

**Instituto Tecnológico de Costa Rica**

**Escuela de Ingeniería Forestal**

**Herbivoría en tres estadios de sucesión del bosque seco tropical,  
en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica**

**Tesis para optar por el título de Ingeniería Forestal con el grado  
académico de Licenciatura**

**Elizabeth Jiménez-Zúñiga**

**Cartago, Noviembre  
2014**



**Instituto Tecnológico de Costa Rica**

**Escuela de Ingeniería Forestal**

**Herbivoría en tres estadios de sucesión del bosque seco tropical,  
en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica**

**Tesis para optar por el título de Ingeniería Forestal con el grado  
académico de Licenciatura**

**Elizabeth Jiménez-Zúñiga**

**Cartago, Noviembre  
2014**

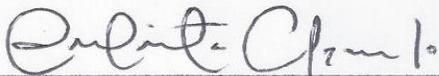
Esta tesis de graduación ha sido aceptada por el Tribunal Evaluador de la Escuela de Ingeniería Forestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica y aprobada por el mismo como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura.

**Herbivoría en tres estadios de sucesión del bosque seco tropical, en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica**

**Miembros del tribunal**



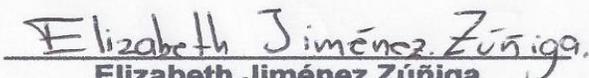
**Julio César Calvo Alvarado, Ph.D.**  
Escuela de Ingeniería Forestal  
Director de tesis



**Ana Julieta Calvo-Obando Lic.**  
Escuela de Ingeniería Forestal  
Lectora



**Dorian Carvajal-Vanegas Lic.**  
Escuela de Ingeniería Forestal  
Lector

  
**Elizabeth Jiménez Zúñiga**  
Escuela de Ingeniería Forestal  
Estudiante

## **DEDICATORIA**

A mis padres María Elena y Carlos por su apoyo, esfuerzo y dedicación.

A mis hermanos, familia y amigos que siempre me han apoyado.

## **AGRADECIMIENTOS**

El proyecto TROPI-DRY es un iniciativa de investigación patrocinada por el Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) CRN3025 y apoyada por el US National Science Foundation (Grant GEO-1128040). Se reconoce el apoyo logístico y financiero de la Universidad de Alberta y del Instituto Tecnológico de Costa Rica (proyecto Código 5402-1401-1028). Se agradece el apoyo del Área de Conservación Guanacaste, del Centro de Investigaciones Integración Bosque-Industria, a los estudiantes asistentes que han participado en este proyecto. De manera muy especial se agradece a los asistentes técnicos de este proyecto en su orden cronológico de participación: Ana Julieta Calvo, Dorian Carvajal, Cesar Jiménez y Branko Hilje.

Al Programa de Pasantías para la Movilidad Estudiantil con Fondos del Sistema CONARE 2014 del Instituto Tecnológico de Costa Rica por la oportunidad otorgada.

Al Laboratorio de Ecología Evolutiva de la Universidad Estadual de Montes Claros, Brasil.

Al Dr. Julio Calvo Alvarado por la confianza depositada para realizar este trabajo.

A la Lic. Ana Julieta Calvo Obando por su tiempo y ayuda brindados a lo largo de la realización de este proyecto.

A mis familiares, amigos y compañeros que siempre me dieron su apoyo.

## INDICE GENERAL

Miembros del tribunal.....	3
DEDICATORIA .....	4
AGRADECIMIENTOS.....	5
INDICE DE CUADROS.....	7
ÍNDICE DE FIGURAS.....	8
Resumen.....	10
Abstract.....	11
<b>1. Introducción</b> .....	<b>12</b>
<b>2. Objetivos</b> .....	<b>12</b>
<b>2.1 Objetivo General</b> .....	<b>12</b>
<b>2.2 Objetivos Específicos</b> .....	<b>13</b>
<b>3. Marco teórico</b> .....	<b>13</b>
<b>3.1 Bosque seco tropical</b> .....	<b>13</b>
<b>3.2 Estadios de sucesión del BST</b> .....	<b>14</b>
<b>3.3 Parque Nacional Santa Rosa</b> .....	<b>14</b>
<b>3.4 Herbivoría</b> .....	<b>15</b>
<b>4. Materiales y métodos</b> .....	<b>15</b>
<b>4.1 Sitio de estudio</b> .....	<b>15</b>
<b>4.2 Diseño experimental</b> .....	<b>16</b>
<b>4.3 Análisis estadístico</b> .....	<b>17</b>
<b>5. Resultados</b> .....	<b>19</b>
<b>6. Discusión</b> .....	<b>26</b>
<b>7. Conclusiones</b> .....	<b>29</b>
<b>8. Recomendaciones</b> .....	<b>30</b>
<b>9. Referencias</b> .....	<b>31</b>

## INDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Variables descriptivas del balance hídrico en el PNSR, Guanacaste, Costa Rica. .....	20
<b>Cuadro 2.</b> Cantidad total de hojas e individuos muestreados (entre paréntesis) para tres estadios de sucesión (temprano, intermedio, tardío) en tres años de medición (2007,2008,2009), en un bosque seco tropical, Guanacaste, Costa Rica.....	21
<b>Cuadro 3.</b> Valores promedio con su desviación estándar de los parámetros estructurales $\geq$ 10 cm dap (altura dominante, área basal, densidad y número de especies) y el índice de complejidad de Holdridge en el año 2011 para tres estadios sucesionales en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Fuente: Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado, 2014. ...	21
<b>Cuadro 4.</b> Valores medios (%) ( $\pm$ Error estándar) A por estadio de sucesión (temprano, intermedio, tardío) y B por año de medición (2007, 2008,2009), de área foliar removido, la frecuencia de las agallas y frecuencia de minas, en un bosque seco tropical, Guanacaste Costa Rica. Letras diferentes indican diferencias significativas (Fisher, $P \leq 0,001$ ). .....	22

## ÍNDICE DE FIGURAS

**Figura 1.** Imágenes de los estadios temprano (A), intermedio (B), tardío (C) y temprano con presencia de árboles remanentes (D), en el Parque Nacional Santa Rosa, Proyecto Tropi-Dry, Costa Rica. Fuente: Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado, 2014..... 16

**Figura 2.** Ubicación de las parcelas permanentes de muestreo en el Parque Nacional Santa Rosa, Proyecto Tropi-Dry, Costa Rica. Fuente: Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado, 2014. .... 17

**Figura 3.** Imágenes de los tres daños muestreados A masticador en *Sebastiania pavoniana* (Müll. Arg.) Müll. Arg. , B minador en *Hymenaea courbaril* L. y C agalla en *Ardisia revoluta* Kunth, en el Parque Nacional Santa Rosa, Proyecto Tropi-Dry, Costa Rica. .... 18

**Figura 4.** Balance hídrico para tres años hidrológicos que van de A mayo 2007-abril 2008, B de mayo 2008-abril 2009 y C de mayo 2009-abril 2010, en el PNSR, Guanacaste, Costa Rica..... 20

**Figura 5.** Porcentaje promedio ( $\pm$  Error estándar) de daño por masticador, en tres estadios de sucesión (temprano, intermedio, tardío), para tres años de medición (2007,2008,2009), en un bosque seco tropical, Guanacaste, Costa Rica .Coeficientes de asimetría de Fi Fisher y P-value se muestra en la figura. .... 23

**Figura 6.** Frecuencia de abundancia de agallas ( $\pm$  Error estándar), en tres estadios de sucesión (temprano, intermedio, tardío), para tres años de medición (2007, 2008, 2009), en un bosque seco tropical, Guanacaste, Costa Rica. Coeficientes de asimetría de Fisher y P-value se muestra en la figura. .... 23

**Figura 7.** Distribución de abundancia (%) de A hojas con masticador (*Semialarium mexicanum*=SEMEX, *Luehea candida*=LUCAN, *Gliricidia sepium*=GLSEP, *Rehdera trinervis*=RETRI, *Guettarda macrosperma*=GUMAC, *Byrsonima crassifolia*=BYCRA, *Sebastiania pavoniana*=SEPAV, *Lonchocarpus minimiflorus*=LOMIN, *Casearia corymbosa*=CACOR, *Quercus oleoides*=QUOLE ), B minadores (*Tabebuia ochracea*=TAOCH, *Luehea candida*=LUCAN, *Rehdera trinervis*=RETRI, *Tabebuia*

chrysantha=TACHR, Luehea speciosa=LUSPE, Semialarium mexicanum=SEMEX, Sterculia apetala=STAPE, Pseudobombax septenatum=PSSEP, Ardisia revoluta=ARREV, Bunchosia ocellata=BOUCE) y C agallas (Rehdera trinervis=RETRI, Sterculia apetala=STAPE, Lonchocarpus minimiflorus=LOMIN, Ateleia herbert-smithii=ATHER, Sapranthus palanga=SAPAL, Byrsonima crassifolia=BYCRA, Malvaviscus arborea=MAARB, Astronium graveolens=ASGRA, en un bosque seco tropical, Guanacaste, Costa Rica. .... 25

**Figura 8.** Porcentaje promedio ( $\pm$  Error estándar) de daño por masticador para la estructura vertical de la copa, en tres estadios de sucesión (temprano, intermedio, tardío) para tres años de medición, en un bosque seco tropical, Guanacaste, Costa Rica. .... 26

## Resumen

Debido al impacto positivo de la conservación y los procesos naturales de sucesión ecológica, el bosque seco tropical del Parque Nacional Santa Rosa, muestra un paso acelerado a la restauración de los ecosistemas forestales, permitiendo la continuidad evolutiva lejos de los efectos humanos. El objetivo de este estudio fue caracterizar el daño producido en el follaje de los árboles de tres estadios sucesionales (temprano, intermedio y tardío) por insectos herbívoros del bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica, mediante la evaluación de nueve parcelas permanentes de muestreo. Los resultados señalan que los principales patrones de herbivoría corresponden a insectos masticadores, minadores y aquellos que inducen agallas durante los años 2007, 2008 y 2009. En el caso de los masticadores se da mayor daño en el estadio intermedio (6, 05%), seguido por el tardío (5, 58%) hasta el temprano (4, 47%); para los minadores se no presentó diferencias significativas entre estadios, pero sí una mayor frecuencia de minas en el años 2009 (9,37%). En el caso de las agallas la mayor frecuencia se dio en el estadio temprano (21,25%), particularmente para para el 2009, el cual corresponde al año de mayor fatiga hídrica (déficit hídrico = 688,7 mm). En la estructura vertical de la copa no se presentó diferencias significativas de herbívora, el patrón más evidente es para el estadio tardío donde los insectos prefieren menor incidencia de luz para alimentarse, es decir en la parte baja de la copa.

**Palabras clave:** Masticador, agalla, minador, balance hídrico, bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.

## Abstract

### **Herbivory in three successional stages of tropical dry forests, Santa Rosa National Park, Guanacaste, Costa Rica.**

Due to the positive impact of conservation and accelerated ecological succession in tropical dry forest of Santa Rosa National Park, an outstanding natural restoration of ecosystems is taking place allowing the continuity of the evolutionary far away from human effects. The aim of this study was to characterize the damage to the foliage three successional stages (early, intermediate and late), by herbivorous insects in tropical dry forest of Santa Rosa National Park, Guanacaste, Costa Rica, by evaluation of nine permanent sample plots. The results showed the main patterns of herbivorous insects (chewing, miners and insects that induce galls), in years 2007, 2008 and 2009. In the case of the chewing, most of the damage is in the intermediate stage (6, 05%), followed by the late (5, 58%) and then the early (4, 47%); damage of miners showed no significant differences between stages, but with a notable frequency of mines in the year 2009 (9, 37%). Galls are far more frequent in the early stage (21, 25%), particularly for 2009 when the damage occur more due to higher hydric stressed (water deficit of 688, 7 mm). In the vertical structure of the canopy there were no significant differences, the most obvious pattern was for the late successional stage, where insects prefer the lower incidence of light for feeding, in at the bottom of the treetop.

**Keywords:** Chewing, galls, miners, seasonality, water balance, tropical dry forest, Santa Rosa National Park, Guanacaste, Costa Rica.

## **1. Introducción**

Del total de la masa de tierra tropical y subtropical, los bosques secos tropicales (BST) cubren 42% (Murphy y Lugo, 1986). Tasas pasadas y presentes de la conversión de tierras tropicales indican claramente que los bosques tropicales más maduros eventualmente desaparecieron, dejando atrás un paisaje complejo que consta de una matriz de campos agrícolas y parches de bosque bajo diferentes niveles de la sucesión, quedando expuestos en la actualidad a varias amenazas derivadas de la actividad humana (Sánchez-Azofeifa et al., 2005 a, b; Miles et al., 2006). Por tales razones se puede considerar que los bosques secos tropicales son ecosistemas vulnerables a los cambios en la cobertura del suelo (Álvarez et al., 2008).

Los BST son considerados como los ecosistemas forestales más frágiles debido a la lenta capacidad de regeneración y a la persistente amenaza de deforestación por causas naturales o antropogénicas (Janzen, 1988). Debido a las condiciones de sequía que padecen los bosques secos, el reclutamiento de plántulas y las tasas de crecimiento son afectadas y son menores a la de los bosques tropicales húmedos ( McLaren y McDonald, 2003), por tal motivo grandes áreas de bosque tropical han sido taladas para el establecimiento de pastizales y cultivos (Guevara, et al. , 1992). Debido a la fertilidad de sus suelos, es centro de poblaciones humanas y objeto de intensa transformación para la agricultura (Murphy y Lugo 1986). Aunado a esta degradación, se encuentra el gran desconocimiento de sus características y componentes, siendo urgente la necesidad de realizar estudios sobre este ecosistema del neotrópico (Redford et al., 1990; Mares, 1992). Estos estudios son básicos para entender los procesos biológicos de los bosques tropicales y otros organismos que interactúan con estos (Justiano y Fredericksen 2000).

## **2. Objetivos**

### **2.1 Objetivo General**

El objetivo general del estudio fue caracterizar el daño producido en el follaje de los árboles de tres estadios sucesionales (temprano, intermedio y tardío) por insectos herbívoros en especies arbóreas del bosque seco tropical.

## **2.2 Objetivos Específicos**

1. Determinar el grado de afectación por tipo de daño de herbivoría: masticadores, minadores y agallas.
2. Comparar los daños por herbivoría en tres estadios de sucesión en el BST.
3. Evaluar la variación de los daños por herbivoría según la estructura vertical de la copa para todos los años y estadios.

## **3. Marco teórico**

### **3.1 Bosque seco tropical**

Los bosques secos tropicales (BST) son ecosistemas caracterizados por presentar biotemperaturas anuales mayores a 17° C, con un régimen de precipitación que oscila entre los 500 mm a los 2000 mm anuales y con un periodo seco de 4 a 6 meses con poca a ninguna precipitación (Holdridge, 1967; Kalacska et al., 2004; Calvo-Alvarado et al., 2013). En los BST la lluvia es la principal entrada de agua y su estacionalidad se considera como una fuerza ecológica dominante, ya que, los patrones de reproducción y crecimiento de muchas especies vegetales y animales dependen principalmente de la disponibilidad de humedad del suelo y la lluvia durante la estación lluviosa (Murphy y Lugo, 1986).

Los bosques secos del Neotrópico constituyen un gran conjunto de comunidades de plantas que ocurren en climas caracterizados por una distribución muy estacional de lluvias. Asimismo, estos bosques son intrínsecamente ecosistemas fascinantes, tal vez no tanto por su diversidad como por la forma coordinada en la que se organiza su diversidad de especies relativamente baja (Bullock et al., 1995). El BST se desarrolla en áreas donde hay un prolongado período de sequía, durante el cual las plantas experimentan deficiencia de agua y la mayor parte del arbolado del dosel pierde su follaje. Los restantes meses del año son lluviosos y el follaje adquiere de nuevo sus hojas y aspecto exuberante. Estos bosques tienen una composición florística a nivel de familias muy característica y su vegetación se caracteriza por la ausencia de un dosel continuo de porte bajo y un suelo con tendencia a la desnudez (Hernández, 1999).

Debido a la simplicidad del BST y a la alta capacidad de rebrote de las especies arbóreas presentes, se considera que la resiliencia de este ecosistema después de un disturbio es mayor a la de los Bosques húmedos Tropicales (Bh-T) facilitando el alcanzar más rápidamente el estado de madurez en bosques secos. Esta simplicidad es mostrada principalmente por la baja diversidad de especies arbóreas (Murphy y Lugo 1986).

### **3.2 Estadios de sucesión del BST**

El proceso de cambios en la vegetación a través del tiempo, después de haber sufrido perturbaciones se conoce como sucesión secundaria (Walker y Del Moral, 2003). La sucesión secundaria del BST inicia con el cambio de la cobertura boscosa a otros usos, como ganadería, cultivos agrícolas, asentamientos humanos, modificaciones provocadas por motivos económicos, sociales, naturales o por combinaciones de los mismos (Sanchez-Azofeifa, 2000). Durante el proceso de sucesión secundaria se observa que las comunidades se van reemplazando una y otra vez a lo largo del tiempo, hasta lograr un equilibrio compositivo que se refleja en la persistencia de las especies arbóreas en el tiempo (Glenn-Lewin, Peet y Veblen, 1992). El conocimiento del proceso de sucesión vegetal contribuye con el desarrollo de la ecología y ofrece un potencial en el desarrollo de programas de conservación y uso de los recursos biológicos (Finegan, 1996).

### **3.3 Parque Nacional Santa Rosa**

En Costa Rica un área dedicada a la restauración de ecosistemas forestales naturales que por varios siglos estuvieron dedicados a pastos para la ganadería extensiva (Janzen, 2000; Molina, 2002; Álvarez et al., 2008), se encuentra en el Área de Conservación Guanacaste (ACG), específicamente en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), sin embargo, debido a las labores de conservación y de sucesión ecológica, el BST da paso a la restauración de los ecosistemas del PNSR y de la permanencia de la continuidad evolutiva lejos de efectos humanos.

También dentro del ACG se encuentran los parques nacionales Guanacaste y Rincón de la Vieja, también la Estación Experimental Forestal Horizontes y el Refugio de Vida Silvestre

Bahía Junquillal (Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado, 2014). El PNSR fue creado por la Ley No. 3694 del 1 de julio de 1966, en el año 1971 cambia su nombre al actual según el decreto ejecutivo No. 1562-A y se amplía su extensión en varios decretos más, hasta llegar a un área de 38674 hectáreas (Hartshorn 1991, Jiménez-Rodríguez 2010). En este parque se encuentran las zonas de vida bosque húmedo premontano (Bh-P) y bosque seco tropical (Bs-T) según la clasificación de Holdridge (1967).

### **3.4 Herbivoría**

Para Marquis (1987) la herbivoría se considera como un fenómeno importante y decisivo en el proceso evolutivo de las plantas. Por su parte Crawley (1983) y Dirzo (1984) la herbivoría es una de las interacciones bióticas de mayor impacto en las comunidades naturales, que pueden influir significativamente en la riqueza y abundancia de especies de plantas. Para evitar la pérdida de tejido a los herbívoros, especies de plantas han desarrollado mecanismos de defensa nutricionales, físicos y químicos (Coley y Barone, 1996). La tolerancia de las plantas a la herbivoría refleja el grado en el cual una planta puede crecer y reproducirse después de los daños causados por los herbívoros. Factores autoecológicos, así como la influencia de los competidores y mutualistas, afectan el nivel de tolerancia de las plantas (Strauss y Agrawal, 1999).

## **4. Materiales y métodos**

### **4.1 Sitio de estudio**

El estudio se realizó en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica (10°53' N, 85°38' W), con una estación seca de 3.5-6.5 meses, usualmente entre noviembre y abril (Leiva et al., 2009a). El parque se encuentra en las zonas de vida bosque seco tropical (Bs-T) y bosque húmedo premontano (Bh-P) según la clasificación de Zonas de Vida de Holdridge (1967). La temperatura promedio oscila entre 24-28 °C, la precipitación anual varía entre 1000-2000 mm (Holdridge, 1978).

El BST del PNSR se caracteriza por ser bosque secundario en distintos estadios de sucesión (figura. 1) y según Kalacska et al., 2004 las siguientes son algunas características:

el estadio temprano son bosques que crecieron después de varios incendios intensivos de pastos que tuvieron lugar a la década de 1980; el estadio intermedio son bosques afectados por la tala e incendios menos intensivos a comienzos de la década de 1970 y el tardío son bosques localizados en áreas donde el último reporte de tala selectiva ocurrió en los años 1920. Además Leiva et al. (2009b), indican que el estadio tardío de bosque del PNSR tiene más de 100 años.



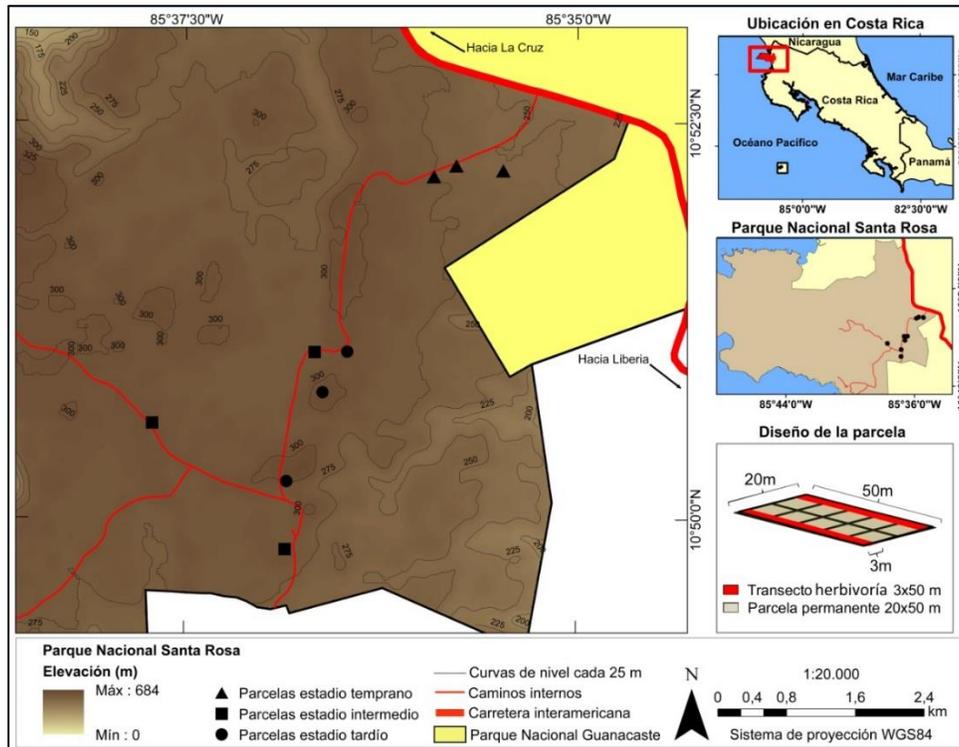
**Figura 1.** Imágenes de los estadios temprano (A), intermedio (B), tardío (C) y temprano con presencia de árboles remanentes (D), en el Parque Nacional Santa Rosa, Proyecto Tropi-Dry, Costa Rica. Fuente: Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado, 2014.

#### 4.2 Diseño experimental

Se estableció nueve parcelas permanentes de muestreo de 20 x 50 m (1000 m<sup>2</sup>) cada una (figura. 2), tres en cada estadio de sucesión: temprano, intermedio y tardío, aplicándose los protocolos de investigación del Proyecto Tropi-Dry (Álvarez et al., 2008). Para cuantificar los daños por insectos herbívoros, específicamente: los que inducen agallas, minas y masticadores externos, en cada parcela se ubicaron dos transectos de 3 x 50 m (150m<sup>2</sup>) para un total de 2700 m<sup>2</sup> muestreados para nueve parcelas del estudio, en los que fueron medidos e identificados todos los árboles cuyo diámetro a la altura del pecho (dap) 1,3 m, fuera  $\geq 2,5$  cm.

Se realizaron tres muestreos, los cuales se hicieron al final de la época lluviosa en el mes de noviembre, para los años 2007, 2008 y 2009. En cada muestreo se colectó de forma

aleatoria hojas de la parte inferior, intermedia y superior de la copa, para proporcionar una muestra de no menos de 30 hojas de cada estrato por árbol, de la recolecta se excluyó aquellas especies con hojas compuestas pequeñas (e.i. Guanacaste, Cénizaro), las hojas recolectadas fueron escaneadas y analizadas digitalmente para determinar el porcentaje de afectación según el tipo de daño (Álvarez et al., 2008).



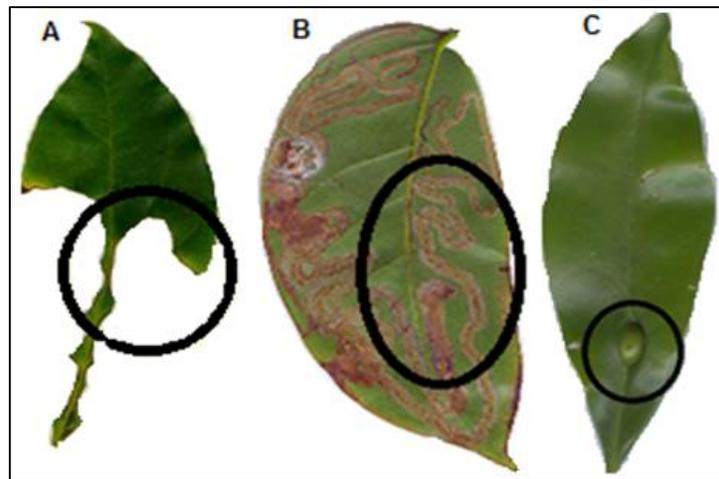
**Figura 2.** Ubicación de las parcelas permanentes de muestreo en el Parque Nacional Santa Rosa, Proyecto Tropi-Dry, Costa Rica. Fuente: Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado, 2014.

### 4.3 Análisis estadístico

Para determinar el área total y afectada por masticadores (en  $\text{cm}^2$ ) de cada hoja se utilizó el programa Paint.Net v3.5.11. De la misma forma para cada hoja se contabilizó el número de agallas y minas. Los datos generados se conformaron en una base de datos empleando las hojas electrónicas en Microsoft® Office Excel 2010, en estas bases de datos se incluyó la siguiente información: Año-Mes-Código de la especie-Familia-Género-Especie-Nombre completo-Autor de la especie-Estadio-Parcela-Subparcela-Placa-Número de Árbol-Nivel de la planta-Número de hoja-Porcentaje de área removida-Porcentaje de área total-Porcentaje de daño por masticador-Número de agallas-Número de minadores, esta información se

desarrolló para cada individuo muestreado, hoja por hoja, para posteriormente obtener un promedio por especie.

Se estudió tres daños ocasionados por herbívoros (figura 3.), el primer daño es el provocado por masticadores, estos insectos comen el tejido foliar desde afuera, cortan los trozos de hojas o producen perforaciones en la lámina foliar, algunos de los órdenes al que pertenecen son Hymenoptera y Coleoptera (Arguedas, 2006). Con respecto a los insectos de inducen agallas representan una interacción elaborada y compleja desde el punto de vista evolutivo (Nieves-Aldrey, 1998), estas se forman cuando la planta siente la presencia de un organismo en su interior, formando tumores, y el inductor sobrevive a la reacción, y pasa a utilizarlo como abrigo y fuente de alimento, son más comunes en ambientes pobres en recursos y con temperaturas adversas, (Fernandes y Price, 1991), estos organismos son las larvas de Hymenoptera, Thysanoptera, Homoptera (Nieves-Aldrey, 1998; Needham et al., 1928). Los insectos minadores de las hojas, se ven obligados a moverse a través de tejidos de la planta para alimentarse activamente (Nieves-Aldrey, 1998; Mendonça, 2001); son las larvas de Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera (Needham et al., 1928).



**Figura 3.** Imágenes de los tres daños muestreados A masticador en *Sebastiania pavoniana* (Müll. Arg.) Müll. Arg. , B minador en *Hymenaea courbaril* L. y C agalla en *Ardisia revoluta* Kunth, en el Parque Nacional Santa Rosa, Proyecto Tropi-Dry, Costa Rica.

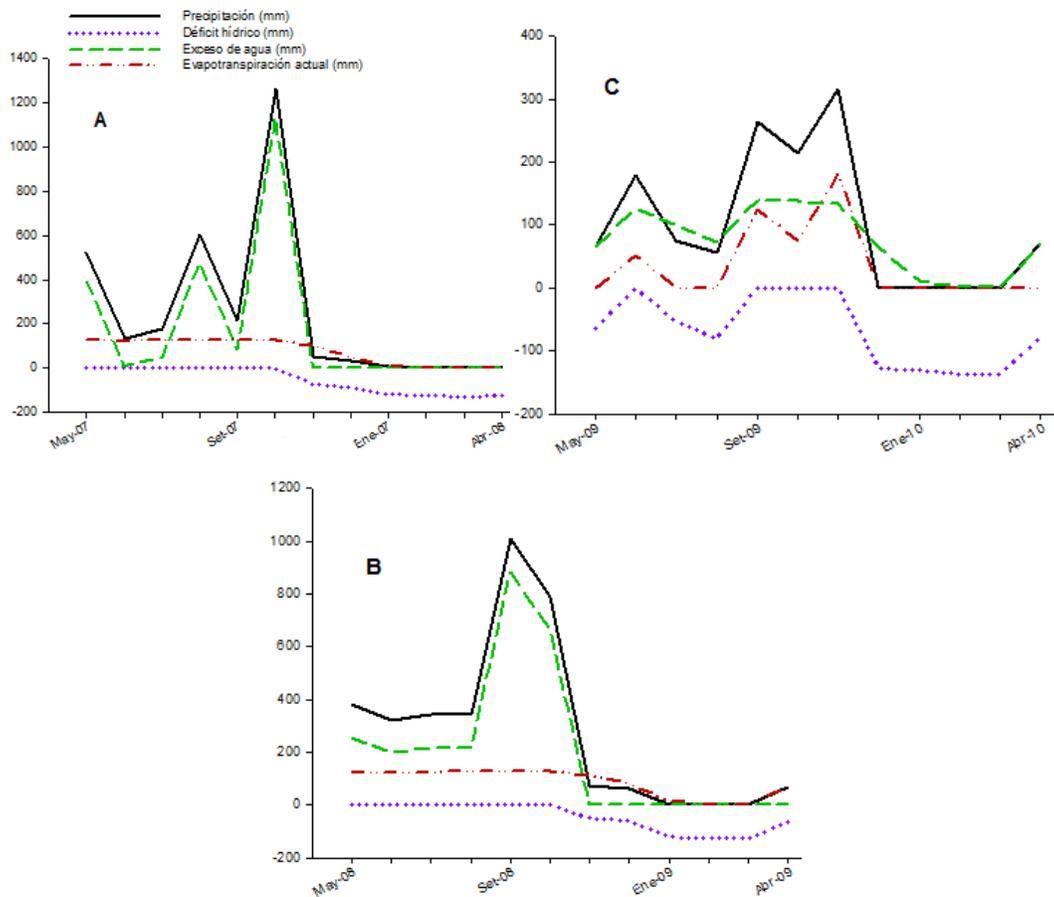
Para investigar los efectos de las etapas de sucesión, años y su interacción con el área foliar afectada por masticadores y la frecuencia de las agallas y minas, se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM). Para este modelo las variables explicativas son etapa de

sucesión, años, y su interacción y las variables de respuesta de los modelos separados son: área foliar removido por masticadores, frecuencia de las agallas y frecuencia de minas. Un análisis similar se aplicó para comparar el efecto de estructura vertical de la copa (inferior, intermedia y superior) en la hervivoría. Los modelos mínimos adecuados se obtuvieron por la exclusión de las variables no significativas de los modelos completos. Los modelos se sometieron a un análisis de residuales para determinar el ajuste de la distribución de error y después se compara con un modelo nulo. Los modelos con diferencias estadísticamente significativas ( $P \leq 0,001$ ) fueron sometidos a un análisis de contraste (Crawley, 2007). Todos los análisis se llevaron a cabo en el software R.

Los datos climáticos para este estudio se obtienen de la Estación Meteorológica del Parque Nacional Santa Rosa para los años 2007, 2008 y 2009. El cálculo del balance hídrico sigue la metodología descrita Thornthwaite y Mather (1955, 1957). En este caso se estimó una profundidad efectiva de suelo de 40 cm y una retención de humedad de suelo de 75 mm.

## **5. Resultados**

Para el desarrollo de las plantas en el ecosistema, uno de los procesos fisiológicos más sensibles al déficit o exceso de agua es el crecimiento celular, se reduce el área foliar, acelera la senescencia de hojas maduras, se da disminución de la dominancia apical, reducción de fotosíntesis y modificación de la transpiración de la planta (Hsiao, 1973; Jackson, 1985; Nepomuceno, Neumaier, Farias y Oya, 2001). Para ver la información del PNSR más detallada se presenta la figura 4. y cuadro 1.



**Figura 4.** Balance hídrico para tres años hidrológicos que van de A mayo 2007-abril 2008, B de mayo 2008-abril 2009 y C de mayo 2009-abril 2010, en el PNSR, Guanacaste, Costa Rica.

**Cuadro 1.** Variables descriptivas del balance hídrico en el PNSR, Guanacaste, Costa Rica.

Periodo	Variable*	Valor (mm)
Mayo (07)-Abril (08)	P	3017,2
	Evt_po	1526,3
	Evt_ac	945,4
	P-evt_po	581,0
Mayo (08)-Abril (09)	P	3394,0
	Evt_po	1511,4
	Evt_ac	1040,5
	P-evt_po	470,9
Mayo (09)-Abril (10)	P	1243,5

Evt_po	1616,4
Evt_ac	927,6
P-evt_po	688,7

\*Lluvia: P; Evapotranspiración potencial: evt\_po; Evapotranspiración actual: evt\_ac; Déficit: P-evt\_po.

Para este estudio se identificaron un total de 1 111 individuos distribuidos en 38 familias y 87 especies entre todas las parcelas. Para ver la cantidad total de hojas e individuos muestreados se presenta el cuadro 2. y cuadro 3. con información general dasométrica y florística de este bosque. Para tener una relación con otros ecosistemas en cuanto a composición, se encuentra un ejemplo de bosque seco en Colombia, donde se registraron 1 768 individuos con dap  $\geq$  5 cm, representados por 52 especies de 25 familias (Torres et al., 2012) a los cuales se les midió la herbivoría también y los resultados fueron similares en cuanto a masticadores.

**Cuadro 2.** Cantidad total de hojas e individuos muestreados (entre paréntesis) para tres estadios de sucesión (temprano, intermedio, tardío) en tres años de medición (2007,2008,2009), en un bosque seco tropical, Guanacaste, Costa Rica.

		Estadio de sucesión		
Año	Mes	Temprano	Intermedio	Tardío
2007	Noviembre	3341(123)	2255(93)	2840(136)
2008	Noviembre	1886(124)	1838(104)	2092(133)
2009	Noviembre	1168(139)	1018(111)	1063(148)

**Cuadro 3.** Valores promedio con su desviación estándar de los parámetros estructurales  $\geq$  10 cm dap (altura dominante, área basal, densidad y número de especies) y el índice de complejidad de Holdridge en el año 2011 para tres estadios sucesionales en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Fuente: Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado, 2014.

Estadio	Altura dominante (m)	Área basal (m <sup>2</sup> /0,1ha)	Densidad (#/0,1ha)	Densidad especies (sp/ha)	ICH
Temprano	9,9 $\pm$ 0,9	0,6 $\pm$ 0,5	24 $\pm$ 7	6 $\pm$ 4	1,6 $\pm$ 2,4
Intermedio	17,1 $\pm$ 3,5	2,5 $\pm$ 1,6	49 $\pm$ 12	20 $\pm$ 6	50,9 $\pm$ 39,7
Tardío	22,4 $\pm$ 2,6	2,7 $\pm$ 0,3	62 $\pm$ 13	19 $\pm$ 4	74,2 $\pm$ 28,1

Para comprender los principales patrones de los herbívoros en este BST se tiene el cuadro 4., más específicamente en la figura 5. se muestra el patrón de los masticadores y en la figura 6. la frecuencia de agallas.

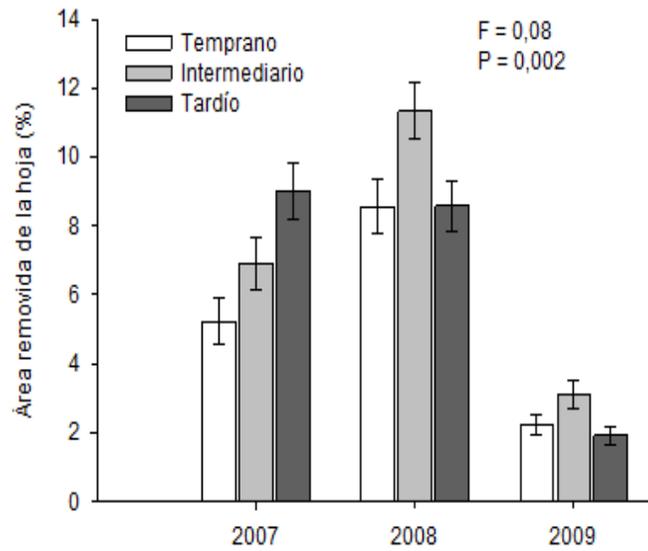
**Cuadro 4.** Valores medios (%) ( $\pm$  Error estándar) A por estadio de sucesión (temprano, intermedio, tardío) y B por año de medición (2007, 2008, 2009), de área foliar removido, la frecuencia de las agallas y frecuencia de minas, en un bosque seco tropical, Guanacaste Costa Rica. Letras diferentes indican diferencias significativas (Fisher,  $P \leq 0,001$ ).

**A**

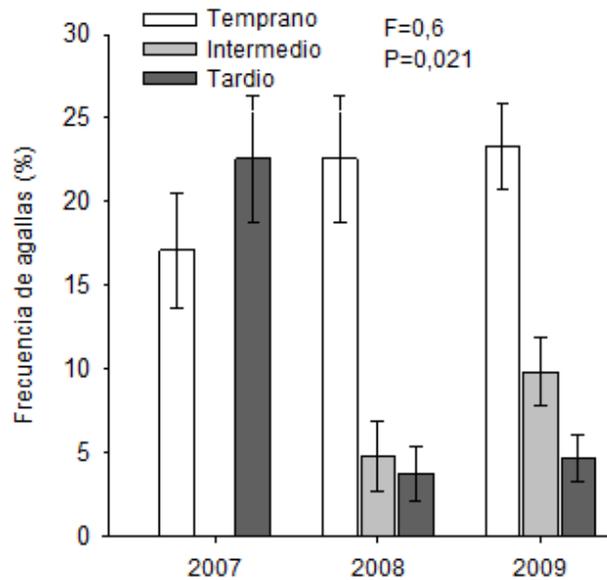
Estadio de sucesión	Área de la hoja removida	Frecuencia de agallas	Frecuencia de minas
Temprano	4,47 ( $\pm 0.31$ ) <sup>a</sup>	<b>21,25 (<math>\pm 1.81</math>)<sup>a</sup></b>	7,80 ( $\pm 1.19$ )
Intermedio	<b>6,05 (<math>\pm 0.38</math>)<sup>b</sup></b>	6,33 ( $\pm 1.20$ ) <sup>b</sup>	7,79 ( $\pm 1.32$ )
Tardío	5,58 ( $\pm 0.35$ ) <sup>c</sup>	3,77 ( $\pm 0.85$ ) <sup>b</sup>	7,54 ( $\pm 1.18$ )

**B**

Año	P (mm)	evt_po (mm)	evt_ac (mm)	P-evt_po (mm)	Área de la hoja removida	Frecuencia de agallas	Frecuencia de minas
2007	3017,2	1526,3	945,4	581,0	7,13 ( $\pm 0.46$ ) <sup>a</sup>	6,81 ( $\pm 1.35$ ) <sup>a</sup>	3,98 ( $\pm 1.04$ ) <sup>a</sup>
2008	3394,0	1511,4	1040,5	470,9	<b>9,36 (<math>\pm 0.45</math>)<sup>b</sup></b>	10,52 ( $\pm 1.61$ ) <sup>b</sup>	8,03 ( $\pm 1.43$ ) <sup>b</sup>
2009	1243,5	1616,4	927,6	688,7	2,39 ( $\pm 0.18$ ) <sup>c</sup>	<b>12,87 (<math>\pm 1.25</math>)<sup>b</sup></b>	<b>9,37 (<math>\pm 1.09</math>)<sup>b</sup></b>



**Figura 5.** Porcentaje promedio ( $\pm$  Error estándar) de daño por mastocador, en tres estadios de sucesión (temprano, intermedio, tardío), para tres años de medición (2007, 2008, 2009), en un bosque seco tropical, Guanacaste, Costa Rica. Coeficientes de asimetría de Fisher y P-value se muestra en la figura.



**Figura 6.** Frecuencia de abundancia de agallas ( $\pm$  Error estándar), en tres estadios de sucesión (temprano, intermedio, tardío), para tres años de medición (2007, 2008, 2009), en un bosque seco tropical, Guanacaste, Costa Rica. Coeficientes de asimetría de Fisher y P-value se muestra en la figura.

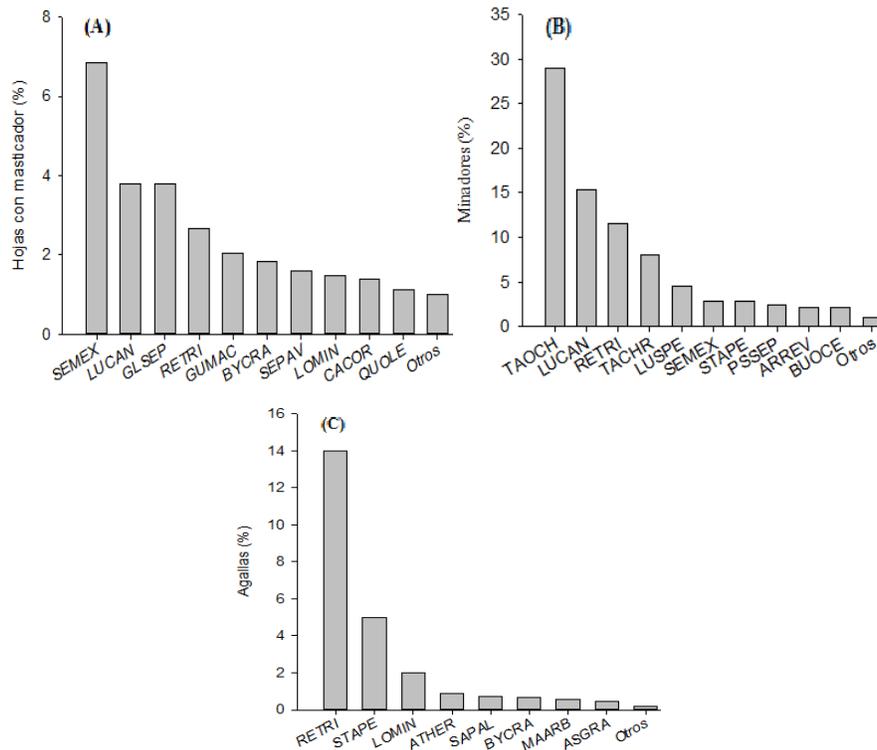
Para los masticadores según el cuadro 4A en promedio general hay menos masticadores en el estadio temprano, esto se puede deber a que es un ecosistema con menor complejidad vegetal (Holdridge, 1978) y menor número de especies, lo cual puede reducir la diversidad de insectos masticadores. También los resultados son de esperar dado que el bosque temprano está más expuesto a los factores climáticos como viento, alta radiación solar y variaciones de temperatura lo cual disminuye la palatabilidad de las hojas y la cantidad de nichos para los insectos. Del cuadro 4B se observa que el año 2009, que corresponde al más seco, los niveles promedio de herbivoría son los más bajos debido a estrés hídrico y la baja palatabilidad, con lo cual se comprueba lo comentado anteriormente. No obstante al comparar el daño entre años y estadio (figura 5.) el nivel de herbivoría por masticadores resulta similar para el estadio temprano y tardío para los años 2008 y 2009, con lo cual se rompe la tendencia al observar los datos promedio (cuadro 4A).

La frecuencia promedio más significativa de agallas corresponde al estadio temprano, donde como se ha explicado anteriormente tiene mayor incidencia los factores ambientales que producen estrés hídrico en las plantas como, alta exposición a la radiación y el viento, lo que explica muy la preferencia de la aparición de este daño, como se reporta Fernandes y Price (1991). Los estadios intermedio y tardío tiene niveles semejantes y más bajos que el temprano probablemente porque las hojas están con menos estrés hídrico. La figura 6. devela una excepción a esta conclusión y corresponde al año 2007 que no le encontramos mayor explicación debido a que en el muestreo no se encontró evidencia de agallas, sin embargo la tendencia que se marca con los años 2008 y 2009 es el temprano el estadio más propenso al daño por agallas que los otros dos estadios.

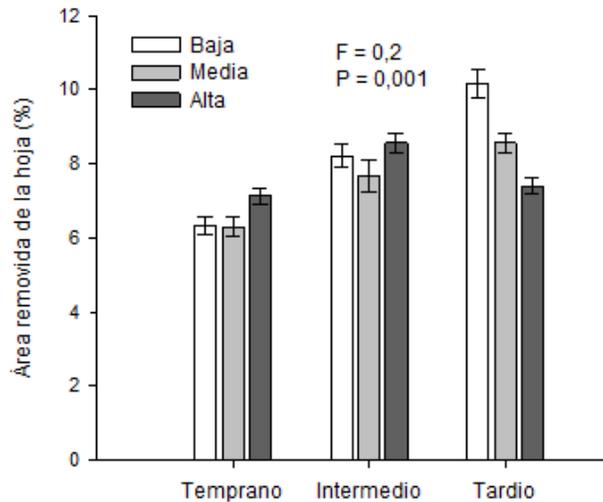
Con respecto al daño de minas en el cuadro 4A se concluye que no existen diferencias por estadios, este resultado puede deberse a la unidad de observación del estudio (frecuencia) y que quizás sea necesario analizar este daño empleado unidades como porcentaje o área de daño, lo cual no se realizó en este estudio). Del cuadro 4B se expresa una posible tendencia (no significativa estadísticamente) a que las minas aumenten con el estrés hídrico (año 2009).

Para Lewinsohn et al. (2005), los patrones de distribución de los insectos herbívoros en el tiempo y el espacio son muy dependientes de sus plantas hospedadoras, para esta afirmación

se tiene la figura 7., en donde fueron encontradas 10 469 hojas con daño por masticadores, 690 agallas y 265 minadores, además en la figura 8. se encuentra el daño por masticadores para la estructura vertical de la copa.



**Figura 7.** Distribución de abundancia (%) de A hojas con masticador (*Semialarium mexicanum*=SEMEX, *Luehea candida*=LUCAN, *Gliricidia sepium*=GLSEP, *Rehdera trinervis*=RETRI, *Guettarda macrosperma*=GUMAC, *Byrsonima crassifolia*=BYCRA, *Sebastiania pavoniana*=SEPAV, *Lonchocarpus minimiflorus*=LOMIN, *Casearia corymbosa*=CACOR, *Quercus oleoides*=QUOLE ), B minadores (*Tabebuia ochracea*=TAOCH, *Luehea candida*=LUCAN, *Rehdera trinervis*=RETRI, *Tabebuia chrysantha*=TACHR, *Luehea speciosa*=LUSPE, *Semialarium mexicanum*=SEMEX, *Sterculia apetala*=STAPE, *Pseudobombax septenatum*=PSSEP, *Ardisia revoluta*=ARREV, *Bunchosia ocellata*=BOUCE) y C agallas (*Rehdera trinervis*=RETRI, *Sterculia apetala*=STAPE, *Lonchocarpus minimiflorus*=LOMIN, *Ateleia herbert-smithii*=ATHER, *Sapranthus palanga*=SAPAL, *Byrsonima crassifolia*=BYCRA, *Malvaviscus arborea*=MAARB, *Astronium graveolens*=ASGRA, en un bosque seco tropical, Guanacaste, Costa Rica.



**Figura 8.** Porcentaje promedio ( $\pm$  Error estándar) de daño por masticador para la estructura vertical de la copa, en tres estadios de sucesión (temprano, intermedio, tardío) para tres años de medición, en un bosque seco tropical, Guanacaste, Costa Rica.

De la figura anterior se observa que en estadio temprano, la relación nivel de masticadores por estrato de copa, señala una diferencia estadística mínima entre la copa alta con la intermedia y la baja (iguales). Sin embargo, se concluye que esta diferencia puede ser circunstancial por el tipo de muestreo, dado que este estadio está muy expuesto a la radiación solar, además que es un estadio con una estructura muy simple que homogeniza el nivel de luz y exposición a los factores climáticos como el viento, el agua y a la presencia de depredadores. Por lo anterior, no encontramos explicación para que existan diferencias de masticadores por estrato de copa para este estadio. A pesar de que el estadio intermedio representa la estructura más compleja tampoco el estudio logro detectar diferencias significativas a nivel de estrato de copas. El estadio tardío, aunque estructuralmente es similar al intermedio si tiene un índice de ICH (Holdridge, 1978) superior o mayor, su altura es ligeramente mayor y al ser un estado sucesional avanzado ya está conformando por tres estratos en el dosel bien definidos, por lo cual hipotetizamos que las diferencias significativas por estrato de copa se puedan deber a estas características.

## 6. Discusión

La temperatura promedio para los tres años se mantuvo en 26,3°C, con una mayor precipitación para el año 2008 y menor para el 2009, este último fue el año más seco y es

donde se presenta la mayor frecuencia de agallas y minas. Para Fernandes y Price (1988 y 1991), las plantas logran tratar el efecto del estrés abiótico (deficiencia y exceso de agua y nutrientes esenciales en el suelo) contra la alta radiación, falta de agua, y escasez de follaje fresco (Janzen 1971; Frith y Frith 1985; Wolda 1988), sin embargo, estos dos taxones sacan provecho debido a la baja vigorosidad de los individuos. De modo contrario con la estacionalidad en los patrones de lluvia se altera la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo, lo que afecta en, el desarrollo de la planta y la hace más susceptible al ataque de herbívoros (Franco, 2002) como sucede en el 2008 con los masticadores, los cuales aumentan su población ante esta situación. Ciertamente, al comienzo de la temporada de lluvias la mayoría de las plantas aumenta la producción de nuevas hojas y ramas (Oliveira, 1998), por lo que significa más alimento y de calidad para los herbívoros (Cornelissen y Fernandes, 2001), además, en la temporada de lluvias se produce un aumento de la humedad relativa, lo que disminuye el riesgo de desecación y deshidratación, y hace que sea más favorable para el desarrollo y la supervivencia de los insectos (Wolda, 1988). Se puede deducir que los insectos herbívoros se encuentran donde poseen la mayor cantidad de alimento para sobrevivir, por tal motivo se pueden justificar los patrones anteriores en este BST.

La herbivoría ya ha sido estudiada (Davidson 1993; Filip et al., 1995; Chaves-Badilla, 2002; Dirzo y Domínguez, 2002; Sánchez-Ramos et al., 2010; Gonçalves-Alvim et al., 2011) para tener una idea de los principales patrones de estos insectos, ya sea a nivel de una sola especie o de comunidad. Para los masticadores en este estudio en el área removida de la hoja se tienen diferencias entre estadios de sucesión y entre años de medición, se presenta un incremento en el intermedio (6, 05%), seguido por el tardío (5, 58%) hasta el temprano (4, 47%), estudios realizados en bosques secos en Brasil, demuestran que tasas de herbivoría fueron mayores en las etapas intermedias (10, 90%) comparación con la etapa inicial (5, 95%) (Mendes et al., 2009), específicamente Dirzo y Domínguez (2002) comparan su información de 6,73% de herbivoría en México, con la ya mencionada por Janzen (1981) y Domínguez y Dirzo (1995) para este BST en Guanacaste.

Las mayores tasas de herbivoría en etapas avanzadas de sucesión pueden deberse a un aumento de la interconexión entre las copas de los árboles en el dosel, que puedan facilitar a los insectos herbívoros su dispersión (Campos et al., 2006). Coley y Barone (1996)

encontraron que en los bosques tropicales húmedos la tasa de herbivorismo anual era más baja en especies tolerantes a la sombra con un valor de 11,1%, mientras que las especies pioneras presentaron una tasa mayor con un 48%. Posiblemente las plantas en etapas tempranas de la sucesión tienen altas tasas de fijación de carbono, sustituyendo fácilmente los nutrientes perdidos por la acción de los herbívoros, mientras que se espera todo lo contrario para las plantas en etapas avanzadas de la sucesión (Poorter et al., 2004). Como consecuencia a la pérdida de área fotosintética, se altera el balance de carbohidratos, interfiere con el consumo de agua y nutrientes y debilita la estructura de la planta, reduciendo su potencial reproductivo y afectando el crecimiento y la supervivencia al incrementar la probabilidad de muerte (Reyes-De La Cruz y López-Ocaña, 2002).

Con respecto a los minadores, algunos estudios (Oliveira, Sampaio y Gomes, 2001; Hopkins y Memmott, 2003; Santos et al., 2009) demuestran la estacionalidad de los minadores y los patrones encontrados para las agallas. Hopkins y Memmott (2003) en las selvas tropicales de Costa Rica, encontraron una distribución exclusiva de minadores de hojas en la época de lluvias lo que se contradice en este estudio, por otro lado, Dalbem y Mendonça (2006) encontraron que tanto la abundancia como la riqueza de agallas y minadores se deben a un período de baja precipitación y alta severidad del clima. Para Medianero et al. (2010) en un bosque tropical en Panamá, en un periodo de estudio de 9 años de diferencia, los resultados indican que no existen diferencias significativas en el número de insectos inductores de agallas, sin embargo, la comunidad en ese periodo presentó un reemplazo del 16 % de las especies, lo que se asocia a un cambio en la composición del bosque pero no de los insectos que inducen agallas, contrario a lo que algunos autores afirman, que las agallas tienen una alta especificidad, infestando generalmente una sola especie de planta o especies de un mismo género (Dreger-Jauffret y Shorthouse, 1992), por lo que cualquier modificación en el medio que produzca cambios en la composición vegetal, se reflejará en la riqueza y composición de las comunidades de los inductores de agallas (Medianero et al., 2010), además algunos mencionan que presencia en una determinada comunidad estará determinada por la presencia, abundancia, condición fisiológica y fenológica de su planta hospedera (Weis et al., 1988).

Es importante el hecho de que las especies pueden coexistir pero difieren en su grado de tolerancia a la herbivoría (Van der Meijden et al., 1988; Briske et al., 1996) además que

dentro de las especies se proporciona información sobre cómo pueden evolucionar para ser más tolerantes a los herbívoros (Strauss y Agrawal, 1999).

Para nuestro muestreo no se diferencian patrones significativos en la estructura vertical de la copa, solamente en el estadio tardío, en donde los herbívoros prefieren poca influencia de luz, tal vez debido a la palatabilidad de la hoja, para este caso la especie *Semialarium mexicanum* presente en los tres estadios de sucesión y en los tres años de medición la mayor herbivoría se da en la parte baja y media de la copa, lo mismo sucede para *Luehea candida*, para *Gliricidia sepium* es lo contrario la mayor herbivoría se da en la parte alta de la copa con mayor influencia de luz. Es importante recalcar que las especies más abundantes de este muestreo coinciden con las más atacadas por masticadores, minadores y agallas (*Semialarium mexicanum*, *Rehdera trinervis*, *Gliricidia sepium*, *Luehea candida* y *Sebastiania pavoniana*).

## 7. Conclusiones

Se logró caracterizar el daño producido en el follaje por tres tipos de insectos herbívoros, en el caso de los masticadores hay diferencias entre estadios de sucesión y entre años de medición, con un mayor porcentaje de daño en el intermedio del 2008, para las agallas la mayor frecuencia se presenta en el estadio temprano del 2009 y para los minadores no presentaron diferencias significativas entre estadios pero si una pequeña diferencia entre años, mayor en el 2009, por lo tanto, la herbivoría no se asocia estrictamente con una gradiente sucesional pero si con una interacción con balance hídrico, siendo que los niveles de herbivoría por masticadores, por ejemplo, en cada estadio disminuye con el estrés hídrico y aumenta en condiciones óptimas de disponibilidad de agua.

El daño producido en las hojas fue mayor por los masticadores, seguido de agallas y minadores.

Para las especies con mayor cantidad de hojas dañadas por masticadores se encuentra *Semialarium mexicanum*, *Luehea candida*, *Gliricidia sepium* y *Rehdera trinervis*, estas especies están presentes en los tres estadios de sucesión a excepción de *Rehdera trinervis* ubicada solamente en el temprano y tardío, y en los tres años. Para la distribución de los

minadores, *Tabebuia ochracea* tiene un mayor porcentaje, seguido de *Luehea candida* y posteriormente *Rehdera trinervis*. En cuanto a las agallas se encontró a *Rehdera trinervis* y *Sterculia apetala* como las más afectadas. La especie *Semialarium mexicanum* es mencionada por Carvajal-Vanegas y Calvo-Alvarado (2014) como la segunda especie en valor de IVI, para este estudio es la segunda especie más abundante, para las agallas la especie con mayor porcentaje es *Rehdera trinervis* que según el mismo estudio tiene el valor más alto de IVI.

La herbivoría de insectos es similar dentro de la estructura vertical la copa de árboles individuales, probablemente, debido a las especies de insectos se ven influenciadas por el contenido de nutrientes de hojas, su dureza, factores de depredación y el microclima, las especies *Semialarium mexicanum* y *Luehea candida* coinciden con mayor herbivoría en la parte baja de la copa mientras que *Gliricidia sepium* es en la parte alta con mayor incidencia de luz, por lo tanto las hojas del nivel inferior son más suculentas y presentan más daño, mientras que las del nivel superior tienen mayor estrés hídrico, mayor exposición a la radiación solar y por tanto menor suculencia y daño.

Los estudios herbivológicos brindan información de la dinámica de los herbívoros con el bosque, para ver su respuesta antes variaciones climáticas o el porcentaje de daño que causan a una especie en específico.

## **8. Recomendaciones**

Para estudios similares a futuro es recomendable:

a) Aumentar la cantidad de mediciones durante las épocas del año (lluviosa y seca) a fin de comparar la dinámica de los herbívoros en las dos estaciones, y aumentar también la cantidad de parcelas en este ecosistema en particular, para tener una mayor perspectiva de los patrones más importantes de los herbívoros en bosque seco.

b) Tomar en cuenta para posteriores análisis, el área afectada por minadores, ya que el dato de frecuencia no es un buen indicador de la magnitud del daño.

c) Para completar el análisis de resultados de este estudio es necesario relacionarlo con un análisis de suelo, para ver posibles afectaciones de los árboles ante una alteración de los nutrientes.

d) Realizar un muestreo específico para aquellas especies que se detectó que son hospederas de los tres daños, con la finalidad de saber si los insectos que se asocian a estas son considerados especialistas o generalistas y ver cuál es la principal ventaja o desventaja hacia estas especies y hacia a la composición del bosque.

## 9. Referencias

Álvarez, M., Avila-Cabadilla, L. D., Berbara, R., Calvo-Alvarado, J. C., Cuevas-Reyes, P., Espirito Santo, M. M., Fernández, Á., Fernandes, G.W., Herrera, R., Kalácska, M., Lawrence, D., Monge Romero, F., Nassar, J. M., Quesada, M., Quesada, R., Rivard, B., Sanz D'Angelo, V. y Stoner, K. (2008). Manual of methods: human, ecological and biophysical dimensions of tropical dry forests. En J. M. Nassar, J. P. Rodríguez, A. Sánchez-Azofeifa, T. Garvin y M. Quesada (Eds). Venezuela, Caracas: Ediciones IVIC (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas).

Arguedas, M. (2006). Clasificación de tipos de daños producidos por insectos forestales. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 3(8), 1-6.

Briske, D.D., Boutton, T.W. y Wang, Z. (1996). Contribution of flexible allocation priorities to herbivory tolerance in C-4 perennial grasses: an evaluation with <sup>13</sup>C labeling. *Oecologia*, 105, 151–159.

Bruijnzeel, S. (1997). Hydrology of forest plantations in the tropics. En *Management of soil, nutrients and water in tropical plantations forests* (pp. 125-167). Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research.

Bullock, S.H., Mooney, H.A. y Medina, E. (1995). Seasonally dry tropical forests (pp. 9–34). Cambridge: University Press.

Calvo-Alvarado, J.C., Sánchez-Azofeifa, A. y Kalacska, M. (2008). Deforestation and Restoration of Tropical Dry Forest: The case of Chorotega Region-Costa Rica (pp. 123-133). En *Applying Ecological Knowledge to Landuse Decisions*. (SCOPE)

Scientific Committee on Problems of the Environment IAI, the Inter-American Institute for Global Change Research, and IICA, the Inter-American Institute for Cooperation on Agriculture.

Calvo-Alvarado, J., McLennan, B., Sánchez-Azofeifa, A. y Garvin, T. (2009). Deforestation and forest restoration in Guanacaste, Costa Rica: Putting conservation policies in context. *Forest Ecology and Management*, 258, 931–940.

Calvo-Alvarado J., Sánchez-Azofeifa, A. y Portillo-Quintero, C. (2013). Neotropical seasonally dry Forests (pp. 488-500). En *Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition)*. Estados Unidos: Academic Press.

Campos, R.L., Vasconcelos, H.L., Ribeiro, S.P., Neves, F.S. y Soares, J.P. (2006) Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. *Ecography*, 29, 442–450.

Carvajal-Vanegas, D. y Calvo-Alvarado, J. (2014). Tree diameter growth of three successional stages of tropical dry forests, Santa Rosa National Park, Costa Rica (pp. 351-366). En *Tropical dry forests in the Americas: Ecology, conservation and management* New York: Taylor & Francis Group.

Coley, D. y Barone, J. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 305–35.

Cornelissen, T.G. y Fernandes, G.W. (2001). Induced defences in the neotropical tree *Bauhinia brevipes* (Vog.) to herbivory: effects of damage-induced changes on leaf quality and insect attack. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 236-241.

Crawley, M.J. (1983). *Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions*. Berkeley: University California Press.

Crawley, M.J. (2007). *The R Book*. England: John Wiley & Sons Ltd.

Davidson, D.W. (1993). The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos*, 68, 23–35.

Dalbem, R.V. y Mendonça, M.S. (2006). Diversity of Gallling Arthropods and Host Plants in a Subtropical Forest of Porto Alegre, Southern Brazil. *Neotropical Entomology*, 35, 616-624.

- Dirzo, R. (1984). Insect-plant interactions: Some ecophysiological consequences of herbivory. En *Physiological ecology of plants of the wet tropics* (pp.209-225). México: Springer.
- Dirzo, R. y Domínguez, C. (2002). Interacciones planta-hebívoro en la selva baja caducifolia de Chamela (pp. 517-525). En F.A, Noguera, J.H, Vega, A.N. García y M. Quesada. *Historia natural de Chamela*. México: Universidad Autónoma de México.
- Domínguez, C. A. y Dirzo, R. (1995). Plant herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests (pp.304-325. En S. H. Bullock, E. Medina y H. A. Mooney (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Dreger-Jauffret, F. y Shorthouse, J. D. (1992). Diversity of gall-inducing insects and their galls. En *Biology of Insect- Induced Galls* (pp.8-33), J. D. Shorthouse y O. Rohfrith (Eds.). New York: Oxford University Press.
- Ewel, J. (1980). Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica*, 12, 2-7.
- Fernandes, G.W. y Price, P.W. (1988). Biogeographical gradients in galling species richness: tests of hypotheses. *Oecologia*, 76, 161-167.
- Fernandes, G.W. y Price, P.W. (1991). Comparisons of tropical and temperate galling species richness: the role of environmental harshness and plant nutritional status (pp. 91-115). En *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. New York: Wiley.
- Fillip, V., Dirzo, R., Maass, J.M. y Sarukhán, J. (1995). Within- and among- year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from Mexican tropical deciduous forest. *Biotropica*, 27, 78-86.
- Finegan, B. (1996). Pattern and process in Neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Tree*, 11(3), 119-124.
- Franco, A.C. (2002). Ecophysiology of woody plants (pp.178-197). En *Ecology and natural history of a neotropical savanna*. Irvington: Columbia University Press
- Frith, C.B. y Frith, D.W. (1985). Seasonality of insect abundance in an Australian upland tropical rain forest. *Australian Journal of Ecology*, 10, 237-248.
- Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. y Veblen, T.T. (1992). Plant succession: theory and prediction. London: Chapman & Hall.

- Gonçalves-Alvim, S.J., Lana, T.C., Ranieri, B.D. y Fernandes, G.W. (2011). Test of hypotheses about herbivory and chemical defences of *Qualea parviflora* (Vochysiaceae) in Brazilian Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, 34(2), 223-230.
- Guevara, S., Meave, J., Moreno-Casasola, P. y Laborde, P. (1992). Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science*, 3, 655-664.
- Hartshorn, G.S. (1991). Plantas. En Historia natural de Costa Rica (pp. 127-130). San José, Editorial Universidad de Costa Rica.
- Hernández, Z. (1999). Cronosecuencia del bosque seco tropical en el Parque Nacional Palo Verde, Bagaces, Costa Rica (Tesis bachillerato). Cartago, CR: ITCR. Escuela de Ingeniería Forestal.
- Holdridge, L.R. (1967). Life zone ecology (pp. 16-43). Costa Rica, San José: Tropical Science Center.
- Holdridge, L.R. (1978). *Ecología basada en zonas de vida*. Costa Rica, San José: IICA.
- Hopkins, G.W. y Memmott, J. (2003). Seasonality of a tropical leafmining moth: leaf availability versus enemy-free space. *Ecological Entomology*, 28, 687-693.
- Hsiao, T.C. (1973). Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, 24, 519-570.
- Janzen, D.H. (1971). Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465-92.
- Janzen, D. (1981). Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica*, 13, 271-282.
- Janzen, D.H. (1988). Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75, 105-116.
- Janzen, D.H. (2000). Costa Rica's Area de Conservación Guanacaste: A long march to survival through non-damaging biodevelopment. *Biodiversity*, 1, 7-20.
- Jackson, M.B. (1985). Ethylene and the responses of plants to soil water logging and submergence. *Annual Review of Plant Physiology*, 36, 145-174.

- Jiménez Rodríguez, C.D. (2010). Intercepción de lluvia en tres estadios sucesionales del bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica (Tesis Licenciatura). Instituto Tecnológico de Costa Rica: Cartago.
- Justiano, M.J y Fredericksen, T.S. (2000). Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica*, 32(2), 276–281.
- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Calvo-Alvarado J.C., Quesada M. y Janzen, D.H. (2004). Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 200 (2004), 227-247.
- Leiva, J.A., Mata, R., Rocha, O.J. y Gutiérrez, M.V. (2009a). Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. I. Características. *Revista Biología Tropical*, 57(3), 801-815.
- Leiva, J.A, Rocha, O.J, Mata, R. y Gutiérrez-Soto, M.V. (2009b). Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. II. La vegetación en relación con el suelo. *Revista de Biología Tropical*, 57, 817-836.
- Lewinsohn, T.M., Novotny, V. y Basset, Y. (2005). Insects on plants: of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 36, 597-520.
- Marquis, R.J. (1987). Variación en la herbivoría foliar y su importancia selectiva en *Piperarieianum* (Piperaceae). *Biología Tropical*, 35, 133–150.
- Mares, M.A. (1992). Neotropical mammals and the myth of amazonian biodiversity. *Science*, 255, 976-979.
- McLaren, K. P. y McDonald, M. A. (2003). The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management*, 183, 61-75.
- Meza-Ocampo, T.A. (2001). Geografía de Costa Rica. Costa Rica: Editorial Tecnológica de Costa Rica.
- Mesquita, R.C.G., Ickes, K., Ganade, G. y Williamson, G.B. (2001). Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal Ecology*, 89, 528-537.

- Mendonça, MS. (2001). Galling insect's diversity patterns: the resource synchronization hypothesis. *Oikos*, 95, 171-176.
- Medianero, E., Paniagua, M. y Castaño-Meneses, G. (2010). Comparación temporal de la riqueza y composición de insectos inductores de agallas en el dosel de un bosque tropical. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 465- 472.
- Mendes, A., Santos, J.C., Silva, S.F.M., Silva, J.O., Melo, G.A. y Espírito-Santo, M.M. (2009). Composição química foliar e taxas de herbivoria em *Tabebuia ochracea* (bignoniaceae) em diferentes estágios de regeneração de uma floresta tropical seca. IX Congresso de Ecologia do Brasil. São Lourenço – MG.
- Miles, L., Newton, A.C., De Fries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V. y Gordon, J.E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33, 491-505.
- Molina, M.A. (2002). Inducción del proceso de restauración del bosque seco tropical en el Área de Conservación Guanacaste (ACG), Costa Rica. En *Ecosistemas forestales de bosque seco tropical: investigaciones y resultados en Mesoamerica* (pp.41-47). Heredia, CR: Editorial Universidad Nacional.
- Murphy, P.G. y Lugo, A.E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 67-88.
- Murphy, P.G. y Lugo, A.E. (1995). Dry forests of Central America and the Caribbean. En *Seasonally dry tropical forests* (pp. 9-34). Reino Unido: Cambridge University Press.
- Nieves-Aldrey, J.L. (1998). Insectos que inducen la formación de agallas en las plantas: una fascinante interacción ecológica y evolutiva. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 23, 3-12.
- Needham, J.G., Frost, S.W. y Tothill, B.H. (1928). *Leaf-mining insects*. United States of America: The Williams & Wlakens Company.
- Nepomuceno, A.L., Neumaier, N., Farias, J.R.B. y Oya, T. (2001). Tolerância à seca em plantas. *Biotecnologia Ciência e Desenvolvimento*, 23, 12-18.
- Oliveira, P.O. (1998). Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado (pp.169-192). En *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina: Embrapa-CPAC.

- Oliveira, M.A.S., Sampaio, J.B.R. y Gomes, A.C. (2001). Dinâmica populacional do bicho-mineiro (*Perileucoptera coffeella*) em cafeeiro no Distrito Federal. Planaltina: Embrapa Cerrados.
- Poorter, L., Plassche, M.V., Willems, S. y Boot, G.A. (2004). Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biology*, 6, 746–754.
- Reyes-De La Cruz, A. y López-Ocaña, G. (2002). Preliminar assessment of flooding effects and herbivory on mangrove seedlings. *Universidad y Ciencia*, 18 (36), 135-139.
- Redford, K.H., Taber, A. y Simonetti, IA. (1990). There is more to biodiversity than the tropical rain forest. *Conservation Biology*, 4, 328-330.
- Santos, J.P., Redaelli, L.R., Dal Soglio, F.K., Foelkel, E. y Costa, V.A. (2009). Variação sazonal de lepidópteros minadores e seus parasitóides em plantas de crescimento espontâneo em pomar orgânico de citros em Montenegro, RS, Brasil. *Arquivos do Instituto de Biologia*, 76, 381-391.
- Sanchez Azofeifa, G.A. (2000). Land use and cover change in Costa Rica (pp. 473-501). En *Quantifying Sustainable Development*. Estados Unidos: Academic Press.
- Sánchez-Azofeifa, A., Kalacska, M., Quesada, M., Calvo-Alvarado, J., Nassar, J. y Rodríguez, J. (2005a). Need for Integrated Research for a Sustainable Future in Tropical Dry Forests. *Conservation Biology*, 19 (2), 1-2.
- Sánchez-Azofeifa, A., Quesada, M., Rodríguez, P., Nassar, J., Stoner, K., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E., Calvo-Alvarado, J., Kalacska, M., Fajardo, L., Gamon, J. y Cuevas-Reyes, P. (2005b) Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica*, 37(4), 477–485.
- Sánchez-Azofeifa, A., Calvo-Alvarado, J., Espiritu-Santo, M., Fernandes, G., Power, J. y Quesada, M. (2013). The tropi-dry endeavour (pp. 1-16). En *Tropical dry forests in the americas: Ecology, Conservation and Management*. New York: Taylor & Francis Group.
- Sánchez-Ramos, G., Reyes-Castillo, P., Mora, A. y Martínez-Ávalos, J.P. (2010). Estudio de la palma camedor (*Chamaedorea radicalis*) Mart., en la sierra madre oriental de Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 26(1), 153-172.
- Strauss, S.Y. y Agrawal, A.A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Elsevier Science*, 14(5), 179-185.

- Thornthwaite, C.W. y Mather, J.R. (1955). Water balance patterns (pp. 128-146). En *Climatic characteristics and water balance*. Centerton, New Jersey: C.W. Thornthwaite & Associates.
- Thornthwaite, C.W. y Mather, J.R. (1957) Instructions and Tables for Computing Potential Evapotranspiration and the Water Balance. Centerton, New Jersey: C.W. Thornthwaite & Associates.
- Torres, A.M., Adarve, J.B., Cárdenas, M., Vargas, J.A., Londoño, V., Rivera, K., Home, J., Duque, O.L. y González, A.M. (2012). Dinámica sucesional de un fragmento de bosque seco tropical del Valle del Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 13(2), 66-86.
- Van der Meijden, E., Wijn, M. y Verkaar, H.J. (1988). Defense and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores, *Oikos* 51, 355–363.
- Walker, L. R. y Del Moral, R. (2003). Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation. Inglaterra: Cambridge University Press.
- Weis, A. E., R., Walton y Crego, C. L. (1988). Reactive plant tissue sites and population biology of gall makers. *Annual Review of Entomology*, 33, 467-486.
- Wolda, H. (1988). Insect Seasonality: why?. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 1-18.