



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE CHIRIQUÍ

ESCUELA DE BIOLOGÍA

MAESTRÍA EN BIOLOGÍA CON ESPECIALIZACIÓN EN BIOLOGÍA VEGETAL

**“LLUVIA DE SEMILLAS EN UN PAISAJE TROPICAL FRAGMENTADO:
IMPLICACIONES PARA LA REGENERACIÓN NATURAL DE LOS BOSQUES EN
CHIRIQUÍ, PANAMÁ”**

PRESENTADO POR:

ELVIA G. MIRANDA JIMÉNEZ

ASESOR:

DR. VÍCTOR ARROYO-RODRÍGUEZ

CO-ASESORES:

MSc. RAFAEL RINCÓN

MSc. PEDRO MÉNDEZ-CARVAJAL

Trabajo de graduación
presentado a la Escuela de
Biología como requisito parcial
para optar por el Título de
Magister en Biología con
especialización en Biología
Vegetal.

PANAMÁ, 2013

DEDICATORIA

Le dedico este trabajo a mi familia, mi hermano Emir y mis hermanas Alba y Fanny; por su cariño y apoyo incondicional. A mi madre, Elvia E. Jiménez, quien siempre me ha brindado su amor y apoyo en todas mis metas y sueños. A mi padre, Emir Miranda, quien siempre confío en mí y me motivó a seguir adelante, a pesar de nuestra distancia física sé que alcanzar esta meta hubiese sido un motivo de felicidad para ti.

AGRADECIMIENTOS

A Dios, por darme la oportunidad de realizar y terminar esta investigación.

A la Secretaria Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (SENACYT) por darme la oportunidad de superarme profesionalmente y por el apoyo económico que me ha permitido la realización de esta investigación.

Al Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez, asesor de tesis por brindarme su tiempo, dedicación, apoyo y valiosos consejos que permitieron el enriquecimiento de esta investigación.

Al MSc. Rafael Rincón y el MSc. Pedro Méndez-Carvajal, co-asesores de tesis, por sus comentarios y sugerencias en la elaboración de esta tesis.

A la Fundación Pro-Conservación de los Primates Panameños (FCPP), por el apoyo logístico brindando.

Al Primer Ciclo de Punta Burica, por las facilidades otorgadas para el acceso al sitio de estudio. En especial a las profesoras Dioselina Vigil, Noemi Gonzáles y al profesor Joaquín Atencio por su interés y ayuda proporcionada en esta investigación.

A la comunidad de limones, por su cordialidad, interés y colaboración brindada para la realización de esta investigación.

Al herbario de la Universidad Autónoma de Chiriquí, por el apoyo proporcionado en la recolecta e identificación de las semillas y muestras de este estudio.

A Omar R. Araúz, que con paciencia, esfuerzo y esmero apoyó en el trabajo de campo.

Al Lic. Salomón Aguilar por su orientación en la identificación de semillas.

A Ángel Sosa Bartuano, George Angehr, Ricardo Moreno, Carol Gantes y Yasmir Torres por su colaboración en la identificación de la comunidad animal.

A mi familia, amigos y en especial a mis amigas Angélica Cerrud, Rosemary Ríos y Diana Morales por todo el apoyo y consejos brindados durante este tiempo.

A todas aquellas personas que me brindaron su apoyo y confiaron en esta investigación.

Gracias a todos.

ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIA	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
ÍNDICE GENERAL	v
ÍNDICE DE CUADROS	vii
ÍNDICE DE FIGURAS	ix
RESUMEN	xii
ABSTRACT	xiv
I. INTRODUCCIÓN	1
II. FUNDAMENTACIÓN TEÓRICA	5
2. 1. La fragmentación de los bosques tropicales	5
2.2. Implicaciones de la fragmentación en procesos ecológicos	7
2.3. Lluvia de semillas en paisajes fragmentados	9
III. OBJETIVOS	13
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	14
4.1. Ubicación del área de estudio	14
4.2. Elementos del paisaje muestreados.....	15
4.3. Evaluación de la lluvia de semillas y árboles adultos.....	17
4.4. Método de captura y estimación de la lluvia de semillas	18
4.5. Evaluación de la comunidad de frugívoros en el área	19

4.6. Análisis de datos	20
V. RESULTADOS	24
5.1 Dispersores de semillas en el área de estudio	24
5.2 Depredación de semillas control.....	25
5.3 Diferencias entre elementos del paisaje en riqueza de especies y abundancia de semillas	26
5.4 Diferencias en composición de especies entre elementos del paisaje.....	33
5.5 Diferencias en composición de especies entre elementos del paisaje.....	34
VI. DISCUSIÓN.....	36
VII. CONCLUSIONES	40
VIII. RECOMENDACIONES	42
IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	43
X. ANEXOS	44

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Número total de especies y de semillas registradas en la lluvia de semillas de tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Se indican también el número de singletons (i.e. especies con un solo individuo en cada muestra), dobletons (i.e. especies con dos individuos en cada muestra), así como el porcentaje de especies registradas (i.e. completitud de la muestra) con base en la metodología propuesta por Chao y Jost (2012).

Cuadro 2. Especies de mamíferos y aves registradas en cuatro elementos de un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Todas las especies se alimentan de frutos y fungen como dispersores de semillas potenciales. Para cada especie se indica la frecuencia de meses en que fueron observados en cada elemento del paisaje (n = 12 meses de observación).

Cuadro 3. Familias y especies vegetales presente en la lluvia de semilla recolectada en un paisaje fragmentado en el Corregimiento de Limones, Punta Burica. Semillas clasificadas según el tamaño (grande = G / pequeño = P) y el mecanismo de dispersión (biótico = B / abiótico = A).

Cuadro 4. Riqueza y abundancia de semillas colectadas en tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Además de los valores

totales, se indican las diferencias para las especies dispersadas por animales (bióticas), por medios abióticos, las semillas de tamaño grande (> 1 cm de largo), las semillas pequeñas (< 1 cm), y las semillas inmigrantes (i.e. de las especies que no estaban presentes en la vegetación alrededor de cada trampa). Para cada caso se indican las medias (\pm Error Estándar, entre paréntesis). Letras diferentes indican diferencias significativas (Modelo Mixto, $P < 0.05$). Los valores de P con asterisco (*) indican que son menores a 0.004 (i.e. valor de significancia tras aplicar la corrección de Bonferroni para múltiples pruebas).

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Paisaje fragmentado estudiado en el distrito de Barú, Provincia de Chiriquí, Panamá. Se indica el fragmento evaluado (con un círculo), así como otros fragmentos de bosque cercanos (zonas verdes) y el uso de suelo (zona amarilla).

Figura 2. Elementos evaluados en un paisaje fragmentado en el distrito de Barú, provincia de Chiriquí Panamá. La ubicación de las trampas colectoras de semillas en cada uno de los elementos se señala a la izquierda de la imagen.

Figura 3. Diseño del transecto para la evaluación de lluvia de semillas (en rojo), y diseño de parcela de 40 m x 30 m, para la evaluación de la vegetación de cada sitio estudiado (recuadro negro).

Figura 4. Trampas utilizadas para la captura de lluvia de semillas en un fragmento de bosque del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá.

Figura 5. Proporción de semillas control depredadas en tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Se indican los promedios e intervalos de confianza al 95%. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P = 0.02$).

Figura 6. Riqueza total de especies (A) y abundancia de semillas (B) colectadas en tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Para cada caso se indican las medias y el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Figura 7. Riqueza de especies bióticas (A) y especies abióticas (B). Abundancia de semillas bióticas (C) y semillas abióticas (D), colectadas en tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Para cada caso se indican las medias y el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Figura 8. Riqueza de especies grandes (A) y especies pequeña (C). Abundancia de semillas grandes (B) y semillas pequeñas (D), colectadas en tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Para cada caso se indican las medias y el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Figura 9. Riqueza de especies inmigrantes (A) y abundancia de semillas inmigrantes (B), colectadas en tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Para cada caso se indican las medias y el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Figura 10. Similitud en composición de especies de semillas colectadas en tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Buríca, Panamá.

Figura 11. Gráfico de la distribución de la abundancia de semillas por especie (eje x), colectadas en la lluvia de semillas en relación a tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Buríca, Panamá. Se indica con números la identidad de las tres especies más abundantes en cada sitio: 1. *Ochroma pyramidale*; 2. *Serjania mexicana*; 3. *Croton schiedeanus*; 4. *Jacaranda caucana*; 5. *Inga punctata*; 6. *Gouania lupuloides*; 7. *Guazuma ulmifolia*; 8. *Spondias mombin*; 9. *Malvastrum coromandelianum*. Con letras entre paréntesis se indican el tamaño (pequeño=P / grande =G) y el mecanismo dispersión (biótica=B / abiótica=A) de las especies dominantes en el sitio de estudio.

RESUMEN

En la región occidental de Chiriquí, los bosques han sido fuertemente deforestados y fragmentados, originando un paisaje muy heterogéneo. En estos paisajes, las especies se enfrentan a cambios en la estructura espacial del hábitat, como son la pérdida de este, el incremento en el aislamiento y la creación de bordes; procesos que en conjunto pueden alterar la dispersión de semillas. Esta relación ecológica es clave para el mantenimiento de la biodiversidad, por lo que entender la respuesta de este proceso a los cambios en el paisaje es fundamental para elaborar estrategias de conservación y manejo que favorezcan la regeneración del bosque en estos paisajes. En el presente trabajo se analiza como varía la composición y estructura de la lluvia de semillas en un paisaje fragmentado del distrito de Barú, Chiriquí, Panamá. Se evaluaron cuatro elementos del paisaje cada vez más comunes en regiones tropicales fragmentadas: el interior del bosque, el borde bosque-pastizal, el pastizal y una cerca viva. En cada uno se evaluó la riqueza y abundancia de semillas durante un año. Las semillas se clasificaron con base en su tamaño (i.e., grandes, ≥ 1 cm de largo; y pequeñas, < 1 cm de largo) y modo de dispersión (i.e., dispersadas por medios bióticos o abióticos). Además, se muestreó la composición de árboles adultos cercanos (diámetro a la altura del pecho, DAP ≥ 10 cm) para clasificar las especies con base en su procedencia potencial (i.e., semillas locales y semillas inmigrantes). También se muestreó la comunidad de vertebrados frugívoros en cada uno de estos elementos para evaluar si la lluvia de semillas podía estar asociada a la diversidad de fauna en cada sitio. Se observaron 20 especies de animales frugívoros en el interior del bosque, cinco en el borde, cuatro en la cerca viva y solo dos especies en el pastizal. En la lluvia de semillas se registraron un total de 942 semillas pertenecientes a 29 especies de 18 familias. La mayoría de las semillas

(74%) fueron dispersadas por medios abióticos, y cerca de la mitad fueron semillas pequeñas. El interior del bosque recibió más semillas y de un mayor número de especies que el resto de elementos de paisaje. El pastizal fue el sitio más pobre, con sólo dos especies de semillas pequeñas dispersadas por el viento. El interior del bosque y la cerca viva recibieron una mayor abundancia y riqueza de especies inmigrantes. El recambio de especies entre sitios fue elevado, ya que en promedio los sitios sólo compartieron 25% de las especies, siendo el pastizal el sitio más disímil ($J=0.07$). La equitatividad de la comunidad de semillas fue mayor en el interior del bosque y menor en el borde. En conjunto, estos resultados indican que dispersión de semillas parece estar interrumpida en el pastizal. Sin embargo, las cercas vivas y los bordes del fragmento recibieron una lluvia de semillas abundante y diversa, por lo que pueden servir en planes de manejo para promover la regeneración del bosque en esta región. Sin embargo, la escasa abundancia y diversidad de especies dispersadas por animales sugieren que para este grupo particular de plantas será necesario implementar programas de regeneración enfocados a estas especies.

ABSTRACT

In the western region of Chiriqui , forests have been heavily deforested and fragmented , resulting in a heterogeneous landscape. In these landscapes , species are facing changes in the spatial structure of the habitat , such as the loss of this , increased isolation and creating borders , processes that together can alter seed dispersal . This ecological relationship is key to the maintenance of biodiversity , so understanding this process response to changes in the landscape is essential to develop conservation and management strategies that promote forest regeneration in these landscapes . In this paper we analyze how varies the composition and structure of the seed rain in a fragmented landscape district Baru , Chiriqui, Panama . Inside the forest , edge forest -grassland , pasture and a live fence : four elements of landscape increasingly common in fragmented tropical regions were evaluated. In each richness and abundance of seeds was evaluated for a year . The seeds were classified based on their size (i.e, large , ≥ 1 cm long, and small, <1 cm long) and mode dispersion (i.e, dispersed by biotic or abiotic means) . Furthermore, the composition of adult trees nearby (diameter at breast height , $DBH \geq 10$ cm) was sampled to classify species based on their potential sources (i.e, local seeds and seed immigrants) . Community of frugivorous vertebrates in each of these elements to assess seed rain could be associated faunal diversity at each site was also sampled . 2019 species of fruit-eating animals inside the forest, five on the edge , four in the living fence and only two species were observed in the pasture . Seed rain in a total of 942 seeds were recorded belonging to 29 species of 18 families . Most seeds (74%) were dispersed by abiotic means, and about half were small seeds. The interior of the forest received more seeds and more species than other landscape elements . The pasture was the poorest site , with only two species of small

seeds dispersed by wind . The interior of the forest and were living near a greater abundance and species richness of immigrants . The species turnover between sites was high, since the sites shared on average only 25% of the species, being the most dissimilar grassland site ($J = 0.07$) . The evenness of the community seed was higher in the forest interior and less on edge. Together, these results indicate that seed dispersal appears interrupted in the pasture . However, living fences and the edges of the fragment were showered with abundant and diverse seeds, so they can serve in management plans to promote forest regeneration in this region. However, the low abundance and diversity of species dispersed by animals suggest that for this particular group of plants will be necessary to implement regeneration programs focused on these species.

I. INTRODUCCIÓN

La intensa y extensa deforestación que están sufriendo los bosques tropicales en todo el mundo está forzando a un número cada vez mayor de especies a habitar paisajes fragmentados (Gardner *et al.* 2009, DeClerck *et al.* 2010). En estos paisajes, las especies deben enfrentarse a la pérdida y degradación del hábitat, el incremento en el aislamiento y la creación de bordes, procesos que en conjunto pueden modificar relaciones ecológicas clave para el mantenimiento de la biodiversidad (Tabarelli *et al.* 1999, Gardner *et al.* 2009, Melo *et al.* 2013). Uno de los procesos ecológicos mayormente afectado por la fragmentación y el aislamiento del hábitat es la dispersión de semillas (Cordeiro y Howe 2001, Herrera y García 2010, Galetti y Dirzo 2013, Kurten 2013). Este proceso es fundamental para la regeneración natural del bosque, por lo que su alteración puede amenazar la integridad de los ecosistemas (Stoner *et al.* 2007, Melo *et al.* 2010).

El proceso de regeneración natural de los bosques depende de varios factores, tales como la dinámica de los disturbios, la composición de especies vegetales y los patrones de dispersión de semillas (Howe y Smallwood 1982, Wang y Smith 2002). En los bosques tropicales, cerca del 80% de las especies de plantas requieren de animales para dispersar sus semillas y alcanzar sitios con condiciones apropiadas. Por tanto, los patrones de dispersión de semillas dependen en gran medida de: (i) la distribución, abundancia y diversidad de la fauna; (ii) las características del paisaje que afectan el movimiento de los animales; (iii) la disponibilidad de frutos en el ambiente; y (iv) el comportamiento y

preferencias de hábitat que tienen los dispersores de semillas (Howe y Smallwood 1982, Alcántara *et al.* 2000, Kollmann 2000, Calviño-Cancela 2002, Jordano *et al.* 2007; Levey *et al.* 2008). La distribución espacial de las semillas dispersadas de una sola planta se conoce como la “sombra de semillas” producida por dicha planta. Así, la “lluvia de semillas” representa la suma de todas las sombras de semillas de todas las plantas en un punto del espacio durante cierto período de tiempo (Janzen 1970, Martínez-Ramos y García-Orth 2007). De esta manera, evaluar la lluvia de semillas es fundamental para entender los patrones espaciales y temporales de las poblaciones de plantas, así como los mecanismos que influyen en estos patrones (Nathan y Müller-Landau 2000, Wang y Smith 2002, Levine y Murrel 2003, Au *et al.* 2006, Del Castillo y Ríos 2008, Melo *et al.* 2010).

La lluvia de semillas en fragmentos de bosque puede depender de la fauna presente en cada sitio, ya que el éxito de dispersión incrementa con el aumento de dispersores (Galetti *et al.* 2013, Kurten 2013). Desafortunadamente, la pérdida de hábitat, la escasez de recursos alimenticios y el aumento de la cacería, entre otros factores, pueden provocar la extinción local de muchas especies de animales frugívoros dentro de fragmentos de bosques tales como aves (Martensen *et al.* 2008), murciélagos (Cosson *et al.* 1999), mamíferos terrestres (Melo *et al.* 2010) y primates (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2007, 2008). Este proceso de defaunación (*sensu* Dirzo y Miranda 1990) puede limitar la capacidad de regeneración de los bosques, particularmente la regeneración de especies con semilla grande, ya que sus dispersores suelen ser de mayor tamaño y tienen mayor probabilidad de extinción en fragmentos (Stoner *et al.* 2007). El proceso de defaunación puede ser más severo cerca de los bordes de los fragmentos, alterando la lluvia de semillas en estos ecotonos (Melo *et al.*

2002, Méndez-Carvajal 2012), y depende, entre otros factores, del nivel de contraste que existe entre la vegetación del interior y del exterior del bosque. Si la matriz que rodea a los fragmentos es arbolada o arbustiva, los efectos serán menores que en bordes limitados por una matriz desprovista de cobertura vegetal (e.g. pastizales) (Murcia 1995).

En paisajes tropicales fragmentados la lluvia de semillas de especies dispersadas por animales puede ser especialmente limitada en los pastizales, particularmente a distancias mayores a cinco metros del borde del bosque (Holl 1999). Este patrón es explicado por la falta de dispersores de semillas, los cuales rara vez se aventuran fuera de los fragmentos de bosque (Sisk 1991, Silva *et al.* 1996). No obstante, algunos elementos del paisaje como son los árboles aislados, cercas vivas y corredores de vegetación pueden recibir una lluvia de semillas abundante (Guevara *et al.* 1986), ya que son a menudo utilizados por los animales para moverse, descansar y/o alimentarse (e.g. primates: Asensio *et al.* 2009, aves: Robbins 1979, murciélagos: Mena 2010). Así, estos elementos pueden facilitar la llegada de semillas y la restauración pasiva del paisaje; i.e., la recolonización natural de las especies nativas después de frenar el proceso de degradación. Este proceso de restauración es considerado el más eficiente (Mitsch y Wilson 1996); sin embargo, esta opción puede no ser viable en sistemas con una disponibilidad de semillas limitada o un proceso de defaunación severo. Estos límites son poco conocidos, por lo que es fundamental estudiar la disponibilidad de semillas en paisajes fragmentados (Jesus *et al.* 2012).

El estudio de la disponibilidad de semillas (a través de la lluvia de semillas) en paisajes fragmentados aporta, por tanto, información relevante acerca de la capacidad de regeneración natural de los bosques en paisajes degradados (Jesus *et al.* 2012), permitiendo así elaborar estrategias de manejo efectivas que fomenten la recuperación, mantenimiento y conservación a largo plazo de los bosques degradados (Nathan y Müller-Landau 2000, Wang y Smith 2002, Levine y Murrel 2003, Au *et al.* 2006, Del Castillo y Ríos 2008, Melo *et al.* 2010).

II. FUNDAMENTACIÓN TEÓRICA

2. 1. La fragmentación de los bosques tropicales

La fragmentación es un proceso continuo y dinámico a escala de paisaje que involucra la destrucción parcial de un hábitat original y su división en un número variable de parches remanentes de menor tamaño, dispersos en una matriz de hábitat modificado (Andrén 1994, Forman 1995). El aumento en las necesidades humanas por espacio, materiales y alimento están causando el cambio de uso de la tierra a nivel mundial; sin embargo, actualmente el cambio de uso de la tierra ha sido más intenso y extensivo en los bosques tropicales (FAO 2011, Aide *et al.* 2012). Estos bosques son los más biodiversos de la Tierra (Myers 1985, Erlich y Wilson 1991), y prestan importantes servicios ecosistémicos, tales como el amortiguamiento de fenómenos naturales como inundaciones, sequías y erosión del suelo, así como la captura de carbono y la reducción del calentamiento global (Maunder y Clubbe 2002, FAO 2011).

En Panamá, se estima que la tasa de deforestación anual promedio alcanzó 47,158 hectáreas anuales entre los años 1992 y 2000, vinculada principalmente al establecimiento de plantaciones agrícolas y pastizales (Chang *et al.* 2004). Afortunadamente, la pérdida anual de bosques tropicales húmedos en Panamá disminuyó significativamente, con 1,501 hectáreas anuales durante la última década (2000-2010), (Aide *et al.* 2012). Este uso de suelo altera las condiciones locales, regionales e incluso globales. A nivel local, por ejemplo, se pueden alterar las condiciones físicas, biológicas y ecológicas, dentro y fuera de los fragmentos de bosque remanentes (Saunders *et al.* 1991). El incremento en el

aislamiento de algunos fragmentos puede tener repercusiones a nivel regional, por ejemplo, alterando los patrones de movimientos de las especies y las dinámicas metapoblacionales de muchas especies (Hanski 1999, Fischer y Lindenmayer 2007). Entre los cambios globales que pueden ocurrir con el cambio de uso del suelo, cabe destacar la modificación de procesos de evaporación y el régimen de lluvia que afectan el ciclo hidrológico y la homeostasis climática (Maunder y Clubbe 2002, Kattan 2002, Chang *et al.* 2004).

Las condiciones bióticas y abióticas dentro de los fragmentos de bosque remanente están ligadas directamente a la configuración y composición de los paisajes (Pinto *et al.* 2010, Diogo *et al.* 2012). Cerca de los bordes de los fragmentos se modifican las condiciones microambientales, alterando el establecimiento y la estructura de especies de plantas del bosque tropical (Murcia 1995, Diogo *et al.* 2012). Sin embargo, la sobrevivencia de las especies en los bordes y dentro de estos fragmentos remanentes depende del tipo de matriz circundante (Kupfer *et al.* 2006), ya que diferentes tipos de matriz (e.g. vegetación secundaria, zonas de cultivo, asentamientos humanos, vías de acceso) ejercen diferentes presiones sobre las especies (Gascon *et al.* 1999). Por ejemplo, si la matriz circundante es un potrero, la llegada de semillas al fragmento será menor que si la matriz es una tierra en descanso ocupada por vegetación secundaria, la cual atrae y facilita la llegada de muchos animales (Bustamante y Grez 1995).

Como hemos visto, la deforestación y fragmentación de los bosques puede producir modificaciones en el hábitat, a los cuáles las especies pueden o no adaptarse; sin embargo, la pérdida de la resistencia ambiental conlleva inevitablemente a la extinción de muchas especies en bosques tropicales (Turner 1996). Esta situación puede tener implicaciones

ecológicas muy importantes, ya que la desaparición de algunas especies puede alterar procesos claves para el mantenimiento de la integridad de los ecosistemas (Saunders *et al.* 1991, Harris y Silva-López 1992).

2.2. Implicaciones de la fragmentación en procesos ecológicos

La fragmentación puede tener efectos positivos y negativos sobre las especies, dependiendo de las características del paisaje y de la habilidad de las especies para moverse y hacer uso de diferentes elementos del paisaje (Fahrig 2003). Por esta razón, la respuesta de las especies no es homogénea. Sin embargo, muchos procesos ecológicos pueden verse alterados en fragmentos, incluyendo el parasitismo (Gillespie y Chapman 2006), las interacciones depredador-presa (Andrén 1992), la polinización (Donaldson *et al.* 2002) y la dispersión de semillas (Herrera y García 2010).

En particular, la colonización de insectos y su interacción con parasitoides pueden ser mayores en fragmentos de mayor tamaño (Kruess y Tschardtke 2000). Esto se debe a que fragmentos grandes conservan una mayor riqueza de especies, lo que permite mantener interacciones herbívoro-parasitoide más complejas. En relación a la interacción depredador-presa, existen evidencias que indican que en paisajes fragmentados, aspectos como el tamaño del fragmento, su grado de aislamiento, así como el tipo de matriz circundante, pueden generar cambios en el patrón de depredación y el tipo de depredadores involucrados (Andrén y Angelstam 1988, Andrén 1992). Por ejemplo, en fragmentos aislados pueden desaparecer los depredadores de mayor tamaño (Terborgh y Winter 1980), lo que puede favorecer un aumento en la abundancia de depredadores generalistas de hábitat, que visitan

el paisaje agrícola y los bordes de los fragmentos, aumentando así la tasa de depredación por estos depredadores generalistas en paisajes fragmentados (Andrén 1992, Angelstam 1992, Andrén 1995). Respecto a la polinización, la alteración de esta interacción en paisajes fragmentados puede generar una reducción en el éxito de reproducción sexual de las plantas (Cunningham 2000, Wilcock y Neiland 2002). En general, la limitación del polen es una de las consecuencias más documentadas, en gran parte debido a la pérdida de polinizadores (Ashworth *et al.* 2004, González-Varo *et al.* 2009). Esta situación puede reducir la producción de semillas y comprometer su viabilidad a largo plazo (Aizen y Feinsinger 1994).

Finalmente, en relación al proceso de dispersión de semillas, diferentes estudios han demostrado que este proceso ecológico puede verse alterado en fragmentos, ya sea por alteraciones en la producción de frutos y semillas, la limitación en las distancias de dispersión debidas al incremento en el aislamiento, la extinción o reducción en el tamaño poblacional de los dispersores de semillas, así como los cambios en la composición de las comunidades de estos animales (Stoner *et al.* 2007, Finegan y Bouroncle 2008, Finegan *et al.* 2008, Galetti y Dirzo 2013, Galetti *et al.* 2013). La pérdida o alteración de las comunidades de frugívoros es un factor crítico que puede alterar la dispersión de semillas en paisajes tropicales, ya que aquí la mayoría de las especies producen frutos carnosos, cuyas semillas son dispersadas por vertebrados (Howe y Smalwood 1982, Charles-Dominique 1993, Galetti y Dirzo 2013). Si la actividad de estos animales no es suficientemente efectiva (*sensu* Schupp 1993), una gran proporción de las semillas pueden no ser dispersadas (Forget y Jansen 2007). Aunque son minoritarias, las especies dispersadas por el viento (i.e. anemócoras), suelen ser pioneras (tolerantes a la luz) lo que le

permite establecerse y, en algunos casos dominar, hábitats alterados (Rovere y Premoli 2005, Jesus *et al.* 2012). Otro aspecto que puede alterar el proceso de dispersión de semillas es la reducción del tamaño de los fragmentos; aspecto que parece favorecer la dispersión de especies exóticas y de malezas (Tabarelli *et al.* 1999). En conjunto, estos cambios en la dispersión de semillas pueden modificar la composición y abundancia de propágulos en la lluvia de semillas e influir en la estructura de la vegetación futura de hábitats fragmentados (Ingle 2003).

2.3. Lluvia de semillas en paisajes fragmentados

La llegada de propágulos o semillas a un nuevo entorno por agentes bióticos o abióticos caracteriza la lluvia de semillas (Barbosa 2006). Ésta es considerada parte fundamental del ciclo de vida de las plantas, ya que determina la capacidad de las especies para expandir sus poblaciones y extender su distribución geográfica (Dalling 2002, Wang y Smith 2002). La lluvia de semillas depende de la estrategia de dispersión de las plantas, las cuales pueden ser muy variables entre especies, incluyendo mecanismos de autodispersión, como la gravedad (barocoria), o por agentes externos a la planta, como el viento (anemocoria), el agua (hidrocoria), animales (zoocoria) y otros mecanismos (Ridley 1930, van der Pijl 1982).

La capacidad de las plantas de habitar y proliferar en paisajes fragmentados depende en gran medida del tipo de estrategia de dispersión (Dalling 2002, Ingle 2003, Pivello *et al.* 2006). No obstante, en cuanto a síndromes predominantes, la zoocoría parece ser la más variable y susceptible al proceso de fragmentación (Tabarelli y Peres 2002). En particular,

existen evidencias que indican que la tasa de dispersión de semillas por animales depende fuertemente del tamaño del fragmento (Knörr y Gottsberger 2012). También la pérdida de fauna frugívora afecta negativamente la dispersión de especies zoócoras (e.g. Stoner *et al.* 2007, Melo *et al.* 2010). En este sentido, Tabarelli y Peres (2002) sostienen que el mantenimiento de una fauna dispersora de semillas en fragmentos de bosque es fundamental para la dispersión y colonización efectiva de especies zoócoras. Dentro de este tipo de dispersión, otros factores limitantes incluyen la ausencia de semillas (Janzen 1988) y el aislamiento de fuentes de semillas (Wunderle 1997), entre otros. En relación a las especies anemócoras, la incidencia del viento en paisajes fragmentados puede ser mayor, particularmente cerca de los bordes de los fragmentos, lo que puede favorecer la dispersión de este grupo de plantas (Laurance 1997, Brokaw 2002, Jesus *et al.* 2012). Factores que limitan la dispersión de especies anemócoras incluyen la composición de la vegetación y la dirección y velocidad del viento (Bustamante y Grez 1995).

Por supuesto, tanto para especies dispersadas por medios bióticos como abióticos, un factor fundamental que determina la dispersión de semillas es el tamaño de las semillas (Melo *et al.* 2006, Knörr y Gottsberger 2012, Galetti *et al.* 2013). Las especies con semillas grandes presentan mayor tolerancia al daño por herbívoros y patógenos (Dalling 2002), pero tienden a ser dispersadas a menores distancias (Wunderle 1997). Especies de semillas pequeñas maximizan la distancia de dispersión y, por lo general, aseguran su éxito con el aumento en el número de semillas (Dalling 2002). Por tanto, se presume que en fragmentos de bosques, semillas pequeñas sean mejor representadas en abundancia que las semillas más grandes (Mckonkey *et al.* 2012). Para el caso de las semillas dispersadas por animales, las semillas más grandes son dispersadas por animales de mayor tamaño, los cuales suelen

ser los primeros en desaparecer en fragmentos debido a sus mayores requerimientos de espacio (Stoner *et al.* 2007). Esto explica la tendencia a una baja representación de plántulas de especies de semillas grandes en fragmentos de bosque, particularmente en los fragmentos más pequeños (Hubbell 1979, Melo *et al.* 2010).

Gran parte del potencial de diseminación de las semillas está asociada a su morfología y mecanismos de dispersión; sin embargo, las características propias de la región y del paisaje influirán también en la dinámica y abundancia de propágulos en la lluvia de semillas (Wunderle 1997). El análisis de la lluvia de semillas, permite, por tanto, evaluar la eficacia de la dispersión de las semillas en los bosques tropicales (Clark *et al.* 1999). En este sentido, considerar el tamaño de las semillas, así como el modo de dispersión es importante para evaluar los procesos que pueden alterar el proceso de dispersión de semillas, así como algunas consecuencias para la regeneración del bosque y el mantenimiento de la composición y estructura de la vegetación (Pivello *et al.* 2006).

Los paisajes tropicales fragmentados pueden ser muy heterogéneos, particularmente en Mesoamérica (Melo *et al.* 2013), ya que los fragmentos de bosque pueden estar inmersos en matrices muy heterogéneas, que incluyen pastizales, campos de cultivo, cercas vivas, y bosques secundarios, entre otros elementos (Brosi *et al.* 2008). Desafortunadamente, la mayoría de los estudios sobre lluvia de semillas se enfocan en uno o pocos de estos elementos del paisaje, por lo que la comprensión acerca de la capacidad de cada uno de estos elementos para mantener el proceso de dispersión de semillas es muy escasa. Esta situación limita la capacidad de diseñar estrategias de conservación y manejo más efectivas (van Loon *et al.* 2011). En particular, se necesita identificar los elementos de paisaje que

mantienen una lluvia de semillas más diversa y abundante, ya que estos elementos pueden ser fundamentales para favorecer el proceso de regeneración natural del bosque y acelerar la recuperación de áreas degradadas (McConkey *et al.* 2012). Por ejemplo, si las cercas vivas permiten mantener la lluvia de semillas típica de áreas conservadas, la creación de cercas vivas podría representar una estrategia de manejo adecuada para mantener la dispersión de semillas y permitir la regeneración natural de áreas degradadas. Sin embargo, si ciertos elementos sólo pueden ser colonizados por semillas de pocos grupos funcionales (e.g. anemócoras) o ciertos tamaños de semillas (e.g. semillas pequeñas), la regeneración de la vegetación en estos elementos podría verse sesgada a unas pocas especies.

III. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

1. Evaluar la abundancia, riqueza y composición de especies vegetales en la lluvia de semillas de un paisaje tropical fragmentado en Chiriquí, Panamá.

3.2. Objetivos específicos

1. Conocer la variación espacial en la lluvia de semillas, así como los factores y mecanismos que explican dicha variación.
2. Identificar las diferencias en abundancia, riqueza y composición de especies en la lluvia de semillas registrada en el interior de un fragmento de bosque, en el borde bosque-pastizal, en una cerca viva y en un pastizal.
3. Evaluar si la respuesta en términos de abundancia, riqueza y composición de especies de semillas difiere entre grupos funcionales, i.e. en función del tamaño de semilla y del agente dispersor.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Ubicación del área de estudio

Se evaluó un paisaje de cerca de 57.4 ha, dentro de una finca entregada en concesión al Primer Ciclo de Punta Burica, ubicado en el corregimiento de Limones (8°05'49.48''N y 82°51'56.89''W), distrito de Barú, provincia de Chiriquí, República de Panamá. El corregimiento de Limones limita al norte con el corregimiento cabecera de Puerto Armuelles, al sur y al este con el Océano Pacífico y al oeste con Costa Rica (Figura 1). Esta zona según la clasificación climática de Köppen, tiene un clima tropical húmedo (Ami). Posee una precipitación pluvial promedio anual de 4,247.8 mm y una temperatura media anual de 26.4 - 27 °C. La vegetación original dominante en la región según Holdridge es el Bosque Húmedo Tropical (bh-T), (Tosi 1971). En la zona de estudio existe un fragmento de bosque localizado en el extremo límite occidental del Corredor Biológico Mesoamericano, colindante con el Corredor Local de Desarrollo Sostenible Chorogo. En la actualidad, los principales usos de suelo en la región son la agricultura y la ganadería (Mendoza 2009).

En este fragmento habita una gran diversidad de animales silvestres, entre los que se encuentran tres especies de primates (mono aullador, *Alouatta palliata palliata*; mono cariblanco, *Cebus imitator*; y el tití chiricano, *Saimri oerstedii oerstedii*), así como muchas especies de aves, incluyendo el trogón de Baird (*Trogon bairdii*), la cotinga piquiamarilla (*Carpodectes antoniae*) y la cotinga turquesa (*Cotinga ridgwayi*). Todas estas especies están amenazadas de extinción y son importantes para la dispersión de semillas (Ibañez 2006).

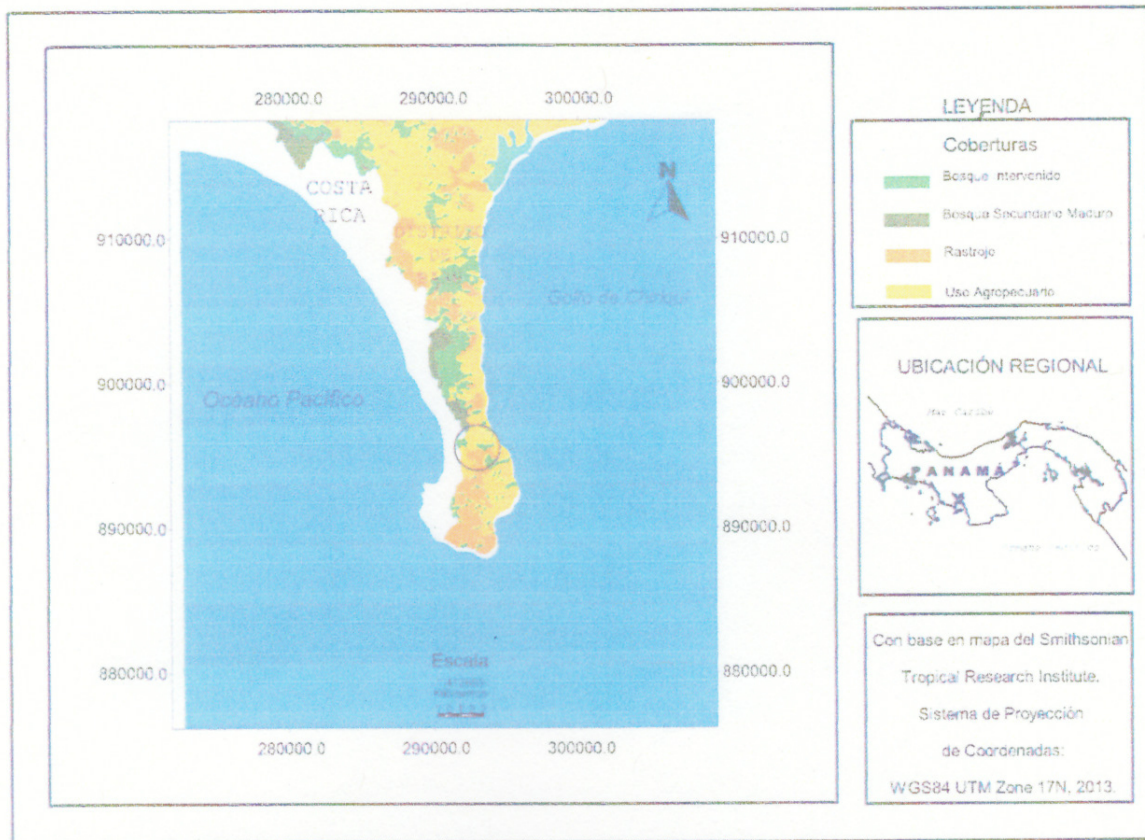


Figura 1. Paisaje fragmentado estudiado en el distrito de Barú, Provincia de Chiriquí, Panamá. Se indica el fragmento evaluado (con un círculo), así como otros fragmentos de bosque cercanos (zonas verdes) y el uso de suelo (zona amarilla).

4.2. Elementos del paisaje muestreados

El paisaje fragmentado está dominado por fragmentos de bosque aislados por una matriz heterogénea compuesta por campos de cultivo, pastizales y otros elementos (e.g. cercas vivas). En este estudio se trabajó dentro de un fragmento de bosque tropical de 25 ha, ubicado entre las coordenadas geográficas 8°05'49.48" N - 82°51'56.89" W y 8°62'16" N - 82°52'5.22" W. La lluvia de semillas se colectó en el interior del fragmento (> 100 m del borde) y en el borde del fragmento (< 20 m del borde) que colindaba con un

pastizal. Esto debido a que los efectos de borde son más notables por debajo de 100 m del borde (Laurance *et al.* 2002). También se colocaron trampas de semillas fuera del fragmento, en una cerca viva de 180 m de largo y 2m de ancho y en un pastizal. Dentro de este último, las trampas se colocaron a una distancia de 5 m del borde del fragmento de bosque más cercano (Figura 2).

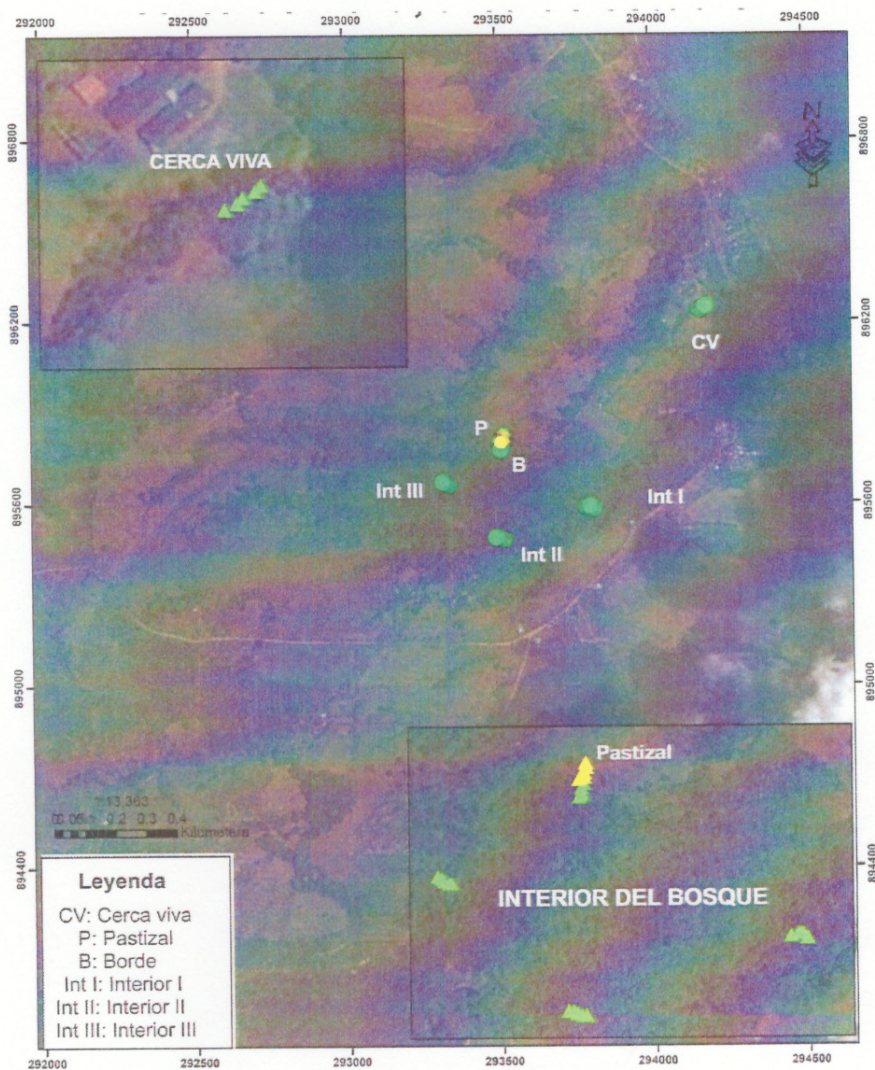


Figura 2. Elementos evaluados en un paisaje fragmentado en el distrito de Barú, provincia de Chiriquí, Panamá. Se señala la ubicación de las trampas colectoras de semillas en cada uno de los elementos.

4.3. Evaluación de la lluvia de semillas y árboles adultos

Se registró la lluvia de semillas durante un año completo, entre los meses de noviembre del 2011 y diciembre del 2012. Se colocaron cinco trampas colectoras de semillas, separadas cinco metros entre sí, en transectos de 20 m de largo (Figura 3). Se establecieron dos transectos fuera del fragmento (en cerca viva y pastizal), un transecto en el borde del fragmento y tres transectos en el interior del fragmento (30 trampas en total).

Para confirmar si la lluvia de semillas en cada elemento evaluado estaba relacionada con la vegetación del sitio (semillas locales), o fueron dispersadas desde otros sitios (semillas inmigrantes), se identificó, contabilizó y midió todos los árboles con diámetro a la altura de pecho (DAP) > 10 cm; utilizando parcelas de 40 m x 30 m en cada sitio. Se colocó una parcela en cada uno de los transectos usados para muestrear la lluvia de semilla, i.e. partiendo del centro del transecto se midió 20 m hacia el norte y sur y 15 m hacia el este y oeste respectivamente (Figura 3). Las especies no identificadas en campo fueron colectadas para su identificación en el Laboratorio de Investigaciones Botánicas y se encuentran depositadas en el Herbario de la Universidad Autónoma de Chiriquí. Para la identificación se utilizó las claves presentes en la colección de Woodson y Schery (1943-1980), Gentry (1993), Zamora *et al.* (2004), González (2005), Carrasquilla (2006) y Condit *et al.* (2011).

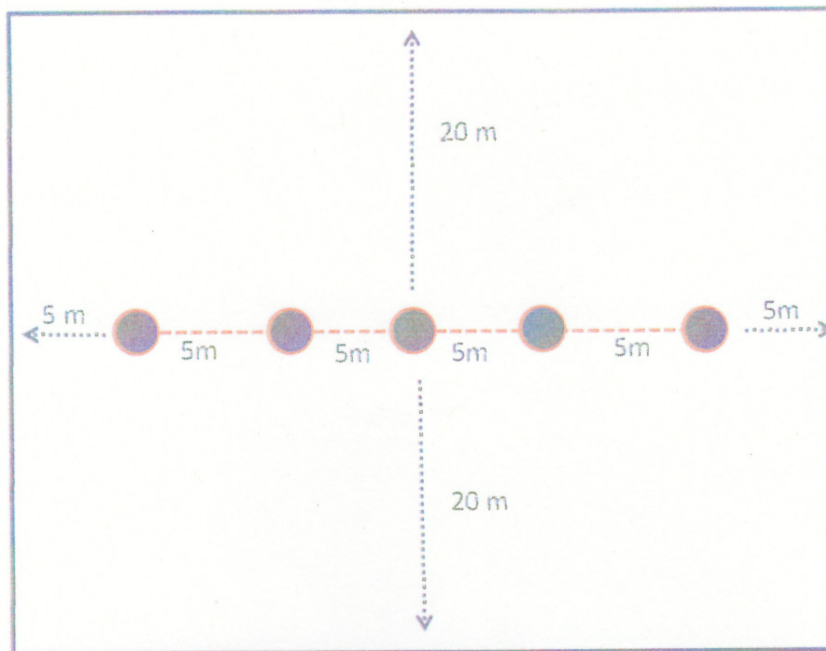


Figura 3. Diseño del transecto para la evaluación de lluvia de semillas (en rojo), y diseño de parcela de 40 m x 30 m, para la evaluación de la vegetación de cada sitio estudiado (recuadro negro).

4.4. Método de captura y estimación de la lluvia de semillas

Se utilizaron trampas colectoras de semillas circulares de 0.5 m de diámetro y 0.5 m de fondo compuestas por una maya de nylon, colocadas a un metro del suelo, utilizando tubos de PVC para sujetarlas (Figura 4). El contenido en las cestas fue colectado cada 15 días durante 12 meses. En cada visita se colectaban y etiquetaban las semillas, para su posterior identificación a nivel de especie en el laboratorio. Se midió también la longitud de las semillas y se clasificaron en 6 grupos: semillas dispersadas por medios bióticos (i.e. animales), semillas dispersadas por medios abióticos (e.g. viento), semillas grandes (≥ 1 cm de largo), semillas pequeñas (< 1 cm de largo), semillas locales y semillas inmigrantes. Las semillas locales e inmigrantes se clasificaron de acuerdo a su relación con la vegetación de cada sitio (ver arriba).

Como control, para evaluar el efecto de confusión de la depredación de semillas dentro de las trampas, se colocaron 10 semillas de girasol en cada trampa marcadas con un plumón indeleble. Durante cada visita se contabilizaron las semillas de girasol que habían sido depredadas para obtener una estimación general del porcentaje de semillas que podían haber sido depredadas (Holl 1999).



Figura 4. Trampas utilizadas para la captura de lluvia de semillas en un fragmento de bosque del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá.

4.5. Evaluación de la comunidad de frugívoros en el área

Para evaluar si la lluvia de semillas estaba relacionada con la comunidad de vertebrados frugívoros, en cada visita se registraron todos los vertebrados frugívoros observados en cada uno de los elementos del paisaje estudiados. El registro de las especies

se realizó por observación directa de los animales (con la ayuda de binoculares de 10 x 40 aumentos). Las visitas a los sitios se realizaron de 7:00 a.m a 12:00 p.m., (i.e. 5 horas por visita) y la duración en cada elemento del paisaje por cada visita fue de 35 min. Así, dado que se llevaron a cabo 24 visitas, el esfuerzo de muestreo de aves y mamíferos por sitio fue de aproximadamente 84 horas. No se incluyeron las horas de desplazamiento entre sitios. Las aves y mamíferos observados en campo fueron determinados a nivel de especie utilizando las guías de campo de Muschett (2006) y Aves de Panamá de Angehr y Dean (2010).

4.6. Análisis de datos

En primer lugar, se evaluó si el número de especies registrado en cada sitio representaba la riqueza de especies. Para esto, se estimó la cobertura de cada muestra utilizando la fórmula propuesta por Chao y Jost (2012):

$$\hat{C}_n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right]$$

donde f_1 y f_2 son el número de *singletons* (i.e. especies representadas por una sola semilla) y *doubletons* (i.e. especies representadas por dos semillas) en la muestra, y n es el número total de semillas. Con base en este índice encontramos que el esfuerzo de muestreo realizado en cada sitio fue adecuado para evaluar la riqueza de especies, ya que la cobertura de la muestra para todos los sitios superó el 95 % de especies muestreadas (Cuadro 1).

Cuadro 1. Número total de especies y de semillas registradas en la lluvia de semillas de tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Se indican también el número de *singletons* (i.e. especies con un solo individuo en cada muestra), *doubletons* (i.e. especies con dos individuos en cada muestra), así como el porcentaje de especies registradas (i.e. completitud de la muestra) con base en la metodología propuesta por Chao y Jost (2012).

	Número de especies	Abundancia de semillas	Singletons	Doubletons	Cobertura de la muestra (%)
Interior I	17	204	1	0	99.5
Interior II	18	261	3	1	98.9
Interior III	13	183	5	0	97.3
Borde	8	165	3	0	98.2
Cerca Viva	12	97	4	2	95.9
Pastizal	2	38	0	0	100*

*Para el pastizal no se pudo calcular la cobertura de la muestra debido a que no se encontraron *singletons*, ni *doubletons*. Sin embargo, la cobertura de la muestra en este sitio puede considerarse del 100 % porque sólo se encontraron dos especies muy abundantes de acuerdo a lo planteado por Chao y Jost 2012.

En segundo lugar, para evaluar si las trampas colocadas dentro de cada transecto podían ser consideradas como muestras independientes, se hizo una prueba de Mantel (Mantel 1967). Utilizando el índice de similitud de Jaccard, se probó si la similitud en composición de especies entre trampas estaba relacionada con su ubicación espacial (i.e. con la distancia entre trampas transformada a logaritmo). El valor de P fue obtenido usando una distribución de los coeficientes de R obtenidos de 10,000 permutaciones. Esta prueba se realizó con el paquete estadístico XLSTAT (Fahmy 1995). La prueba demostró que las trampas más distanciadas entre sí tenían una similitud menor que las trampas más cercanas entre sí ($R = -0.47$, $P < 0.001$). Por tanto, las trampas no pueden considerarse como independientes en los análisis de varianza que se describen abajo.

Para evaluar si la riqueza de especies y la abundancia de semillas diferían entre elementos del paisaje se utilizaron modelos lineales mixtos (GLMM, por sus siglas en inglés). Esta

metodología ha sido ampliamente utilizada en estudios ecológicos para controlar el problema de pseudoreplicación (e.g. Melo *et al.* 2010). Se incluyeron las trampas anidadas a cada uno de los elementos del paisaje como un factor aleatorio y el elemento del paisaje fue incluido como un factor fijo. El método de máxima probabilidad (REML, por sus siglas en inglés) fue utilizado para separar las varianzas de los efectos aleatorios en los modelos (Grafen y Hails 2002). Este análisis se hizo tanto para evaluar las diferencias en riqueza de especies y abundancia de semillas a nivel de la comunidad, como para cada grupo ecológico por separado; i.e. para semillas con dispersión biótica y abiótica, semillas grandes y pequeñas, y semillas inmigrantes. Este análisis se utilizó también para probar si el número de semillas control depredadas difirió entre elementos del paisaje (i.e. para evaluar el efecto de confusión de la depredación de semillas dentro de las trampas). Estos análisis se hicieron con el programa JMP (versión 8.0, SAS Institute Inc).

Para evaluar los cambios en composición entre los diferentes elementos del paisaje, se realizó un análisis de agrupamiento con el índice de similitud de Jaccard (Krebs 1989), el cual simplemente mide la proporción de especies compartidas entre muestras. Este análisis se realizó con el programa MultiVariate Statistical Package (MVSP) (Kovach 1998). Finalmente, para evaluar las diferencias en la distribución de las abundancias de semillas entre especies (equitatividad de la comunidad) se realizaron curvas de rango-abundancia, y se probaron las pendientes de las curvas con análisis de ANCOVA (Magurran 2004).

Por otra parte, con los resultados de las especies que componen la comunidad frugívora en los sitios evaluados, se calculó para cada sitio, la frecuencia de meses en la que fueron observadas las especies frugívoras registradas. La frecuencia de observación de

cada especie por sitio se obtuvo como la diferencia del valor resultante de dividir el número de meses en que se observó entre el total de meses de observación (i.e. 12 meses).

V. RESULTADOS

5.1 Dispersores de semillas en el área de estudio

Se registraron un total de 20 especies de animales que se alimentan de frutos y pueden actuar como dispersores de semillas (8 especies de mamíferos y 12 especies de aves) en los cuatro elementos del paisaje evaluado. Sin embargo, de estas sólo dos especies se registraron en el pastizal, cuatro especies en la cerca viva y cinco especies en el borde del bosque. En el interior del fragmento se registraron todas las especies, siendo las más frecuentes dos especies de primates (*Saimiri oerstedii oerstedii* y *Alouatta palliata palliata*), especies de aves representativas fueron *Thamnophilus bridgesi*, *Trogon massena* y *Leptotila verreauxi* (Cuadro 2). En la mayoría de los casos, la frecuencia de visitas de la especies observadas fue igual o mayor en el interior del fragmento que en el resto de elementos del paisaje, a excepción de *Momotus momota* y *Ramphastos swainsonii*, que fueron más frecuentemente en la cerca viva y el borde del bosque, respectivamente (Cuadro 2).

Cuadro 2. Especies de mamíferos y aves registradas en cuatro elementos de un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Todas las especies se alimentan de frutos y fungen como dispersores de semillas potenciales. Para cada especie se indica la frecuencia de meses en que fueron observados en cada elemento del paisaje (n = 12 meses de observación).

Especies de vertebrados	Elemento del paisaje			
	Fragmento		Cerca Viva	Pastizal
	Interior	Borde		
CLASE MAMMALIA				
<i>Saimiri oerstedii oerstedii</i>	0.50	0.25	0.17	0
<i>Cebus imitator</i>	0.17	0.08	0	0
<i>Alouatta palliata palliata</i>	0.42	0	0.33	0
<i>Sciurus granatensis</i>	0.08	0	0	0
<i>Eira barbara</i>	0.17	0.08	0	0
<i>Procyon lotor</i>	0.08	0.08	0	0.08
<i>Galictis vittata</i>	0.17	0	0	0
<i>Canis latrans</i>	0.08	0	0	0
CLASE AVES				
<i>Thamnophilus bridgesi</i>	0.33	0	0	0
<i>Myiodynastes maculatus</i>	0.17	0	0	0
<i>Myiozetetes similis</i>	0.08	0	0	0
<i>Euphonia lanirostris</i>	0.08	0	0	0
<i>Momotus momota</i>	0.17	0	0.25	0
<i>Ramphastos swainsonii</i>	0.08	0.25	0	0.08
<i>Trogon massena</i>	0.25	0	0	0
<i>Pionus menstruus</i>	0.08	0	0	0
<i>Leptotila verreauxi</i>	0.25	0	0	0
<i>Penelope purpurascens</i>	0.17	0	0.17	0
<i>Tinamus major</i>	0.08	0	0	0
<i>Dendrocincla anabatina</i>	0.08	0	0	0
Número total de especies	20	5	4	2

5.2 Depredación de semillas control

En total, el 83% de las semillas control permanecieron en las trampas. El porcentaje de semillas depredadas fue de 17% y no varió entre la mayoría de los sitios estudiados, lo que reduce el potencial sesgo sobre la lluvia de semillas. Sin embargo, la proporción de

semillas depredadas difirió entre el borde y la cerca viva, siendo significativamente menor en la cerca viva ($F_{5,24} = 2.80$, $P = 0.02$; Figura 5).

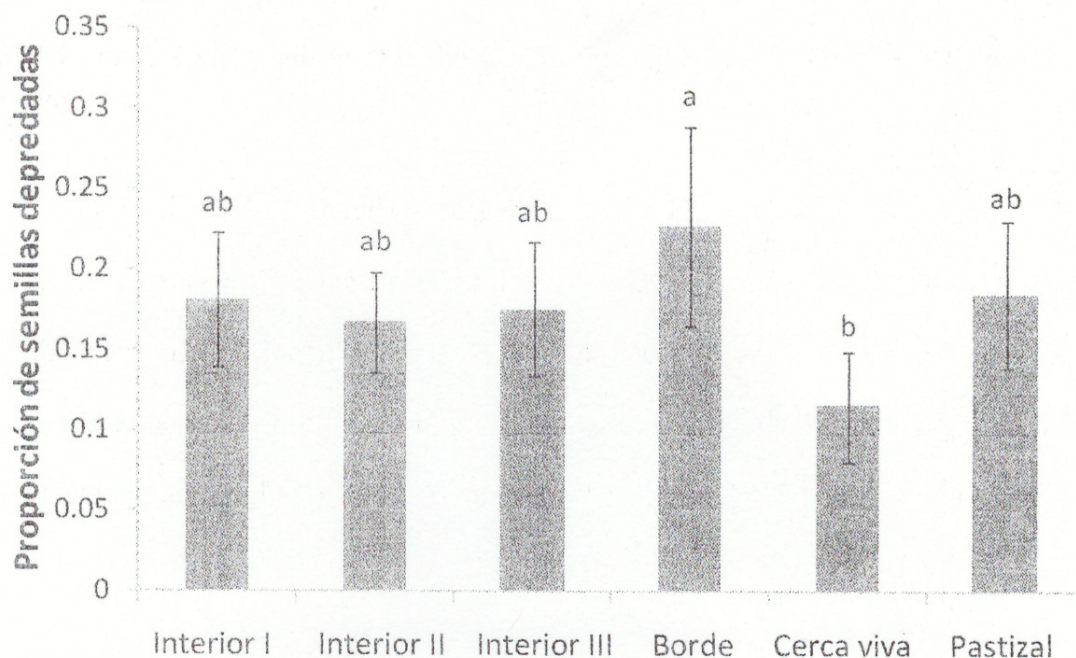


Figura 5. Proporción de semillas control depredadas en tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Se indican los promedios e intervalos de confianza al 95 %. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P = 0.02$).

5.3 Diferencias entre elementos del paisaje en riqueza de especies y abundancia de semillas

Un total de 942 semillas pertenecientes a 29 especies y 18 familias fueron colectadas durante los 12 meses. Del total, 447 eran semillas grandes (> 1 cm) y 495 semillas pequeñas (< 1 cm). En cuanto al síndrome de dispersión, 697 semillas (74%) fueron dispersadas por medios abióticos (anemocoria/autocoria), mientras que 245 semillas (26%) fueron dispersadas por animales (zoócoras). Las familias más frecuentes fueron

Bignoniaceae, Fabaceae y Malvaceae. Las especies más abundantes fueron *Ochroma pyramidale*, *Jacaranda caucana* e *Inga punctata* (Cuadro 3).

Cuadro 3. Familias y especies vegetales presentes en la lluvia de semilla colectada en un paisaje fragmentado en el Corregimiento de Limones, Punta Burica. Semillas clasificadas según el tamaño (grande = G / pequeño = P) y el mecanismo de dispersión (biótico = B / abiótico = A).

Familia	Especies	Tam	Disp	Elementos del paisaje ^a					
				Int I	Int II	Int III	B	CV	P
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>	G	B	0	6	1	1	40	0
Apocynaceae	<i>Mesechites trifidus</i>	G	A	1	0	0	1	0	0
Arecaceae	<i>Astrocaryum standleyanum</i>	G	B	0	1	1	0	0	0
Arecaceae	<i>Attalea butyracea</i>	G	B	0	0	1	0	0	0
Bignoniaceae	<i>Jacaranda caucana</i>	G	A	29	77	11	0	0	0
Bignoniaceae	<i>Martinella obovata</i>	G	A	10	0	1	0	1	0
Bignoniaceae	<i>Tabebuia guayacan</i>	G	A	0	0	0	0	1	0
Combretaceae	<i>Combretum laxum</i>	G	A	3	1	0	1	0	0
Combretaceae	<i>Terminalia oblonga</i>	G	A	0	1	1	0	0	0
Connaraceae	<i>Cnestidium rufescens</i>	G	A	0	11	0	0	0	0
Euphorbiaceae	<i>Croton schiedeanus</i>	P	A	35	11	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Inga cocleensis</i>	G	B	0	11	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Inga punctata</i>	G	B	9	6	39	39	13	0
Fabaceae	<i>Mucuna mutisiana</i>	G	A	0	0	4	0	0	0
Malphiaceae	<i>Bunchosia nitida</i>	G	B	0	0	0	0	3	0
Malphiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i>	G	B	0	0	0	0	2	0
Malvaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i>	P	A	7	15	8	10	3	0
Malvaceae	<i>Malvastrum coromandelianum</i>	P	A	0	0	0	0	0	13
Malvaceae	<i>Ochroma pyramidale</i>	P	A	50	50	59	101	18	25
Melastomataceae	<i>Miconia argentea</i>	P	B	10	0	11	0	0	0
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i>	G	A	5	0	0	0	0	0
Meliaceae	<i>Trichilia martiana</i>	P	B	0	4	0	0	2	0
Myristicaceae	<i>Virola cf. surinamensis</i>	G	B	0	0	0	4	12	0
Myrsinaceae	<i>Stylogyne turbacensis</i>	P	B	0	3	0	0	0	0
Rhamnaceae	<i>Gouania lupuloides</i>	P	A	0	29	18	0	0	0
Rubiaceae	<i>Faramea occidentalis</i>	G	B	0	8	0	8	1	0
Rubiaceae	<i>Psychotria horizontalis</i>	P	B	7	2	0	0	0	0
Sapindaceae	<i>Serjania mexicana</i>	G	A	38	16	27	0	1	0
Urticaceae	<i>Cecropia peltata</i>	P	A	0	4	0	0	0	0

^a Se indica el número de semillas dentro de cada elemento: Interior = Int; borde = B, cerca viva = CV y pastizal = P.

La riqueza total de especies y la abundancia total de semillas difirieron significativamente entre elementos del paisaje (Cuadro 4). En general, tanto la riqueza como la abundancia de semillas fueron mayores en el interior del bosque, aunque las diferencias más significativas se dieron al comparar el interior del bosque y el pastizal (pruebas de Tuckey, Figura 6).

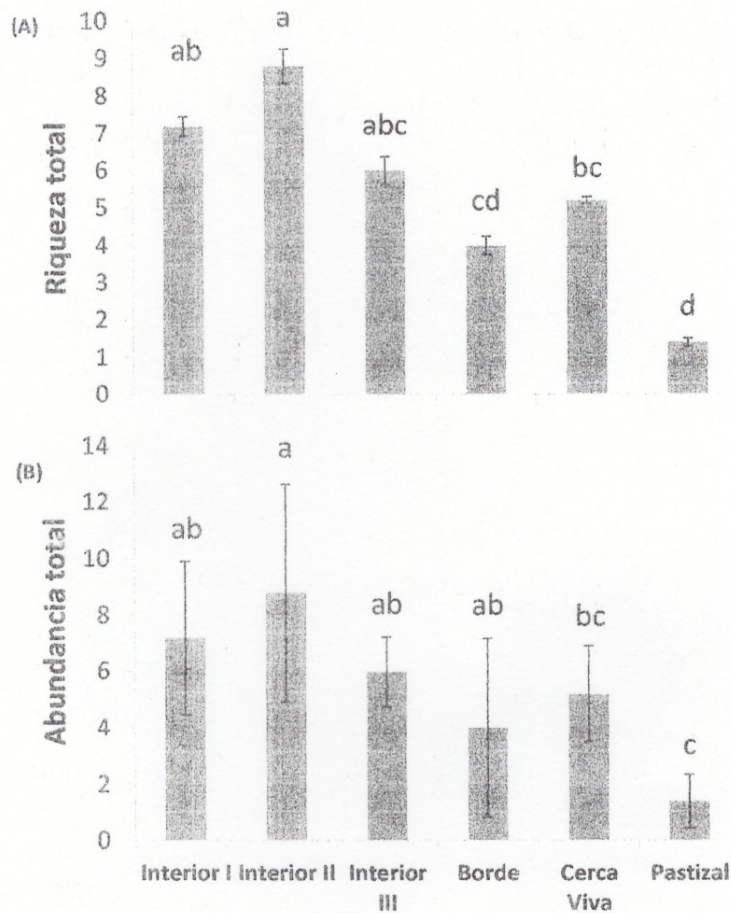


Figura 6. Riqueza total de especies (A) y abundancia de semillas (B) colectadas en tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Para cada caso se indican las medias y el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

La riqueza de especies dispersadas por animales no varió entre la mayoría de los sitios, a excepción del pastizal que no recibió semillas con este síndrome de dispersión (Cuadro 4; Figura 7a). La riqueza de especies dispersadas por medios abióticos fue mayor que la riqueza de especies dispersadas por animales en los elementos evaluados (Figura 7a-b), siendo mayor en el interior del bosque que en el pastizal (Figura 7b). La abundancia de semillas bióticas fue significativamente mayor en la cerca viva que en el pastizal (Figura 7c). Por el contrario, la abundancia de semillas abióticas fue mayor en los interiores del bosque y el borde que en la cerca viva y el pastizal (Cuadro 4; Figura 7d).

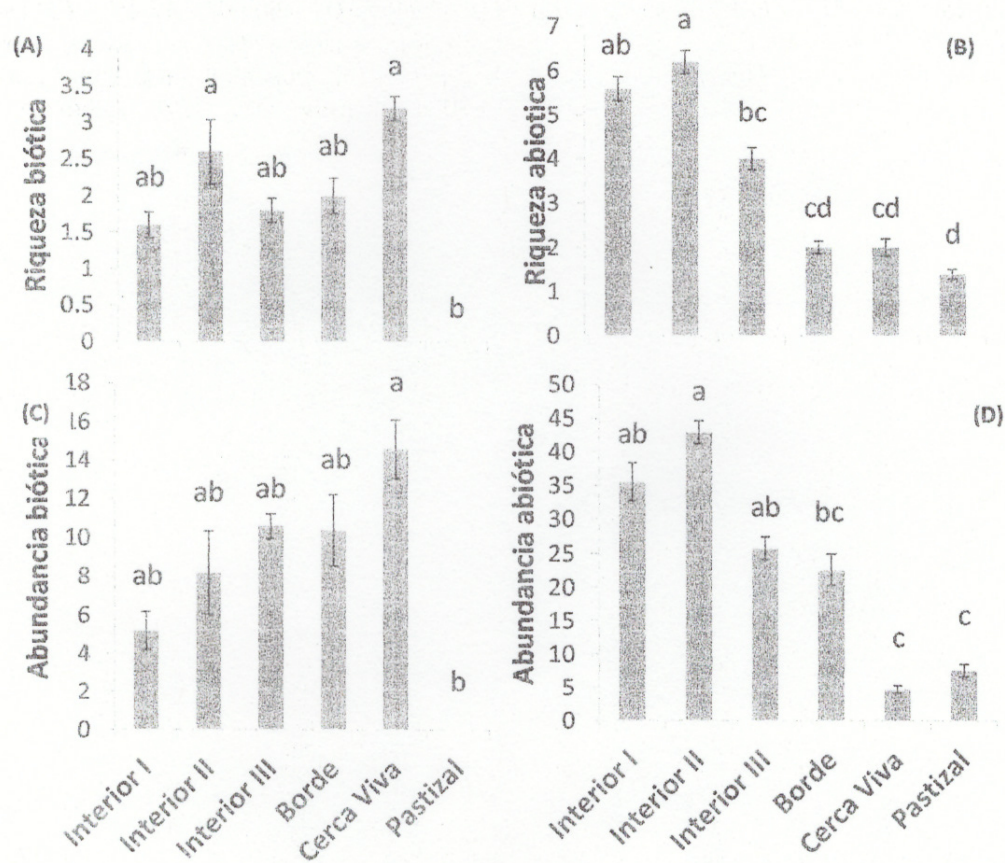


Figura 7. Riqueza de especies bióticas (A) y especies abióticas (B). Abundancia de semillas bióticas (C) y semillas abióticas (D), colectadas en tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Para cada caso se indican las medias y el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

En general, la riqueza de especies con semilla grande fue similar en la mayoría de los elementos del paisaje, con excepción del pastizal, donde sólo se colectaron semillas pequeñas (Cuadro 4; Figura 8a). Considerando las semillas pequeñas, la riqueza de especies tendió a ser mayor en el interior del fragmento que en el resto de elementos (Figura 8b). (Cuadro 4). Estos patrones fueron similares cuando se evaluó la abundancia de semillas grandes y pequeñas (Cuadro 4; Figura 8c-d).

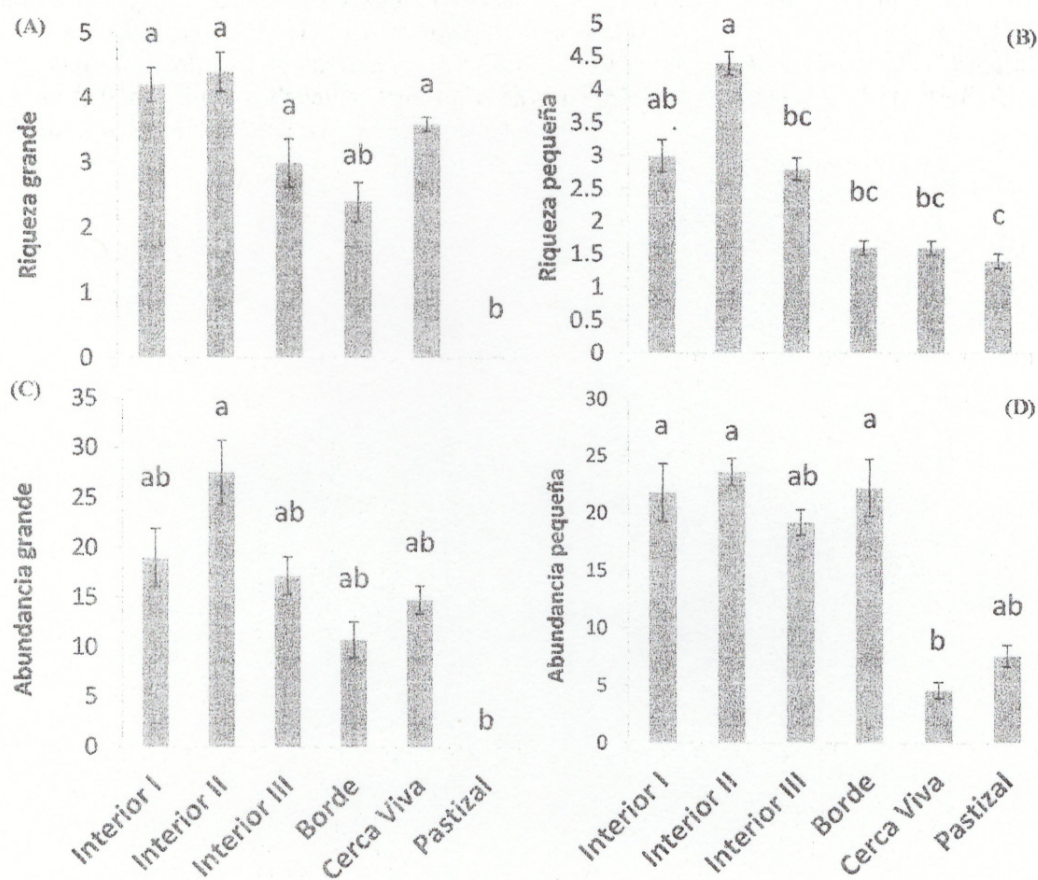


Figura 8. Riqueza de especies grandes (A) y especies pequeña (C). Abundancia de semillas grandes (B) y semillas pequeñas (D), colectadas en tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Para cada caso se indican las medias y el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

La riqueza de especies y abundancia de semillas inmigrantes fue mayor en el interior del bosque, seguido por la cerca viva. Los valores mínimos se registraron en el borde y en el pastizal (Cuadro 4; Figura 9a-b).

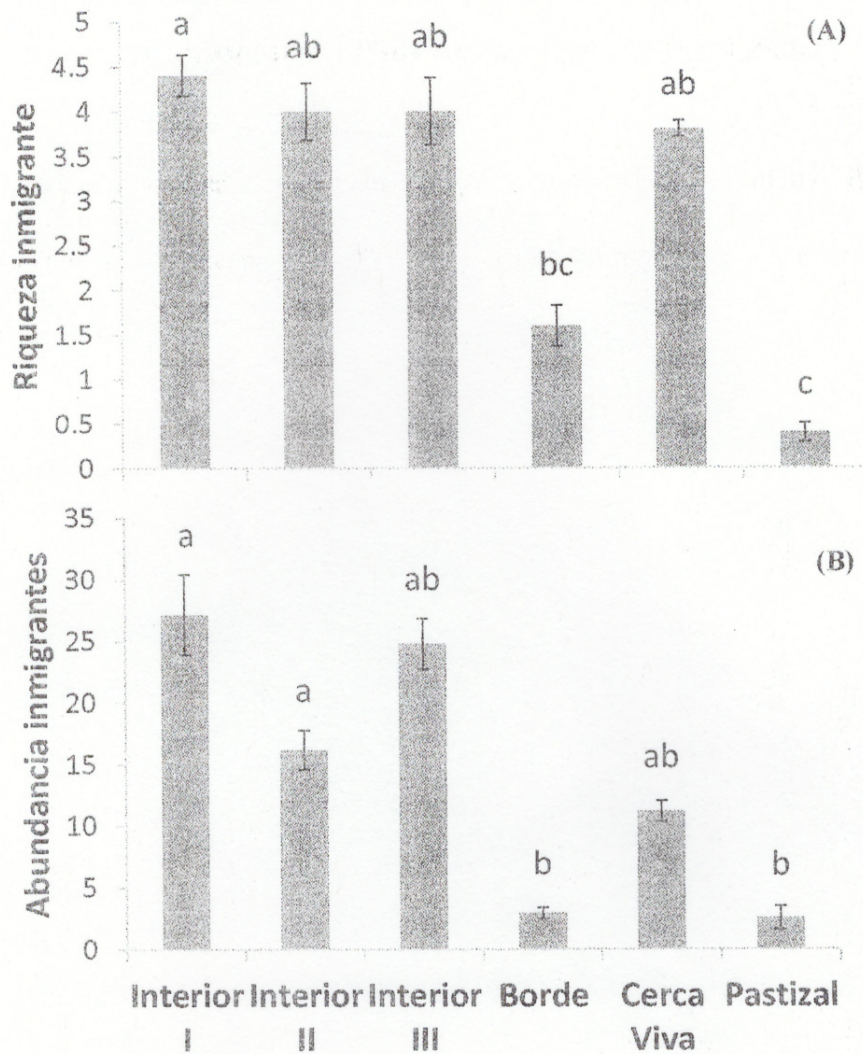


Figura 9. Riqueza de especies inmigrantes (A) y abundancia de semillas inmigrantes (B), colectadas en tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Para cada caso se indican las medias y el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Cuadro 4. Riqueza y abundancia de semillas colectadas en tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Además de los valores totales, se indican las diferencias para las especies dispersadas por animales (bióticas), por medios abióticos, las semillas de tamaño grande (> 1 cm de largo), las semillas pequeñas (< 1 cm), y las semillas inmigrantes (i.e. de las especies que no estaban presentes en la vegetación alrededor de cada trampa). Para cada caso se indican las medias (\pm Error Estándar, entre paréntesis). Letras diferentes indican diferencias significativas (Modelo Mixto, $P < 0.05$). Los valores de P con asterisco (*) indican que son menores a 0.004 (i.e. valor de significancia tras aplicar la corrección de Bonferroni para múltiples pruebas).

Variable de respuesta	Elemento del paisaje						R^2_{adj}	$F_{5,24}$	P
	Interior A	Interior B	Interior C	Borde	Cerca Viva	Pastizal			
Riq total	7.2 (0.3) ^A	8.8 (0.5) ^A	6 (0.4) ^{AB/C}	4 (0.2) ^{CD}	5.2 (0.1) ^{BC}	1.4 (0.1) ^D	0.72	16.04	<0.001*
Abun total	40.8 (2.7) ^{AB}	51.2 (3.9) ^A	36.4 (1.2) ^{AB}	33 (3.2) ^{AB}	19.4 (1.7) ^{BC}	7.6 (0.9) ^C	0.54	7.78	<0.001*
Riq Bióticas	1.6 (0.2) ^{AB}	2.6 (0.4) ^A	1.8 (0.2) ^{AB}	2 (0.2) ^{AB}	3.2 (0.2) ^A	0 ^B	0.35	4.16	0.007
Abun Bióticas	5.2 (1.0) ^{AB}	8.2 (2.1) ^{AB}	10.6 (0.6) ^{AB}	10.4 (1.8) ^{AB}	14.6 (1.5) ^A	0 ^B	0.22	2.64	0.049
Riq Abióticas	5.6 (0.3) ^{AB}	6.2 (0.3) ^A	4 (0.2) ^{BC}	2 (0.1) ^{CD}	2 (0.2) ^{CD}	1.4 (1.0) ^D	0.75	18.40	<0.001*
Abun Abióticas	35.6 (2.8) ^{AB}	43 (1.7) ^A	25.8 (1.7) ^{AB}	22.6 (2.3) ^{BC}	4.8 (0.6) ^C	7.6 (0.9) ^C	0.68	13.29	<0.001*
Riq Grandes	4.2 (0.3) ^A	4.4 (0.3) ^A	3 (0.4) ^A	2.4 (0.3) ^{AB}	3.6 (0.1) ^A	0 ^B	0.54	7.78	<0.001*
Abun Grandes	19 (2.9) ^{AB}	27.6 (3.2) ^A	17.2 (1.9) ^{AB}	10.8 (1.8) ^{AB}	14.8 (1.4) ^{AB}	0 ^B	0.32	3.73	0.012
Riq Pequeñas	3 (0.2) ^{AB}	4.4 (0.2) ^A	2.8 (0.2) ^{BC}	1.6 (0.1) ^{BC}	1.6 (0.1) ^{BC}	1.4 (0.1) ^C	0.62	10.42	<0.001*
Abun Pequeñas	21.8 (2.5) ^A	23.6 (1.2) ^A	19.2 (1.1) ^{AB}	22.2 (2.5) ^A	4.6 (0.7) ^B	7.6 (0.9) ^{AB}	0.41	4.98	0.003*
Riq Inmigrantes	4.4 (0.2) ^A	4 (0.3) ^{AB}	4 (0.4) ^{AB}	1.6 (0.2) ^{BC}	3.8 (0.1) ^{AB}	0.4 (0.1) ^C	0.57	8.78	<0.001*
Abun Inmigrantes	27.2 (3.3) ^A	16.2 (1.6) ^{AB}	24.8 (2.1) ^A	3 (0.4) ^B	11.2 (0.8) ^{AB}	2.6 (1.0) ^B	0.51	6.97	<0.001*

5.4 Diferencias en composición de especies entre elementos del paisaje

En general, los pares de sitios compartieron en promedio 25% (DS \pm 14 %) de las especies de semillas. Los sitios más similares entre sí fueron el borde y la cerca viva, que compartieron 42.9% de las especies (Figura 10). La composición de especies en los sitios de interior del fragmento fue más similar entre sí, que con otros sitios como el borde, la cerca viva o el pastizal. El pastizal fue el sitio más disímil (mayor diversidad beta), compartiendo sólo el 7.8% de las especies con el resto de sitios.

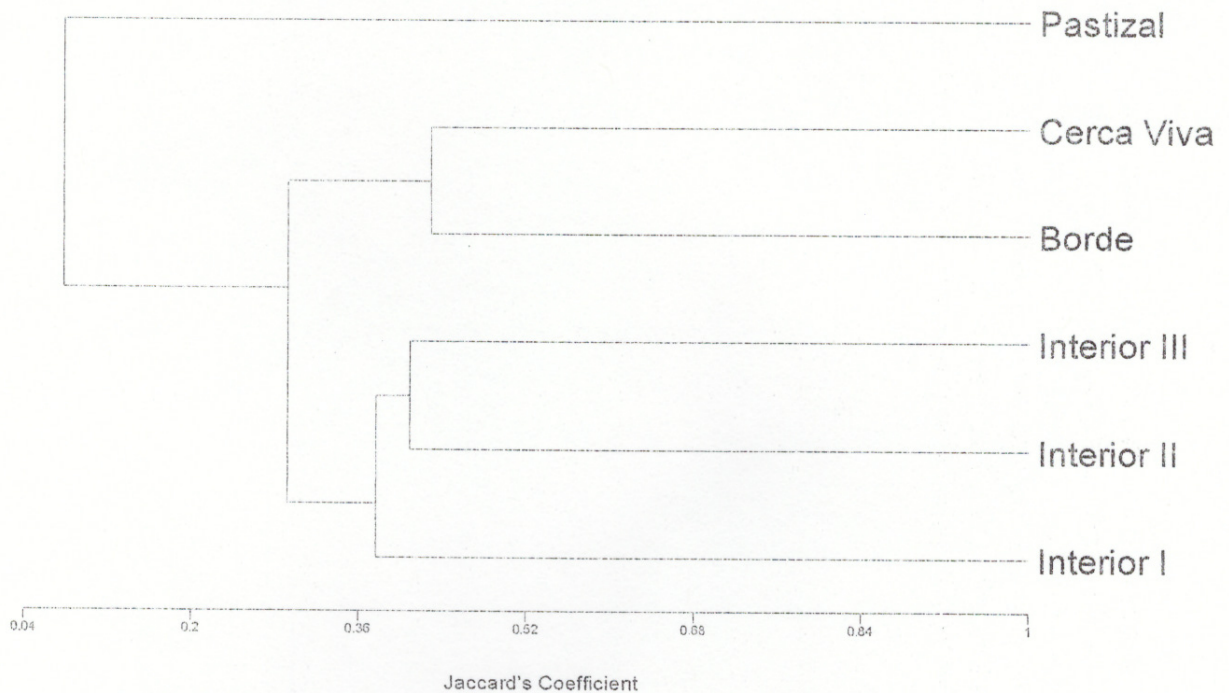


Figura 10. Similitud en composición de especies de semillas colectadas en tres áreas del interior de un fragmento, un borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá.

5.5 Diferencias en composición de especies entre elementos del paisaje

Las curvas de rango abundancia revelaron diferencias significativas en la equitatividad de la comunidad (ANCOVA, $F_{5,64} = 3.4$, $P = 0.009$; Figura 11). En particular, el borde del fragmento fue el sitio más inequitativo, ya que estuvo fuertemente dominado por *Ochroma pyramidale* e *Inga punctata*, con 85% de las semillas colectadas aquí. Los sitios de interior de bosque fueron los más equitativos. Estos sitios estuvieron dominados por *Ochroma pyramidale*, *Serjania mexicana*, *Croton schiedeanus*, *Jacaranda caucana*, *Inga punctata* y *Gouania lupuloides*. De estas especies, solo *I. punctata* es de dispersión biótica, por lo que el interior del bosque estuvo dominado por especies de dispersión abiótica (77% de las semillas colectadas en este sitio). En relación al tamaño de las semillas, de estas 6 especies, tres son especies de semillas pequeñas (*O. pyramidale*, *C. schiedeanus*, y *G. lupuloides*) y tres especies de semillas grandes (*J. caucana*, *I. punctata* y *S. mexicana*).

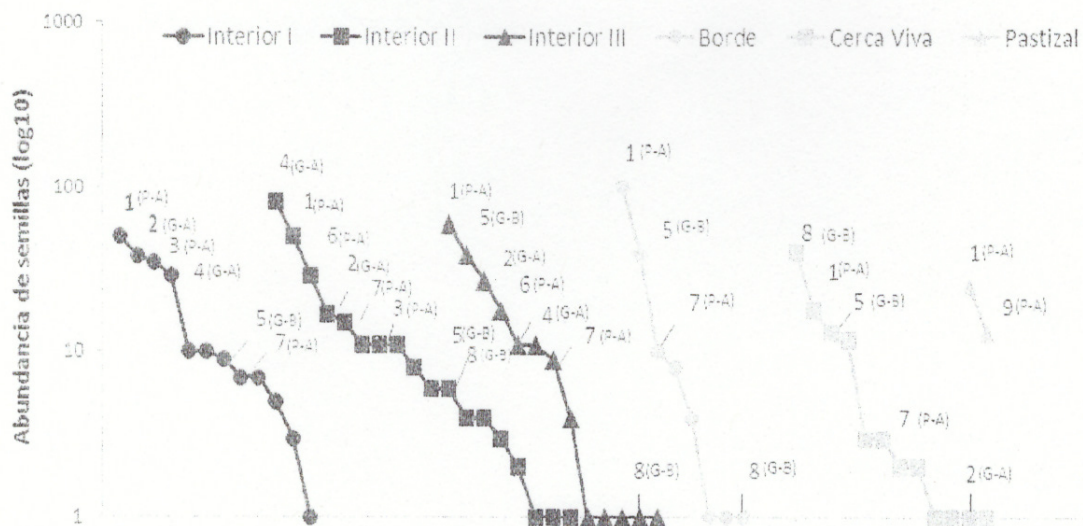


Figura 11. Gráfico de la distribución de la abundancia de semillas por especie (eje x), colectadas en la lluvia de semillas en relación a tres áreas del interior de un fragmento, un

borde fragmento-pastizal, una cerca viva y un pastizal en un paisaje fragmentado del Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá. Se indica con números la identidad de las tres especies más abundantes en cada sitio: 1. *Ochroma pyramidale*; 2. *Serjania mexicana*; 3. *Croton schiedeanus*; 4. *Jacaranda caucana*; 5. *Inga punctata*; 6. *Gouania lupuloides*; 7. *Guazuma ulmifolia*; 8. *Spondias mombin*; 9. *Malvastrum coromandelianum*. Con letras entre paréntesis se indican el tamaño (pequeño=P / grande =G) y el mecanismo dispersión (biótica=B / abiótica=A) de las especies dominantes en el sitio de estudio.

VI. DISCUSIÓN

En conjunto, los resultados indican que la lluvia de semillas en el corregimiento de Limones, Panamá, varía significativamente a través del paisaje. En particular, la abundancia y riqueza de semillas fue mayor en el interior del bosque que en el resto de elementos del paisaje, siendo el pastizal el sitio más pobre en especies, con sólo 2 especies. Esto puede estar relacionado con una mayor disponibilidad de fuentes de propágulos (i.e., árboles adultos) y mayor diversidad de fauna en el interior del bosque (20 especies durante el presente estudio) en comparación con el borde fragmento-pastizal (5 especies), la cerca viva (4 especies) y el pastizal (2 especies). Estas condiciones favorecen la llegada tanto de semillas locales, como de semillas inmigrantes procedentes de fuentes externas (Benítez-Malvido *et al.* 2001). De hecho, en este sentido, el interior del bosque y la cerca viva recibieron una mayor abundancia y riqueza de especies inmigrantes, lo que indica que el flujo de semillas es mayor en estos sitios. Consistente con esta idea, la equitatividad de la comunidad de semillas fue mayor en el interior del bosque y en la cerca viva. Sin embargo, en términos de composición de especies, la cerca viva fue más parecida al borde que al interior del bosque, siendo el pastizal el sitio más disímil. En conjunto, estos resultados indican que dispersión de semillas parece estar particularmente interrumpida en el pastizal.

Según Howe y Smallwood (1982), la mayoría de las especies de plantas en los trópicos son dispersadas por animales, por lo que se esperaba que la lluvia de semillas estuviese dominada por este grupo funcional. Sin embargo, la lluvia de semillas estuvo dominada por especies dispersadas por medios abióticos, particularmente por viento

(anemócoras), con 74% de todas las semillas colectadas. Esto concuerda con Willson (1993), quién demostró que el viento es un agente dispersor activo, que en bosques perturbados puede ser más efectivo que los animales dispersores. Así mismo, Jesus *et al.* (2012) demostraron que en un paisaje fragmentado del Bosque Atlántico de Brasil la lluvia de semillas estaba dominada por especies anemócoras, particularmente en los fragmentos más aislados. Estas especies tienden a ser pioneras, de semilla más pequeña, lo que facilita su dispersión y establecimiento en ambientes fragmentados (Tabarelli *et al.* 2008; Jesus *et al.* 2012). De hecho, es interesante que en el pastizal sólo se colectaron dos especies, las dos de semilla pequeña dispersadas por viento. Por tanto, a pesar de la gran diversidad de fauna en la región, los resultados sugieren que la lluvia de semillas está alterada en la región, ya que está sesgada hacia especies dispersadas por viento.

El borde fragmento-pastizal recibió una gran cantidad de semillas. Dado que el pastizal no tiene árboles que puedan servir de fuente de semillas y los bordes pueden ser poco atractivos para los animales (Murcia 1995; Estrada-Villegas *et al.* 2007), se esperaba que la lluvia de semillas fuese pobre en especies, particularmente en especies dispersadas por animales. Pero, dado que es muy iluminado, seco y recibe una mayor incidencia del viento que el interior del bosque (Brokaw 2002), se esperaba que la lluvia de semillas estuviese dominada por especies anemócoras, particularmente de semilla pequeña. Los resultados son consistentes con esta idea, ya que la comunidad de semillas fue muy inequitativa, debido a la dominancia de una especie anemócora de semilla pequeña (*Ochroma pyramidale*). Sin embargo, una especie de semilla grande dispersada por animales (*Inga punctata*) también fue muy abundante. Esta especie es demandante de luz y

es común en bordes y áreas abiertas, lo que puede explicar su abundancia en la lluvia de semillas de los bordes, ya que aquí se observó la menor riqueza y abundancia de especies inmigrantes, lo que indica que la mayoría de las semillas colectadas en este sitio provenían de árboles adultos presentes en el sitio. Estos resultados sugieren que la presencia de especies nativas que son focos de reclutamiento en las zonas de borde puede promover la regeneración del bosque (Bustamante y Grez 1995).

De manera muy interesante, la cerca viva recibió una mayor abundancia de especies dispersadas por animales, y una mayor riqueza y abundancia de semillas inmigrantes. Este resultado indica que este elemento del paisaje es visitado por animales dispersores de semillas. Harvey (2000), reportó resultados similares en áreas degradadas de Costa Rica, donde las cercas vivas recibieron altas densidades de semillas dispersadas por animales. Estos patrones pueden estar relacionados con la gran abundancia y diversidad de fauna que visita estos elementos del paisaje, los cuales son utilizados para moverse a través de paisajes fragmentos, e incluso para vivir. Por ejemplo, Pulido-Santacruz y Renjifo (2011), demostraron que en Colombia las cercas vivas compuestas por especies frutales nativas son visitadas por una gran cantidad de aves. Asensio *et al.* (2009) también demuestra que las cercas vivas son visitadas por monos aulladores, que se mueven y alimentan en estos sitios. Por lo tanto, la creación de cercas vivas en paisajes fragmentados representa una estrategia de manejo y conservación muy recomendable, que puede facilitar el movimiento de organismos y la dispersión de semillas, favoreciendo así la regeneración natural del bosque (Lang *et al.* 2003).

Como se esperaba, la lluvia de semillas del pastizal fue la más pobre en especies. Holl (1999) y Cubiña y Aide (2001) también observaron que los pastizales abandonados en Costa Rica y Puerto Rico, respectivamente, recibieron pocas especies de semillas, principalmente dispersadas por medios abióticos. Esto limita la recuperación de las zonas de pastizal (Holl 1999). Así, la continua y extensiva conversión de los bosques tropicales a pastizales ganaderos en Latinoamérica (Aide *et al.* 2012) tendrá resultados catastróficos, ya que no sólo limita el mantenimiento de la biodiversidad, sino también la resiliencia del ecosistema al limitar significativamente su capacidad de recuperación natural mediante la interrupción de la dispersión de semillas. En este sentido, es necesario fomentar que estos pastizales sean limitados con cercas vivas y que tengan árboles aislados en su interior para que se promueva el flujo de semillas.

VII. CONCLUSIONES

1. La dominancia de semillas anemócoras en toda la región y el gran recambio de especies entre sitios (i.e., poco intercambio de especies o gran diversidad beta) sugieren que la dispersión de semillas está alterada en todo el paisaje. En particular, *Ochroma pyramidale* (anemócora de semilla pequeña) fue la especie más abundante en el interior del bosque, el borde y el pastizal.
2. La abundancia de semillas y riqueza de especies difirió significativamente entre los elementos del paisaje evaluados. En particular, elementos con mayor cubierta vegetal, como el interior del bosque, recibieron una mayor abundancia y riqueza de semillas; contrario a elementos con vegetación pobre (e.g. pastizal) que recibieron pocas semillas y de pocas especies.
3. En los sitios con menor abundancia de dispersores y mayor exposición al viento (i.e., borde de bosque y pastizal) la riqueza de semillas zoócoras fue escasa (i.e., borde de bosque) o inexistente (i.e., pastizal), ya que estuvieron dominados por especies de semillas anemócoras.
4. La cerca viva fue el elemento que recibió una mayor abundancia de semillas dispersadas por animales, ya que es un elemento muy utilizado por los animales para moverse y alimentarse. De hecho, tanto la cerca viva con el interior del bosque fueron los sitios

donde se observaron un mayor número de semillas inmigrantes, lo que indica que la dispersión de semillas es más evidente en estos elementos del paisaje.

5. Este estudio evidencia la alteración del proceso de dispersión de semilla en paisaje fragmentado y su fuerte restricción en pastizales. La interrupción de la dispersión en el pastizal es un hallazgo que no pueden ser ignorados debido a que la creciente expansión del pastizal compromete la recuperación natural de estas zonas. También queda claro que la incorporación de cercas vivas en la matriz puede contribuir al proceso de dispersión y al mantenimiento de la diversidad local, por lo que su integración en planes de conservación sería valiosa para amortiguar los efectos de la fragmentación y promover la regeneración natural.

VIII. RECOMENDACIONES

1. Mantener, fortalecer e incrementar las cercas vivas como medio de conexión entre fragmentos-matriz y de esta manera proveer un sitio ocasional de alimentación para aves y monos principalmente.
2. Implementar programas de regeneración enfocados a estas especies dispersadas por animales, debido a la escasa abundancia y diversidad presente en la lluvia de semillas.
3. Establecer este tipo de estudio en otros fragmentos de bosque de Panamá y a diferentes altitudes, de manera que contribuyan a la implementación de planes de manejo que promuevan la regeneración natural de los bosques, que además garantice la conexión entre fragmentos y un hábitat para numerosas especies propias de la biodiversidad del occidente de Panamá, muchas de ellas en peligro de extinción.

IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aide, T.M., Clark, M.L., Grau, H.R., López-Carr, D., Levy, M.A., Redo, D., Bonilla-Moheno, M., Riner, G., Andrade-Núñez, M.J. y Muñiz, M. 2012. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* 45: 262–271.
- Aizen, M.A. y Feinsinger, P. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in argentine Chaco Serrano. *Ecological Applications* 4: 378–392.
- Alcántara, J.M., Rey, P.J., Sánchez-Lafuente, A.M. y Valera F. 2000. Early effects of rodent post-dispersal seed predation on the outcome of the plant–seed disperser interaction. *Oikos* 2: 362–370.
- Andrén, H. 1992. Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. *Ecology* 73: 794-804.
- Andrén, H. 1994. Effects of hábitat fragmetation on birds and mammals in lanscapes with different proportion of suitable hábitat- a review. *Oikos* 71: 335-366.
- Andrén, H. 1995. Effects of landscape composition on predation rates at habitat edges. En L. Hansson, L. Fahrig y G. Merriam, (eds), *Mosaic landscapes and ecological processes*, págs. 225-255. Springer, London.
- Andrén, H. y Angelstam, P. 1988. Elevated predation rates as an edge effect on habitat islands: experimental evidence. *Ecology* 69: 544-547.
- Angehr, G.R. y Dean, R. 2010. *The Birds of Panama: A Field Guide*. Cornell University Press. 456 págs.

- Angelstam, P. 1992. Conservation of communities the importance of edges, surrounding and landscape mosaic structure. En L. Hansson.(ed), Ecological principles of nature conservation: applications in temperate and boreal environments, págs. 9-70. Elsevier applied science, New York.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S. y Benítez-Malvido, J. 2008. Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in fragmented landscapes at Los Tuxtlas, Mexico. American Journal of Primatology 70: 69–77.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S., Benítez-Malvido, J. y Cuende-Fantón, C. 2007. The influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rainforest fragments. Biotropica 6: 760–766.
- Asensio, N., Arroyo-Rodríguez, V., Dunn, J. y Cristóbal-Azkarate, J. 2009. Conservation value of landscape supplementation for howler monkeys living in forest patches. Biotropica 41: 768–773.
- Ashworth, L., Aguilar, R., Galetto, L. y Aizen, M.A. 2004. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation?. Journal of Ecology 92: 717-719.
- Au, A.Y., Corlett, R.T. y Hau, B.C. 2006. Seed rain into upland plant communities in Hong Kong, China. Plant Ecology 186: 13–22.
- Barbosa, K.C. 2006. A importância da interação animal-planta na recuperação de áreas degradadas. En L.M, Barbosa. (Coord). Manual para recuperação de áreas degradadas

- do estado de São Paulo: matas ciliares do interior paulista, págs. 42-51. Instituto de Botânica. São Paulo.
- Benítez-Malvido, J., Martínez-Ramos, M. y Ceccon, E. 2001. Seed rain vs. seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. *Dissertatione Botanicae* 346: 285-203.
- Brokaw, N. 2002. La persistencia de las especies vegetales en los fragmentos de bosque neotropical. En MR; Guariguata y Kattan, G.H. (eds). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*, págs. 561-565. EULAC – GTZ. 1 ed. Ediciones LUR. Cartago, CR.
- Brosi, B.J., Shih, T. y Billadello, L. 2008. Polinización biótica y cambios en el uso de la tierra en paisajes dominados por humanos. En C.A., Harvey y Saénz, J.C (eds). *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*, págs. 106-135. INBIO. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Bustamante, R. y Grez, A. 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ambiente y Desarrollo* 11: 58-63.
- Calviño-Cancela, M. 2002. Spatial patterns of seed dispersal and seedling recruitment in *Corema album* (Empetraceae): the importance of unspecialized dispersers for regeneration. *Journal of Ecology* 90: 775–784.
- Carrasquilla, L. 2006. Clave para la identificación hasta familia y género de árboles y arbustos nativos de Panamá. Universidad de Panamá. Panamá, 34 págs.

- Chang, I., Jaén, E., Dimas, M., Castroverde, J., Holuck, B., Chen, A., Chanis, T., Coronado, A., Sánchez, Y. y Méndez, A. 2004. Estado del ambiente. En A. Adames (ed). Informe del estado del ambiente, págs. 31-86. Panamá.
- Chao, A. y Jost, L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93: 2533-2547.
- Charles-Dominique, P. 1993. Speciation and coevolution: an interpretation of frugivory phenomena. *Vegetation* 107: 75-85.
- Clark, J.S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S.T., Johnson, C., King, G.A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E., Webb, T. y Wyckoff, P. 1999. Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *BioScience* 48: 13-24.
- Condit, R., Pérez, R. y Daguerre, N. 2011. *Trees of Panama and Costa Rica*. Princeton University Press. United States of America. 493 Pp.
- Cordeiro, N.J y Howe, H.F. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1733-1741.
- Cosson, J.F., Pons, J.M y Masson, D. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and bats in French Guiana. *Journal of Ecology* 15: 515-534.
- Cubiña, A. y Aide, T.M. 2001. The Effect of Distance from Forest Edge on Seed Rain and Soil Seed Bank in a Tropical Pasture I. *Biotropica*, 33: 260-267.
- Cunningham, S.A. 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Biological Sciences* 267: 1149-1152.

- Dalling, J. 2002. Ecología de semillas. En M., Guariguata y Kattan, G. (eds.). Ecología y conservación de Bosques Neotropicales, págs. 345-377 Editorial Cartago, Libro Universitario Regional. Costa Rica.
- DeClerck, F., Chazdon, R., Holl, K.D., Milder, J.C., Finegan, B., Martinez-Salinas, A., Imbach, P., Canet, L. y Ramos, Z. 2010. Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present and future. *Biological Conservation* 143: 2301-2313.
- Del Castillo, R.F. y Ríos, M.A. 2008. Changes in seed rain during secondary succession in a tropical montane cloud forest region in Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 24: 433-444.
- Diogo, J. S., e Silva, R. B., Morais, E. B., Melo, I. R. S. y Voltolini, J.C. 2012. Edge effects on the vegetation structure in a fragment of semi-deciduous forest, Northeastern Brazil. *Revista Biociências* 18: 53-60.
- Dirzo, R. y Miranda, A. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function and diversity-A sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4: 444-447.
- Donalson, J., Nanni, I., Zachariades, C., Kemper, J., y Thompson, J.D. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology* 16: 1267-1276.
- Erlich, P.R y Wilson, E.O. 1991. Biodiversity studies: science and policy. *Science* 253: 758-772.

- Estrada-Villegas, S., Pérez-Torres, J. y Stevenson, P. 2007. Dispersión de semillas por murciélagos en un borde de bosque montano. *Ecotropicos* 20: 1-14.
- Fahmy T. 1995. XLSTAT Version 4. (<http://www.xlstat.com>).
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Reviews Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487-517.
- FAO. 2011. Situación de los bosques del mundo. www.fao.org.
- Finegan, B y Bouroncle, C. 2008. Patrones de fragmentación de los bosques de tierras bajas, su impacto en las comunidades y especies vegetales y propuestas para su mitigación. En C.A., Harvey, y Saenz, J.C. (eds.). *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*, págs. 139-178. INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Finegan, B., Céspedes, M., Sesnie, S.E., Herrera, B., Induni, G., Sáenz, J., Ugalde, J. y Wong, G. 2008. El monitoreo ecológico como herramienta de manejo para la conservación. Bases conceptuales y estructura del Programa de Monitoreo Ecológico Terrestre en Áreas Protegidas y Corredores Biológicos de Costa Rica. *Recursos Naturales y Ambiente* N° 54, págs. 66-73.
- Fischer, J. y Lindenmayer, D.B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16: 265-280.
- Forget, P.M. y Jansen, P. A. 2007. Hunting increases dispersal limitation in the tree *Carapa procera*, a nontimber forest product. *Conservation Biology* 21: 106-113.

- Forman, R. 1995. Land mosaics: the ecology of landscapes and region. Cambridge University Press, Cambridge . 632 págs.
- Galetti, M. y Dirzo, R. 2013. Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. *Biological Conservation* 163: 1-6.
- Galetti, M., Guevara, R., Côrtes, M.C., Fadini, R., Von Matter, S., Leite, A.B., Labecca, F., Ribeiro, T., Carvalho, C.S., Collevatti, R.G., Pires, M.M., Guimarães Jr, P.R., Brancalion, P.H., Ribeiro, M.C y Jordano, P. 2013. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science* 340: 1086-1090.
- Gardner, T., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R., Harvey, C., Peres, C. y Sodhi, N. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters* 12: 561-582.
- Gascon, C., Lovejoy, T., Bierregaard, R., Malcolm, J., Stouffer, P., Vasconcelos, H., Laurance, W., Zimmerman, B., Tocher, M. y Borges, S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91: 223-229.
- Gentry, A.H. 1993. Woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru). Conservation International, Washington, USA. 895 págs.
- Gillespie, T.R y Chapman, C.A. 2006. Prediction of parasite infection dynamics in primate metapopulations based on attributes of forest fragmentation. *Conservation Biology* 20: 441-448.
- González, L.G. 2005. Árboles y arbustos comunes del Parque Internacional La Amistad. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. INBIO. 286 págs.

- González-Varo, J.P., Arroyo, J. y Aparicio, A. 2009. Effects of fragmentation on pollinator assemblage, pollen limitation and seed production of Mediterranean myrtle (*Myrtus communis*). *Biological Conservation* 142: 1058-1065.
- Grafen, A. y Hails, R. 2002. *Modern statistics for the life sciences*. Oxford University Press, Oxford. 351 págs.
- Guevara, S., Purata, S. E. y Van Der Maarel, E. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetation* 66: 77-84.
- Hanski, I. 1999. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos* 87: 209-219.
- Harris, L.D. y Silva-Lopez, G., 1992. Forest fragmentation and the conservation of biological diversity. En P.L., Fiedler, y Jain, S.K. (eds.), *Conservation Biology: The Theory and Practice of Nature Conservation Preservation and Management*, págs. 197-237. Chapman & Hall, New York.
- Harvey, C.A. 2000. Windbreaks enhance seed dispersal into agricultural landscape in Monteverde, Costa Rica. *Ecological Applications* 10: 155-173.
- Herrera, J.M. y García D. 2010. Effects of forest fragmentation on seed dispersal and seedling establishment in Ornithochorous trees. *Conservation Biology* 24: 1089-1098.
- Holl, K.D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31:229-242.
- Howe, H.F. y Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.

- Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- Ibáñez, A. 2006. Golfo de Chiriquí: ecosistemas y conservación de la zona insular y costera. The Nature Conservancy, Panamá. 116 Págs.
- Ingle, N.R. 2003. Seed dispersal by wind, birds, and bats between Philippine montane rainforest and successional vegetation. *Oecologia* 134: 251-261.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American naturalist*: 501-528.
- Janzen, D.H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 105-116.
- Jesus, F.M., Pivello, V.R., Meirelles, A.T., Franco, G.A.D.C. y Metzger, J.P. 2012. The importance of landscape structure for seed dispersal in rain forest fragments. *Journal of Vegetation Science* 23: 1126-1136.
- Jordano, P., García, C., Godoy, J.A. y García-Castaño, J.L. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the national academy of sciences* 104: 3278-3282.
- Kattan, G. 2002. Fragmentación de patrones y mecanismos de extinción de especies. En M.R. Guariguata y Kattan, G.H. (eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*, págs. 561-590. EULAC - GTZ. 1 ed. Ediciones LUR. Cartago, Costa Rica.

- Knörr, U.C. y Gottsberger G. 2012. Differences in seed rain composition in small and large fragments in the northeast Brazilian Atlantic Forest. *Plant Biology* 14: 811-819.
- Kollmann, J. 2000. Dispersal of fleshy-fruited species: a matter of spatial scale?. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3: 29-51.
- Kovach, W.L. 1998. MVSP—a multivariate statistical package for windows, ver. 3.0. Pentraeth, Wales: Kovach Computing Services.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row Publishers. New York, NY. USA. 654 p.
- Kruess, A. y Tschardtke, T. 2000. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia* 122: 129-137.
- Kupfer, J.A., Malanson, G.P y Scott, B.F. 2006. Not Seeing the Ocean for the Islands: The Mediating Influence of Matrix-Based Processes on Forest Fragmentation Effects. *Global ecology and biogeography* 15: 8-20.
- Kurten, E.L. 2013. Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biological Conservation* 163: 22-32.
- Lang, I., Gormley, L.H.L., Harvey, C.A. y Sinclair, F.L. 2003. Composición de la comunidad de aves en cercas vivas de Río Frío, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 39: 86-92.
- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G. y Sampaio, E. 2002. *Ecosystem*

- decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605–618.
- Laurance, W.F. 1997. Hyper-disturbed parks: edge effects and the ecology of isolated rainforest reserves in tropical Australia. En W.F. Laurance y R.O. Bierregaard Jr. (eds). *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*, págs. 71-83 University of Chicago Press, Chicago.
- Levey, D.J., Tewksbury, J.J. y Bolker, B.M. 2008. Modelling long-distance seed dispersal in heterogeneous landscapes. *Journal of Ecology* 96: 599–608.
- Levine, J.M. y Murrell, D.J. 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 549-574.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27: 209–220.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. 286 págs.
- Martensen, A.C., Pimentel, R.G. y Metzger, J.P. 2008. Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: implications for conservation. *Biological Conservation* 9: 2184–2192.
- Martínez-Ramos, M y García-Orth, X. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 69-84.
- Maunder, M. y Clubbe, C. 2002. Conserving tropical botanical diversity in the real world. En Maunder, M., Clubbe, C. Hankamer, C. y Groves, M. (eds). *Lant conservation in the tropics*, págs. 30-48. The Royal Botanic Garden, Kew UK

- McConkey, K.R., Prasad, S., Corlett, R.T., Campos-Arceiz, A., Brodie, J.F., Rogers, H. y Santamaría, L. 2012. Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation* 146: 1-14.
- Melo, F.P.L., Dirzo, R. y Tabarelli, M. 2006. Biased seed rain in forest edges: evidence from the Brazilian Atlantic forest. *Biological conservation* 132: 50-60.
- Melo, F.P.L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M. y Tabarelli, M. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 461-468
- Melo, F.P.L., Martínez-Salas, E., Benítez-Malvido, J. y Ceballos, G. 2010. Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 26: 35-43.
- Mena, J.L. 2010. Respuesta de los murciélagos a la fragmentación del bosque en Pozuzo, Perú. *Revista Perú Biológica* 17: 277-284.
- Méndez-Carvajal, P. 2012. Estudio de diversidad de mamíferos en cuatro hábitats de transición asociados a una plantación de teca (*Tectona grandis*) dentro de la cuenca del canal de Panamá, Las Pavas, Chorrera, Panamá. *Tecnociencia* 12: 55-78.
- Méndoza, R. 2009. Inventario florístico de la división Magnoliophyta del sendero "corpachi" ubicado en terrenos del Primer Ciclo de Punta Burica. Panamá. 40 Págs.
- Mitsch, W.J. y Wilson, R.F. 1996. Improving the success of wetland creation and restoration with know-how, time, and self-design. *Ecological Applications* 6: 77-83.

- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Myers, N. 1985. Tropical deforestation and species extinction: the latest new. *Futures* 17: 451-463.
- Nathan, R., y Muller-Landau, H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278- 285
- Pinto, S.R.R., Mendes, G., Santos, A.M.M., Dantas, M., Tabarelli, M. y Melo, F.P.L. 2010. Landscape attributes drive complex spatial microclimate configuration of Brazilian Atlantic forest fragments. *Tropical Conservation Science* 3: 389-402.
- Pivello, V.R., Petenon, D., Moraes de Jesus, F., Meirelles, S.T., Vidal, M.M., Soares, R., Daher, G.A. y Metzger, J.P. 2006. Chuva de sementes em fragmentos de Floresta Atlântica (São Paulo, SP, Brasil), sob diferentes situações de conectividade, estrutura florestal e proximidade da borda. *Acta Botanica Brasilica* 20: 845-859.
- Pulido-Santacruz, P., y Renjifo, L.M. 2011. Live fences as tools for biodiversity conservation: a study case with birds and plants. *Agroforestry systems* 81: 15-30.
- Ridley, H.N. 1930. The dispersal of plants throughout the world. *Nature* 127: 399-440.
- Robbins, C.S. 1979. Effect of forest fragmentation on bird populations. En R.M. DeGraaf y K.E. Evans, (eds). *Management of north central and north-eastern forests for nongame birds*, págs. 198-212. U.S. Department of Agriculture Forest Service, General Technical Report NC-51. Minnesota.

- Rovere, A.E. y Premoli, A.C. 2005. Dispersión asimétrica de semillas de *Embothrium coccineum* (Proteaceae) en el bosque templado de Chiloé, Chile. *Ecología Austral* 15: 1-17.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. y Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation a: review. *Conservation biology* 5: 18-32.
- Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107: 15-29.
- Silva, J.M., Uhl, C. y Murrey, H. 1996. Plant Succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation Biology* 10: 491-503.
- Sisk, T. D. 1991. Distribution of birds and butterflies in heterogenous landscapes. Ph.D. Dissertation, Stanford University, Stanford, California. 378 págs.
- Stoner, K.E., Riba-Hernandez, P., Vulinec, K. y Lambert, J.E. 2007. The role of mammals in creating and modifying seed shadows in tropical forests and some possible consequences of their elimination. *Biotropica* 39: 316-327.
- Tabarelli, M., Lopes, A.V., y Peres, C.A. 2008. Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. *Biotropica* 40: 657-661.
- Tabarelli, M., Mantovani, W. y Peres, C.A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.

- Tabarrelli, M. y Peres, C. 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation* 106: 165-176.
- Terborgh, J. y Winter, B. 1980. Some causes of extinction. En M.S., Soule y Wilcox, B.A. (eds). *Conservation Biology: an evolutionary-ecological perspective*, págs. 199-133. Siquer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Tosi, J. A. 1971. *Inventariación y demostraciones forestales, Panamá: zonas de vida*. Organización de las Naciones Unidas para el Desarrollo, Roma. 123 p.
- Turner, M. 1996. Species Loss in Fragments of Tropical Rain Forest: A Review of the Evidence. *Journal Applied Ecology* 33: 200-209.
- van der Pijl, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, New York. 214 págs.
- Van Loon, A.H., Soomers, H., Schot, P.P., Bierkens, M.F.P., Griffioen, J. y Wassen, M.J. 2011. Linking habitat suitability and seed dispersal models in order to analyse the effectiveness of hydrological fen restoration strategies. *Biological Conservation* 144: 1025-1035.
- Wang, B.C. y Smith, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379-385.
- Wilcock, C. y Neiland, R. 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in Plant Sciences* 7: 270-277.

- Willson, M.F. 1993. Dispersal mode, seed shadow and colonization patterns. *Vegetatio* 107: 261-280.
- Woodson, R. E. y Schery, R. W. collaborators. 1943–1980. Flora of Panama, published in *Annals of the Missouri Botanical Garden* (checklist and index in D'Arcy 1987).
- Wunderle, J.M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forestry Ecology and Management* 99: 223-235.
- Zamora, N.V., Q.M. Jiménez y L.J. Poveda. 2004. *Árboles de Costa Rica. Volumen III*, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. INBIO. 556 págs.



ANEXOS



Descripción de las especies presente en la lluvia de semilla recolectada en un paisaje fragmento en el Corregimiento de Limones, Punta Burica, Panamá

ANACARDIACEAE

Spondias mombin L.

Nombre común: Jobo

Árbol de 18 m de alto y de 45 cm de diámetro; corteza exterior gris con protuberancias corchosas dura, en el interior rosada. Hojas imparipinnadas y alternas, con 9 a 19 folíolos, opuestos en el extremo apical del raquis y subopuestos hacia la base; folíolos de 3 a 20 cm de largo y de 2 a 5 cm de ancho, oblongos, con ápice acuminado, bordes enteros y base desigual; pecíolos de 5 a 12 cm de largo, pulvinados en la base. Flores blancas y pequeñas. Frutos globosos de 2 a 3 cm de largo, verdes cuando inmaduros, tornándose amarillos al madurar, una semilla por fruto, de hasta 2 cm de largo.

Dato ecológico: Los frutos son observados de julio a octubre, la semilla es dispersadas por animales.

Uso: Especie preferida para cercas vivas, fruto comestible, las hojas y raíces se usan para cicatrizar heridas.

APOCYNACEAE

Mesechites trifidus (Jacq.) Müll. Arg.

Liana leñosa con látex blanco. Hojas simples, opuestas y elípticas, de 11 cm de largo y 5 cm de ancho, con ápice acuminado y base redondeada. Flores blancas con la parte central verde. Frutos en folículo glabro de 12 cm de largo, comprimido y unido en el extremo apical, con muchas semillas lineales, de 1 cm de largo, apicalmente plumosas, con el penacho de pelo de 2-3 cm de largo.

Dato ecológico: Frutos observados en marzo; semilla dispersada por el viento.

ARECACEAE

Astrocaryum standleyanum L.H. Bailey

Nombre común: Palma negra

Planta arborescente de 11 m de alto; tronco no ramificado y cubierto de espinas negras que miden aproximadamente 14 cm de largo. Hojas pinnadas y alternas, de hasta 3 m de largo, verdes en el haz y gris en el envés; pecíolos y raquis con espinas. Inflorescencias tipo racimo. Flores blancas o amarillentas. Frutos en drupas elipsoidales, de 5 cm de largo y termina en una punta aguda, verdes cuando inmaduros; tornándose anaranjados al madurar; una semilla por fruto; de 3.5 cm de largo.

Dato ecológico: Flores y frutos son observados de febrero a septiembre; semillas dispersada por animales.

Uso: La madera es empleada en construcciones rurales.

Attalea butyracea (Mutis ex L. f.) Wess. Boer

Nombre común: Palma real

Planta arborescente de 13 m de alto y de 60 cm de diámetro; tronco no ramificado. Hojas pinnadas, de aproximadamente 6 m de largo; pecíolos con una lígula basal grande. Inflorescencias en racimos grandes, colgantes. Flores blancas y pequeñas. Frutos oblongos o elipsoides, de 6 cm de largo, verdes cuando inmaduros y amarillentos al madurar, con residuos estigmáticos apicales, internamente con muchas fibras; semillas de 4 cm de largo.

Dato ecológico: Flores y frutos de abril a septiembre, semilla dispersada por animales.

Uso: Las hojas son utilizadas en la fabricación de techos en comunidades rurales y los frutos contienen un aceite utilizado para el consumo humano.

BIGNONIACEAE

Jacaranda cancana Pittier

Nombre común: Nazareno

Árbol de 21 m de alto y 37 cm de diámetro, corteza parda. Hojas bipinnadas, de 8 a 18 pares de pinnas, cada una de las cuales puede presentar de hasta 23 folíolos, elípticos, con ápice agudo, bordes enteros a veces dentados y base desigual, pecíolos pulvinados en la

base, con tricomas membranaceos. Inflorescencia en panícula terminal. Flores con corola externamente azul-púrpura y en el interior blanco. Frutos en cápsulas oblongo-comprimidas de 8 a 14 cm de largo, margen ondulado, verdes cuando inmaduras, tornándose negros y dehiscentes al madurar; semillas de aproximadamente 3.5 cm incluyendo alas suborbiculares.

Dato ecológico: Las flores y frutos son observados de febrero a noviembre; semillas dispersadas por el viento.

Uso: Los árboles de esta especie por su rápido crecimiento rápido pueden emplearse para recuperar ecosistemas degradados en lugares húmedos y como planta ornamental.

Martinella obovata (Kunth) Bureau & K. Schum.

Liana leñosa de ramitas cilíndricas, glabras y pseudoestípulas ausentes. Hojas glabras, bifolioladas, folíolos elíptico-ovados, de 5 cm de largo por 2 cm de ancho, levemente cordados en la base. Flores color lila. Frutos en cápsula lineares, fuertemente aplanada de 40 cm de largo por 1.2 cm de ancho, superficie lisa, aguda en los extremos, con vena media inconspicua o apenas visible; semillas de un 1 cm de largo, bialadas (5 cm de largo incluyendo alas), alas simétricas con extremo romos.

Dato ecológico: Frutos observados en mayo y junio; semillas dispersadas por el viento.

Tabebuia guayacan (Seem.) Hemsl.

Nombre común: Guayacán

Árbol de 15 m de alto; corteza exterior con fisuras verticales poco profundas. Hojas palmaticompuestas y opuestas, con 5 folíolos generalmente, de 5 a 15 cm de largo y de 3 a 7 cm de ancho, ovados o lanceolados, con ápice acuminado; pecíolos de 7 cm de largo. Flores amarillas y en forma de campana, glabra en el exterior y ligeramente pubescente en el interior. Frutos en cápsula linear cilíndricas de 30 cm de largo, verdes cuando inmaduros y con la superficie exterior ondulada, tornándose negros y dehiscentes al madurar, con numerosas semillas; semillas aladas, de 1.2 cm de largo, con alas membranosas.

Dato ecológico: Frutos observados en marzo y abril; semillas dispersadas por el viento. Es considerada una especie vulnerable por la UINC (2013) y la ANAM (2008).

Uso: Madera utilizada para construcciones de puentes, entre otros. También es utilizada como planta ornamental.

COMBRETACEAE

Combretum laxum Jacq.

Liana con tronco cilíndrico. Hojas simples, opuestas, elípticas y de margen entero. Inflorescencias en panículas formadas de espigas terminales. Flores blancas. Frutos seco, en sámaras y formados por cuatro alas, de 1.5 cm de largo y de 0.5 cm de ancho.

Dato ecológico: Fruto observado en marzo.

Terminalia oblonga

Nombre común: Guayabón

Árbol hasta de 25 m de altura; tronco con raíces tablares. Hojas simples, alternas, con ápice agudo y borde enteros. Flores amarillentas. Frutos samaroides, de 3 de cm de ancho, con dos alas papirosas, marrón amarillentos cuando maduros.

Dato ecológico: Fruto observados de diciembre a marzo; semilla dispersada por el viento.

Uso: Su madera es empleada para cercas.

CONNARACEAE

Cnestidium rufescens Planch.

Liana de tronco cilíndrico; ramitas con tricomas ferrugíneos y tomentosos. Hojas imparipinnadas y alternas, con 9 folíolos, opuestos en el raquis; folíolos de 3 cm de largo y 4 cm de ancho, obovados o elípticos, con ápice agudo o redondeado, bordes enteros y base redondeada, el envés cubierto de tricomas ferrugíneos y tomentosos; pecíolos de 2 a 5 cm de largo, pulvinados en la base. Flores blancas. Frutos en folículos solitarios, de 2 cm de largo y 1 cm de ancho, ferrugíneo tomentosos en el exterior, semilla de 1.3 cm largo, negros cuando maduros, con un arilo basal naranja.

Dato ecológico: Los frutos son observados de diciembre a febrero; semillas dispersadas por la gravedad (barocoria).

EUPHORBIACEAE

Croton schiedeanus Schldl.

Nombre común: Colpachi

Árbol de 15 m de alto; tronco con la corteza exterior amarillenta; ramitas terminales cubiertas de escamas lepidotas, doradas. Hojas simples y alternas, de 7 a 25 cm de largo y de 3 a 9 cm de ancho, elípticas a oblongas, con ápice acuminado, bordes enteros y base redondeada; con pelos escamosos dorados en el envés; estípulas pequeñas y deciduas; pecíolos de 1 a 4 cm de largo y pulvinados en ambos extremos. Inflorescencia racemiforme, axilares de 3 cm de largo. Flores verdes. Frutos en cápsulas globosas, de 1 a 1.5 cm de largo y de 0.5 a 1 cm de diámetro, trilobulados, lepidoto y con pequeñas proyecciones (verrugosa); semillas comprimidas de 0.7 cm de largo.

Dato ecológico: Flores y frutos observados de abril a septiembre, dispersión de semillas por la gravedad.

Uso: Tronco utilizado para estacas de cercas y leña.

FABACEAE

Sub-Familia: Mimosoideae

Inga cocleensis Pittier

Nombre común: Guaba

Árbol de 20 m de alto y 12 cm de diámetro, tronco recto y cilíndrico. Hojas paripinnadas y alternas, 4-8 pares de folíolos; 4 a 20 cm de largo y de 3 a 5 cm de ancho, lanceolados, el raquis de unos 16 cm de largo, sin alas, pubescentes como el pecíolo, glándulas interfoliarias sésiles y en forma de cúpula. Flores blancas y con estambres numerosos. Fruto subcilíndricos, longitudinalmente sulcados, ferruginoso-tomentosos, retorcidos.

Dato ecológico: Frutos observados de noviembre a mayo; semillas dispersadas por animales.

Uso: La madera es usada para leña, además por el rápido crecimiento de esta especie puede emplearse en plantaciones para recuperar áreas degradadas.

Inga punctata Willd.

Nombre común: Guaba

Árbol de 15 m de alto y 14 cm de diámetro. Hojas paripinnadas, alternas con 4 a 6 folíolos, folíolos de hasta 11 cm de largo y 5 cm de ancho, elíptico o lanceolados, bordes enteros; estípula decidua, pecíolos de 3 cm largo, puberulentas como las ramitas; raquis sin alas,

pero con glándulas interfoliarias en forma de disco, a veces incospicuas. Fruto en legumbre, linear-oblongas, de unos 10 cm. de largo y 2.3 cm de ancho, ligeramente arqueada, ligeramente pubescentes, aplanado, verde cuando inmaduros.

Dato ecológico: Florece y fructifica durante todo el año; semillas dispersadas por animales.

Usos: El arilo que cubre las semillas es comestible, por su rápido crecimiento árboles de esta especie pueden emplearse en plantaciones mixtas para recuperación de áreas degradadas.

Sub-Familia: Papilionoideae

Mucuna mutisiana (Kunth) DC.

Nombre común: Ojo de venado

Liana con tallos cilíndrico. Hojas trifoliadas, los folíolos de 7-12 cm de largo, ovadas, ápice acuminado, basalmente obtusas o redondeadas. Flores verde-amarillentas. Fruto en legumbre de pocas semillas, de 6-15 cm de largo, 5.3 cm de ancho, constreñida entre las semillas y ondulado a lo largo del margen, transversalmente u oblicuamente surcado, toda la legumbre es cubierta por pelos urticantes de color marrón. Semillas sin brillo, de color marrón-oscuro, convexo-discoide y un hilo lineal alrededor de 3/4 de la periferia, la testa dura, casi pedernal.

Dato ecológico: Frutos observados de diciembre a febrero; semillas dispersadas por la gravedad.

Uso: Las semillas de esta especie se usan en la fabricación de collares, pulseras entre otros.

MALPIGHIACEAE

Bunchosia nitida (Jacq.) DC.

Nombre común: Cerezo de monte

Árbol de 7 m de alto; corteza exterior gris con manchas blancas. Hojas simples y opuestas, membranosas, de hasta 15 cm de largo y 9 cm de ancho, elípticas, acuminadas en el ápice, obtusos a agudos en la base, la superficie superior glabra, la superficie inferior persistentemente pubescentes y glauco, con glándulas, diseminadas especialmente cerca de la base, el margen un poco ondulado frecuentemente, pecíolos 4-10 mm de largo. Flores amarillas. Fruto una drupa ovoide, naranja cuando inmaduro y rojo en la madurez, de 2.5 cm de largo, con la base del estilo persistentes; semilla de 1.2 cm de largo.

Dato ecológico: Frutos son observados de agosto a enero; especie dispersada por animales.

Uso: El fruto maduro es comestible y su madera es empleada en postes.

Byrsonima crassifolia (L.) Kunth

Nombre común: Nance

Árbol de 12 m de alto, tronco exterior gris, ramitas terminales pubescentes. Hojas simples y opuestas, de 5 a 15 cm de largo y de 3 a 9 cm de ancho, elípticas con ápice agudo, borde

enteros y bases agudas; verdes en el haz y gris en el envés y presencia de pelos en forma de t, estípulas axilares y pubescentes. Frutos en drupas globosas, de 1.5 cm de largo, verde cuando inmaduros y amarillos al madurar, semillas de 1.1 cm de largo.

Dato ecológico: Las semillas son dispersadas por animales.

Usos: La madera es empleada en la fabricación de muebles, la corteza se utiliza para curtir y teñir pieles. Los frutos maduros son comestibles.

MALVACEAE

Guazuma ulmifolia Lam.

Nombre común: Guácimo

Árbol de 8 a 23 m de alto, corteza fisurada y de color negro. Hojas ásperas al tacto, simples y alternas, muy variables en forma y tamaño, generalmente alcanzan de 4 a 9 cm de largo y de 2 a 4 cm de ancho, lanceoladas, ápice acuminado, bordes dentados y base asimétrica, cordada a desigual, con tres venas principales saliendo desde la base; estípulas pequeñas y deciduas; pecíolo de 0.5 a 1 cm de largo y pulvinado en el ápice. Flores amarillas y pequeñas. Frutos en cápsulas oblongas y globosas, de 1.0 a 2.5 cm de largo, verdes cuando inmaduros, cubiertos de pequeñas protuberancias cónicas en el exterior, tornándose negros y dehiscentes al madurar; semillas numerosas de aproximadamente 3 mm.

Dato ecológico: Flores y frutos son observados de enero a junio; dispersión por gravedad.

Usos: La madera es empleada en construcciones internas y como leña. La corteza, hojas, flores y frutos tienen uso en la medicina tradicional.

Malvastrum coromandelianum (L.) Garcke

Nombre común: escobilla

Arbusto de hasta 1 m de altura, cubierto de tricomas simples. Hojas alternas, ovadas o lanceoladas, de 2-8 cm de longitud; pecíolo delgado de hasta 2.5 cm de largo. Flores solitarias, dispuestas en la axila de las hojas con pedúnculos cortos; corola con 5 pétalos amarillos.

Dato ecológico: Fruto observado en julio y agosto; semillas dispersadas por la gravedad.

Ochroma pyramidale (Cav. ex Lam.) Urb.

Nombre común: Balso

Árbol de 10 a 25 m de alto, 60 cm de diámetro. Hojas simples y alternas, lobuladas, con 3 a 5 lóbulos, de 12 a 40 cm de largo y de 8 a 25 cm de ancho, ovadas, con ápice agudo y base cordada; láminas foliares verdes en el haz y de color crema y pubescente en el envés; estípulas foliares y persistentes en los ápices de las ramitas; pecíolos de 6 a 10 cm de largo, pubescentes. Flores blancas o crema amarillentas, grandes y de 11-15 cm de largo, en forma de embudo. Frutos en cápsulas alargadas de 10 a 20 cm de largo, verdes cuando inmaduros y con surcos longitudinales, tornándose negros y dehiscentes al madurar; cuando

abre forma una capa algodonosa en la cual se encuentran envueltas numerosas semillas, de a próximamente 3 mm de largo.

Dato ecológico: Flores y frutos son observados de enero a julio; semillas dispersadas por el viento principalmente.

Usos: La madera es empleada en el aislamiento térmico y de vibraciones. Los pelos algodonosos del fruto se utilizan para fabricar almohadas y colchones.

MELASTOMATACEAE

Miconia argentea (Sw.) DC.

Nombre común: papelillo

Árbol de 15 m de alto; corteza de color marrón blanquecino y se desprende en tiras. Hojas simples y opuestas, de 35 cm de largo y 20 cm de ancho, ampliamente elípticas, acuminada en el ápice y base redondeada, envés grisáceo con tricomas estrellados densos y con 5 venas principales. Flores blancas, pequeñas y aromáticas. Frutos en bayas globosas, verdes cuando inmaduras y azul-oscuro en la madurez, con numerosas semillas.

Dato ecológico: Frutos observados de abril a junio y son consumidos por animales.

Usos: La madera es empleada en construcciones de viviendas rurales, también es utilizada en la medicina tradicional.

MELIACEAE

Cedrela odorata L.

Nombre común: Cedro

Árbol de 15 a 30 m de alto, tronco recto y cilíndrico, corteza exterior con fisuras longitudinales, se observa a veces con grietas profundas, gris claro a gris oscuro y corteza interior roja. Hojas paripinnadas y alternas, con 5 a 12 pares de folíolos; folíolos de 7 a 15 cm de largo y de 3 a 7 cm de ancho, ovados, ovado-lanceolados, con ápice acuminado, bordes enteros y base redondeada; pecíolos de 4 a 10 cm de largo y pulvinados en la base. Frutos en cápsulas oblongas o elipsoidales, de 2.5 a 4 cm de largo, verdes cuando inmaduras con lenticelas blancas en la superficie exterior, tornándose de color café y dehiscente en cinco valvas al madurar; semillas aladas y membranáceas de 2 a 3 cm de largo incluyendo el ala.

Dato ecológico: Las flores y frutos son observados de diciembre a abril; semillas dispersadas por el viento. Es considerada una especie en peligro crítico por la UICN (2013) y vulnerable según la Autoridad Nacional del Ambiente (ANAM 2008).

Usos: La madera es empleada en la elaboración de muebles finos, los frutos son usados en arreglos artesanales. Su corteza y raíces son empleadas en la medicina tradicional.

Trichilia martiana C. DC.

Nombre común: Conejo colorado

Árbol de 19 m de alto; tronco con la corteza exterior gris o ligeramente amarillenta. Hojas imparipinnadas y alternas; folíolos de 10 a 15 cm de largo y de 3 a 5 cm de ancho, elípticos o lanceolados, con ápice acuminado, bordes enteros y base aguda o cuneada, ligeramente pubescentes y tienen las venas secundarias paralelas en el envés. Flores blancas. Frutos en cápsulas globosas, de 1.3 cm de largo, verdes, tornándose amarillos y dehiscentes al madurar; semillas de 0.7 cm de largo, envueltas por un arilo o anaranjado.

Dato ecológico: Frutos observados de febrero a junio; semilla dispersada por animales.

Usos: La madera se utiliza para postes de cercas y para leña.

MYRISTICACEAE

Virola surinamensis (Rol. ex Rottb.) Warb

Nombre común: Bogamani

Árbol con tronco de raíces tablares bien desarrolladas en la base; el desprendimiento de cualquier parte de la plantas produce un exudado acuoso, que se torna rojizo. Hojas simples y alternas, de 8 a 15 cm de largo y de 3 a 5 cm de ancho, oblanceoladas, con ápice acuminado, bordes enteros y base redondeada. Frutos en cápsulas ovoides, amarillos cuando maduros y dehiscentes en dos valvas; semilla de 2 cm de largo, envuelta de un arilo rojo.

Dato ecológico: Fructificación de marzo a Junio, semilla dispersada por animales. Crece en bajas y medianas elevaciones, en climas húmedos o muy húmedos.

Usos: La madera es empleada en la construcción de botes, muebles, en la fabricación de pulpa de papel, entre otros.

MYRSINACEAE

Stylogyne turbacensis (Kunth) Mez

Nombre común: Canelito

Árbol de 6 m de alto aproximadamente. Hojas alternas, simples, brillantes y gruesas, de 25 cm de largo y 15 cm de ancho, de forma lanceoladas, agrupadas hacia los extremos de las ramas, y tienen puntos translúcidos, se observan al ser expuesta al sol; pecíolo acanalado de 3-4 cm de largo. Inflorescencia en panículas axilares y con ramitas de color rosado. Flores blancas. Frutos en drupa, de color verde cuando inmaduro, maduro es de color negro, una semilla por fruto, de color café claro y la parte interna es blanca.

Dato ecológico: Semilla dispersada por animales.

Usos: La madera se usa para postes de cercas.

RHAMNACEAE

Gouania lupuloides (L.) Urb.

Liana leñosa con ramitas pubescentes. Hojas simples y alternas, de 4 cm de largo y 2 de ancho, bordes dentados y base redondeada o cordada. Inflorescencias axilares. Flores blancas y aromáticas. Frutos alados, de 0.4 cm largo y de 0.8 cm de ancho, verdes cuando inmaduras, las alas usualmente más anchas que altas.

Dato ecológico: Semillas dispersadas por la gravedad o el viento.

RUBIACEAE

Faramea occidentalis (L.) A. Rich

Nombre común: Garrotillo

Árbol de aproximadamente 15 m de alto. Hojas opuestas, elípticas, de 5 a 18 cm de largo y de 3 a 8 cm de ancho, ápice acuminado, cuneadas en la base, brillantes y coriáceas; las estípulas tienen extensas puntas filamentosos, que se cruzan como un pequeño par de tijeras. Flores tubulares blancas y aromáticas. El fruto es una drupa y contiene una semilla de 1 cm de diámetro.

Dato ecológico: Los frutos son observados de marzo a noviembre; semilla dispersada por animales.

Usos: La madera es empleada en construcciones rurales y las hojas en la medicina tradicional como astrigente.

Psychotria horizontalis Sw.

Nombre común: Cafecillo

Arbusto de aproximadamente 4 m de alto. Hojas opuestas, elípticas con ápice acuminados, por lo general termina redondeadas en la base, de 8 cm de largo, 3.5 cm de ancho opuestas. Inflorescencias terminal, paniculada, pedunculada. Flores blancas. Fruto en bayas subglobosos, rojo en la madurez; semillas, semiesférica, de 5 mm de largo, la cara interior plana, la cara exterior redondeado con 5 amplios surcos estrechos.

Dato ecológico: Los frutos observados de abril a septiembre; semilla dispersada por animales.

SAPINDACEAE

Serjania mexicana (L.) Willd.

Liana con tallo formado por 5 surcos longitudinales; ramitas surcadas, exudado lechoso y presenta zarcillo que salen de los nudos. Hojas imparipinnadas y alternas, con 9 folíolos opuestos, elípticos, ápice agudo, borde dentado y base decurrente. Inflorescencias axilares o terminales. Flores blancas. Fruto alado, de 3 cm de largo, la parte que contiene la semilla es pubescente.

Dato ecológico: Frutos observados de marzo a junio, semillas dispersión por gravedad y viento.

URTICACEAE

Cecropia peltata L.

Nombre común: Guarumo

Árbol de aproximadamente 15 m de alto; corteza exterior gris. Hojas con 8 hasta 10 lóbulos, moderadamente profundos y coriáceas; estípulas con tricomas cortos. Flores y frutos en espigas digitadas, verdes, colgando de un péndulo de 30 a 80 cm de largo.

Dato ecológico: Fructificación principalmente de abril a junio; semillas dispersadas por la gravedad.

Usos: Las hojas nuevas se usan en la medicina tradicional para tratamiento contra resfriados, diabetes, bronquitis y asma.