En esos ambientes, las frecuentes inundaciones y los altos niveles del agua pueden limitar los movimientos de animales, incluyendo depredadores de semillas. Así, a pesar de que huellas de mamíferos consumidores de semillas eran comunes en los sedimentos recién depositados a lo largo de su orilla, el río Penitencia es conocido por su poca caza. La ausencia de recursos en el pantano monoespecífico cercano podría además limitar la diversidad y densidad de depredadores de semillas en ese sitio. Por otro lado, en el pantano de *M. saccifera* la mayor diversidad de hábitat y la gran diversidad de fuentes de alimento podrían mediar en el mantenimiento de una mayor población de depredadores de semillas, lo que explicaría la rápida pérdida de las semillas de *C. guianensis* en este hábitat.

*Manicaria saccifera*: Las palmas de *M. saccifera* son muy escasas en el yolillal del Río Penitencia, dominantes en el pantano de *M. saccifera* y ausentes en el bosque de ladera. Donde las palmas son abundantes, las semillas y las plántulas son ubicuas. La producción de semillas de *M. saccifera* se da a lo largo del año, por lo que durante y después de las inundaciones las semillas son abundantes en los ríos, canales, lagunas y hasta en las playas (obs. pers.).

Los habitantes de Tortuguero afirman que las semillas de *M. saccifera* son una importante fuente de alimento para los saínos y que grandes manadas de ellos son comunes en el pantano de *M. saccifera*. Posiblemente por ello, esta área es popular para la caza. Sin embargo, durante mis experimentos no encontré ninguna evidencia de que los saínos removieran ni

consumieran los grupos de semillas de *M. saccifera*. Sospecho que las semillas por sí mismas son demasiado duras para ser abiertas por los saínos que, en cambio, consumen el haustorio (cotiledón) blanco y esponjoso que transfiere los nutrientes del endosperma a la plántula joven conforme esta se desarrolla.

La remoción inmediata de las semillas de *M. saccifera* y *C. guianensis* de las parcelas del bosque de ladera sugiere que puede haber un movimiento significativo de ambas especies desde la periferia del pantano hacia la ladera. Esto debe ser particularmente cierto para *M. saccifera*, debido a que sus abundantes semillas están continuamente disponibles en los márgenes de los pantanos. El hecho de que *C. guianensis* es un componente de algunos bosques de ladera y *M. saccifera* no lo es, implica condiciones adversas para esta última en la parte más externa de los pantanos. En apoyo a esta hipótesis, durante mis ensayos encontré que las semillas enterradas de *M. saccifera* germinan en el bosque de ladera, pero la depredación de las semillas y plántulas es muy alta (obs. pers.). Las parcelas de germinación fueron continuamente escavadas y tras la germinación de las semillas, los animales cortaron las plántulas y arrastraron el resto de las semillas.

Unas pocas semillas de *M. saccifera* germinaron en las parcelas del yolillal de *R. taedigera* en 50 días, pero la edad de las semillas en el momento de recolección no era conocida. Braun (1968) señaló que las semillas de *M. saccifera* cultivadas germinan en 115-130 días. En las parcelas de germinación del bosque de ladera, registré germinación tras 213 días. El largo tiempo de germinación y el lento crecimiento de las plántulas de *M. saccifera* mientras aún están unidas a un apetecible cotiledón, prolonga la exposición a la depredación (quizás más de un año). Aunque una semilla estuviera a punto de germinar cuando es transportada ladera arriba, todavía sería vulnerable durante un periodo considerable. Las grandes semillas son fácilmente localizables en el bosque de ladera a pesar de su densidad y las plántulas actuarían como “banderas”, señalando la ubicación de depósitos perdidos o semillas dispersas. Las

semillas expuestas de *M. saccifera* se resecan rápidamente, por lo que posiblemente las semillas parcialmente consumidas no sean viables.

Similar a lo observado en *C. guianensis*, la ausencia de depredación significativa de las semillas de *M. saccifera* en el yolillal del Río Penitencia sugiere una menor abundancia de depredadores/dispersores en este hábitat. Sin embargo, este no fue el caso en los montículos y en el suelo del bosque de yolillo de Caño Mora, ni en el pantano herbáceo adyacente. Ahí las semillas desaparecieron rápidamente, pero no tan rápido como en el bosque de ladera. El yolillal de Caño Mora es menor que el de Río Penitencia, es más diverso, tiene un sotobosque más espeso y no se inunda tan frecuentemente, por lo que debe de haber mayor abundancia y movilidad de depredadores.

*Pentaclethra macroloba*: Este es probablemente el árbol de dosel más común en las tierras bajas del Atlántico de Costa Rica, con altas abundancias relativas en suelos residuales en los Cerros de Coronel y yolillales aledaños (Holdridge *et al.* 1971). Aunque las semillas de *P. macroloba* son producidas todo el año, Hartshorn (1972) informó de varios periodos donde la fructificación es mayor. Las semillas son dispersadas por dehiscencia explosiva. Cuando las semillas caen al agua flotan, pero solo pueden aguantar cortos periodos de inmersión antes de pudrirse; mientras que las semillas expuestas se resecan rápidamente y mueren. Las semillas son extremadamente venenosas y la gran mayoría de roedores e insectos las evitan (Janzen 1974). Las plántulas, cuya vida es relativamente corta, se distribuyeron por todo el bosque todo el tiempo y usualmente están presentes y son capaces de responder cuando se abre un claro en el dosel.

Las semillas de *P. macroloba* fueron eliminadas aproximadamente con la misma tasa en el bosque de ladera y en el yolillal. La germinación tuvo lugar entre los días 35 y 55. Las semillas flotan y gran parte de la pérdida inicial en los dos bosques pantanosos fue atribuida a la inundación más que a la depredación. En el

pantano de *M. saccifera* la razón de la completa pérdida de semillas es desconocida.

Aunque *P. macroloba* es el árbol más abundante en ambos tipos de bosque pantanoso no parece estar particularmente adaptado a los suelos inundados. De hecho en suelos anegados desarrolla un sistema de raíces superficiales y está expuesto a ser derribado por el viento. Probablemente su abundancia en los pantanos es debida a que sus semillas flotantes colonizan los montículos. La ausencia de depredación en las semillas favorecería su éxito en los montículos sobre otras especies flotantes como *C. guianensis* o *M. saccifera*.

**Semillas no flotantes:** Las dos especies estudiadas que tienen semillas grandes, pesadas y que no flotan (*D. oleifera* y *R. taedigera*) tienen distribuciones marcadamente diferentes en los bosques y pantanos de Tortuguero. Las diferencias observadas en la susceptibilidad de sus semillas a la depredación pueden explicar solo parcialmente esas distribuciones.

*Dipteryx oleifera:* En Tortuguero, *D. oleifera* se encuentra exclusivamente en terrazas aluviales bordeando ríos y lagunas, donde el nivel freático está frecuentemente cerca de la superficie pero los suelos raramente se inundan. La especie no fue encontrada en ninguno de los tres hábitats donde se llevó a cabo el experimento de depredación. Tampoco Holdridge *et al.* (1971) la reportaron en los Cerros de Coronel. En La Selva, Hartshorn (1978) registró 1.8 individuos por hectárea en una vieja meseta aluvial, pero en esa localidad la especie no está presente en los bosques pantanosos y suelos residuales.

*D. oleifera* es un árbol grande, caducifolio que pierde sus frutos monospermos en marzo o abril, coincidiendo con la época seca en el área de Tortuguero. El delgado y carnoso ectocarpo y el mesocarpo son usualmente consumidos en el suelo, dejando la semilla encerrada en el duro endocarpo. Los monos cara blanca *C. capucinus*, monos araña *A. geoffroyi* y monos aulladores *Alouatta palliata* consumen parte del mesocarpo y descartan el resto

(Oppenheimer 1968). La estrategia seguida por *D. oleifera* para enfrentar la depredación de semillas es la producción masiva y asegurar así la dispersión de unas cuantas de ellas. En parcelas de germinación en el bosque de ladera, las semillas enterradas germinaron en 46 días. *Dipteryx oleifera* está ausente en los pantanos debido a que no pueden alcanzar microhábitats adecuados. Su éxito en el dique del yolillal sugiere de nuevo la ausencia de depredación en ese ambiente.

*Raphia taedigera:* Como se ha mencionado, *R. taedigera* domina el yolillal. En cambio, en el pantano de *M. saccifera* aparece como individuos aislados, aunque hay agregaciones de yolillo en las depresiones del pantano. La palma de yolillo es común en los diques en la parte baja del río y aparece como una franja a lo largo de las lagunas, pero no se encuentra fuera de los pantanos.

Las semillas de *R. taedigera* son producidas durante todo el año de forma abundante (Myers 1984, Myers 2013a). Una vez maduros los frutos caen en la base de la palma parental, y se degradan pronto tras su caída. Las semillas permanecen intactas hasta que se produce la germinación. Es en ese momento cuando se puede producir la depredación del embrión. Así, en semillas de *R. taedigera* diseminadas de forma natural en los montículos del pantano, se observó evidencia de daño durante el estudio, que fue atribuido a roedores. Lo que queda de la semilla eventualmente se pudre. Las semillas que caen más allá de la base de las macollas, las que ruedan fuera del montículo y aquellas que acaban incrustadas en la hojarasca suelen ser las que se salvan.

Excepto por la depredación que se da en la base de las macollas de *R. taedigera* (montículo natural), el fruto y la semilla de esta palma no deben ser uno de los alimentos preferidos por los depredadores. En los tres hábitats estudiados, muchos (pero no todos) los frutos fueron parcialmente devorados; prácticamente ninguna semilla fue apartada o removida de ninguna de las parcelas. La semilla de *R. taedigera*

posiblemente sea demasiado dura para ser consumida por saínos.

Así, varios factores interactúan para mantener a *R. taedigera* fuera de los bosques de ladera. Primero, las semillas no flotan y por lo tanto raramente están disponibles en la periferia de los pantanos para ser transportada por los animales pendiente arriba, por lo que muchas veces acaban enterradas en el fango. Segundo, como se evidencia por la ausencia de depredación en todos los sitios de estudio, los animales no parecen consumir ni el fruto ni la semilla de esta palma, a pesar de estar disponibles durante todo el año. Tercero, *R. taedigera* parece ser una heliófila, ya que coloniza pantanos herbáceos abiertos y bancos fluviales. En el pantano de *M. saccifera*, *R. taedigera* se agrega en depresiones muy húmedas carentes de árboles que les hagan sombra. En comparación con los colonizadores del bosque de ladera, su germinación es muy lenta (200 días en las parcelas del bosque de ladera), y su crecimiento no es lo suficientemente rápido para seguir el ritmo de la sucesión de la vegetación. Un espacio expuesto en un bosque no inundable sería cubierto con vegetación de 2m de altura antes de que *R. taedigera* incluso pudiera germinar.

**Diferencias de hábitat y potencial de asentamiento de las semillas:** Las diferencias físicas y biológicas entre el bosque de ladera, el yolillal y el pantano de *M. saccifera*, sugieren estrategias diferentes para dispersar semillas, evadir depredadores, la germinación de semillas y el crecimiento de plántulas.

La presencia de individuos maduros de una especie en un lugar concreto del bosque verifica que, al momento de su establecimiento, existieron condiciones adecuadas para su germinación y crecimiento. El no haber observado una especie (e.g. *R. taedigera* y *M. saccifera* en el bosque de ladera; *D. oleifera* en los pantanos y en el bosque de ladera; y *C. guianensis* en el pantano de yolillo) no brinda información sobre las razones de su ausencia, pero a partir del comportamiento y el destino de sus semillas y plántulas se pueden formular hipótesis acerca de por qué existen ciertos patrones.

La inundación (o su ausencia) es el factor ambiental predominante que caracteriza los tres tipos de hábitat aquí examinados. Las inundaciones restringen el movimiento de los depredadores y de los agentes dispersores de semillas. Por eso, aunque muchas semillas y plántulas no pueden resistir largos períodos de inundación, las inundaciones dispersan las semillas flotantes y brindan una forma de escapar a la depredación.

Durante las crecidas, las semillas se alejan de los árboles parentales. A medida que el nivel del agua disminuye, las semillas flotan hasta las orillas de los estanques, charcas, canales y depresiones. Algunas quedan varadas en pequeños montículos característicos de los pantanos dominados por *R. taedigera*. Las semillas pueden evitar la depredación si esos montículos no tienen depredadores, usualmente roedores. Aún más, una inundación extensa podría mediar en la abundancia local de depredadores de semillas, limitando eficazmente su efecto. Durante los periodos secos, las semillas dispersadas en un pantano podrían salvarse si los depredadores no residentes no logran encontrarlas antes de que regresen las inundaciones. Además, estos depredadores podrían saciarse rápidamente con las semillas que quedan en la periferia del pantano, especialmente durante ciertas épocas.

Janzen (1978) sugiere que cuanto más rápido es extraída una cosecha de semillas por agentes dispersores, mayor es el porcentaje de semillas que escapan a la depredación. Si este es el caso, sería favorable para las especies de pantano el sincronizar la caída de sus semillas con los periodos de las inundaciones. Las tres especies estudiadas que tienen semillas flotantes producen semillas durante todo el año en el ambiente no estacional de Tortuguero.

Los árboles con las características de las semillas del almendro *D. oleifera* pueden experimentar una reducción en la depredación debido a que la caída de sus semillas coincide con la disminución de la densidad o del interés de los depredadores. Por ejemplo, en el sitio de estudio, las semillas de *D. oleifera* caen durante los meses secos de marzo y abril. Durante este periodo, las semillas de almendro podrían

experimentar una reducción en su depredación causada por una mayor oferta de semillas de otras especies, tales como *M. saccifera* en pantanos aledaños. Por otro lado, *D. oleifera* no puede aprovechar los microhábitats sin depredación de los pantanos porque sus semillas no flotantes no pueden llegar a ellos.

La elevada depredación en el bosque de ladera restringe la distribución y abundancia de *D. oleifera* en ese hábitat. En el almendro, la plántula inicialmente presenta una morfología epigea (e.g. la extensión del hipocotilo eleva los cotiledones por encima de la superficie del suelo), lo cual es inusual en las semillas grandes. Las semillas de *D. oleifera* miden 4-5cm de longitud y la forma epigea produce unos cotiledones largos y conspicuos que pueden hacer a la plántula recién germinada más visible a los depredadores. Janzen (1978) observó que los tepezquintles *A. paca* y otros vertebrados se comen los cotiledones de las recién germinadas *Hymenaea courbaril*, un árbol de grandes semillas muy común en Costa Rica con plántula de morfología epigea. Pérdidas similares fueron observadas en las plántulas de *D. oleifera* en mis parcelas del bosque de ladera.

En contraste, la mayoría de las especies con grandes semillas tienen plántulas con morfología hipogea, en las cuales las grandes reservas de alimento de los cotiledones permanecen enterradas en el suelo (Ng 1978): *M. saccifera*, *R. taedigera* y *C. guianensis* tienen morfología hipogea. Entre las especies estudiadas, *P. macroloba* posee la semilla más pequeña y morfología semi-hipogea. Otros árboles comunes de pantano, como *P. copaifera*, *P. officinalis* y *Pachira* sp., también tienen plántulas con morfología hipogea, la cual puede reducir su depredación manteniendo sus grandes cotiledones escondidos en el suelo.

Las especies con semillas flotantes pueden ser abundantes en los pantanos, no porque necesariamente estén adaptadas al estrés asociado con el suelo anaeróbico, sino porque ellas son capaces de llegar a los microhábitats aeróbicos del pantano. Este parece ser el caso de *P. macroloba*. En cambio, algunas especies del pantano como *C. guianensis*, *P. copaifera*

y *P. officinalis* pueden ser capaces de alcanzar sitios de mayor elevación al utilizar mamíferos consumidores de semillas para su dispersión. La densidad de estas semillas puede ser mayor en lugares pantanosos que en lugares más elevados debido a las diferencias en la abundancia relativa de los consumidores.

La germinación y el crecimiento rápidos pueden ser ventajosos en áreas donde la depredación es elevada, como sucede en el bosque de ladera (Myers 2013b). Ng (1978) señaló que la mayoría de los árboles de los bosques de Malasia muestran germinación rápida (e.g. todas las semillas viables germinan dentro de las 12 semanas siguientes a la caída de la semilla), lo que sugiere una adaptación para evitar la depredación en esos ambientes. La germinación lenta de las especies de pantano como *M. saccifera*, junto con una incapacidad para soportar la desecación o el daño parcial, limita la posibilidad de supervivencia en bosques de ladera u otros ambientes con depredación similar, a pesar de que puede haber un considerable movimiento de semillas desde el pantano hacia esos entornos.

Las semillas de la palma de yolillo que caen en los montículos a los pies de las palmas son frecuentemente destruidas. Mis observaciones sobre germinación han mostrado que la semilla de *R. taedigera* podría ser capaz de permanecer almacenada en el barro por mucho tiempo, lo que pudiera ayudarles a mitigar los efectos de depredación (Myers 2013b). La germinación tiene lugar durante los infrecuentes periodos secos cuando la superficie queda expuesta. La palma de yolillo es inusual porque sus semillas no son transportadas a una distancia significativa del árbol parental, aunque en ocasiones el transporte puede ser asistido por fuertes corrientes de agua que hacen rodar las semillas sobre el sustrato firme. Esto es muy poco probable en los pantanos, pero puede ocurrir a lo largo de la rivera o del lecho del río durante los periodos de inundación.

La semilla no flotante de *R. taedigera* podría suponer una ventaja adaptativa en la sucesión de marjales herbáceos a palmares de yolillo. Así, tallos y plántulas de *R. taedigera*



se encuentran con frecuencia alrededor o invadiendo marjales herbáceos. Estos marjales suelen constituir una masa impenetrable de vegetación de hasta 2m de alto, que actúa como una barrera para las semillas flotantes de otras especies. Por ejemplo, Holdridge (1963) reportó el efecto de barrera de los marjales salobres de *Acrostichum sp.* rodeados de bosques de *Mora oleifera* en la provincia Darién, Panamá. Las semillas que sí logran penetrar la vegetación del marjal probablemente quedarán suspendidas en la masa enmarañada de vegetación y detritos, por lo que difícilmente alcanzarán el sustrato. Asumiendo que gran parte de la microtopografía de pantanos resulta de procesos biológicos (montículos de desechos de palmas, caídas de especies leñosas, etc), los sitios adecuados para germinar estarían limitados a los marjales herbáceos, que no suelen disponer de palmas o especies leñosas. Entonces, para que una semilla de especie

arbórea se establezca en un marjal tendría que: (1) penetrar en la vegetación del marjal, (2) llegar a la superficie del suelo, (3) evitar la depredación, (4) encontrar un sitio adecuado, y (5) crecer a través de la vegetación densa. Ante estas dificultades, posiblemente la colonización de *R. taedigera* a marjales herbáceos se produzca desde la periferia. Las largas y arqueadas hojas de estas palmas sombrean parcialmente el borde del marjal, reduciendo su estatura y densidad. *Raphia taedigera* produce grandes bancos de semillas, que podrían germinar durante los infrecuentes periodos secos y así la palma gradualmente va invadiendo el interior del marjal (Fig. 10).

Una vez que la palma de yolillo logra ocupar un hábitat, la microtopografía se desarrolla a partir de la caída de material de la palma. El éxito de *P. macroloba* en los yolillales es debido a que su semilla resulta poco apetecible para los depredadores (Hartshorn 1972, Chun



**Fig. 10.** Palmeras de yolillo *R. taedigera* en orilla de marjal herbáceo.

**Fig. 10.** Raffia palm *R. taedigera* in the edge of an herbaceous marsh.

et al. 1994). Las semillas de *C. guianensis* y *M. saccifera* que se encuentran en los montículos de la base de las macollas de yolillo serán probablemente consumidas por los depredadores de semillas que viven en esa macolla, mientras que la semilla de *P. macroloba* posiblemente será ignorada.

En conclusión, los experimentos realizados sugieren que tanto la inundación como la microtopografía determinan, directa o indirectamente, el destino de especies arbóreas en pantanos dominados por palmas en el noroeste de Costa Rica. Restricciones en la dispersión de sus semillas y su lenta germinación confinan el crecimiento de *R. taedigera* a los pantanos y sitios con mayor inundación (ver Myers 2013b).

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo corresponde a un esfuerzo realizado hace muchos años como parte de mi disertación de doctorado en la Universidad de Florida, Gainesville. 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. Mi comité asesor Archie Carr, Ariel Lugo, Howard Odum, Hugh Popenoe 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 las Llanuras de Tortuguero, Costa Rica, un importante número de árboles de pantano como *Carapa guianensis*, *Pentaclethra macroloba* y la palma *Manicaria saccifera* poseen semillas flotantes adaptadas a la hidrocoria, mientras que otras, como el almendro *Dipteryx oleifera* y la palma de yolillo *Raphia taedigera* son pesadas y no flotan. Estas especies tienen distribución diferencial y mientras que *C. guianensis*, *P. macroloba* y *D. oleifera*

también crecen en laderas alejadas de la inundación, las palmas *M. saccifera* y *R. taedigera* casi no se encuentran fuera de humedales, donde son las especies dominantes. Para entender las diferencias en la micro-distribución de estas especies en ambientes anegados y la variación en las adaptaciones de sus semillas, realicé una serie de experimentos sobre pérdida, depredación, remoción y germinación de sus semillas en el bosque de ladera y humedales dominados por palmas de la región. En general, se observó una mayor pérdida de semillas en el bosque de ladera que en el pantano dominado por *M. saccifera* y en el yolillal dominado por *R. taedigera*. En este último ambiente la pérdida de semillas fue menor. Diferencias en las tasas de remoción de semillas entre las dos especies de palma fueron observadas. Así, las semillas de *M. saccifera* desaparecieron rápidamente, independientemente de su densidad de agregación y ubicación en el pantano. Las semillas de *R. taedigera* apenas sufrieron pérdidas dentro del yolillal, donde al parecer, las pérdidas de semillas son ligeramente mayores en los montículos de las macollas de palma que en el piso del pantano. Estas observaciones sugieren que tanto la inundación como la microtopografía determinan, directa o indirectamente, el destino de las especies arbóreas en estos humedales. Restricciones en la dispersión de sus semillas y su lenta germinación confinan a *R. taedigera* a pantanos y lugares más inundados de la región, mientras que la distribución de las otras especies es modulada por su capacidad de dispersión durante la inundación y los depredadores.

**Palabras clave:** pérdida de semillas, dispersión de semillas, pantanos dominados por palmas, *Raphia taedigera*, *Manicaria saccifera*, yolillal, Tortuguero.

## REFERENCIAS

- Bodmer, R.E. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotropica* 23: 255-261.
- Braun, A. 1968. Cultivated palms of Venezuela. *Principes* 12: 39-103.
- Chun, J., C.L. Goodman, W.C. Rice, A.H. McIntosh, M.G. Chippendale & K.R. Schubert. 1994. *Pentaclethra macroloba* seed effect on larval growth, cell viability, and midgut enzyme activity of *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Econ. Ent.* 87: 1754-1760.
- Gottsberger, G. 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaita, Amazonia. *Biotropica* 10: 170-183.
- Goulding, M. 1980. *Fishes and forest*. University of California, Berkeley, California, EE.UU.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Nueva York, EE.UU.

- Hartshorn, G.S. 1972. The ecological life history and population dynamics of *Pentaclethra maculoba*, a tropical wet forest dominant, and *Stryphnodendron excelsum*, an occasional associate. Ph.D. thesis, University of Washington, Seattle, Washington, EE.UU.
- Hartshorn, G.S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics, p. 617-638. In P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (eds.). Tropical trees as living Systems. Cambridge University, Nueva York, EE.UU.
- Holdridge, L.R. 1963. El Real environmental survey, Darien Province, Republic of Panamá. U. S. Army Transp. Research Command, Washington, Columbia, EE.UU.
- 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.
- Horn, M.H. Evidence for dispersal of fig seeds by the fruit-eating characid fish *Brycon guatemalensis* Reagan in a Costa Rican rainforest. *Oecologia* 109: 259-264.
- 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.
- Kubitzki, K. & A. Ziburski. 1994. Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica* 26: 30-43.
- Morris, D. 1962. The behavior of the green acouchi (*Myoprocta pratti*) with special reference to scatterhoarding. *Zool. Soc. Lond. Proc.* 139: 701-732.
- Myers, R.L. 1990. Palm swamps, p. 267-286. In A.E. Lugo, M. Brinson & S. Brown (eds.). Forested wetlands. Elsevier Science, Amsterdam, Holanda.
- Myers, R.L. 2012a. Fenología y crecimiento de *Raphia taedigera* (Arecaceae) en humedales del noreste de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 61 (Supl. 1): 35-45.
- Myers, R.L. 2012b. Germinación de semillas y supervivencia de plántulas en pantanos dominados por yolillo *Raphia taedigera* (Arecaceae) en las Llanuras de Tortuguero, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 61 (Supl. 1): 47-66.
- Ng, F.S.P. 1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees, p. 129-162. In P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (eds.). Tropical trees as living systems. University of Cambridge, Nueva York, EE.UU.
- Oppenheimer, J.R. 1968. Behavior and ecology of the white-faced monkey, *Cebus capucinus* on Barro Colorado Island, Canal Zone. Ph.D. thesis, University of Illinois, Urbana, Illinois, EE.UU.
- Symthe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Am. Nat.* 104: 25-35.

