

UNIVERSIDAD POLITECNICA DE VALENCIA

ESCUELA POLITECNICA SUPERIOR DE GANDIA

INGENIERÍA TÉCNICA FORESTAL

---



UNIVERSIDAD  
POLITECNICA  
DE VALENCIA



ESCUELA POLITECNICA  
SUPERIOR DE GANDIA

**“Evaluación de daños causados por insectos  
herbívoros en tres estadios de sucesión  
secundaria de Bosque Tropical Seco en el Parque  
Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica”**

***TRABAJO FINAL DE CARRERA***

Autor/es:

**Javier Heredia Heredero**

**Pablo Ruiz Giménez**

Director/es:

**D. Julio Calvo Alvarado**

**GANDIA, 2011**

# EVALUACIÓN DE DAÑOS CAUSADOS POR INSECTOS HERBÍVOROS EN TRES ESTADÍOS DE SUCESIÓN SECUNDARIA DE BOSQUE TROPICAL SECO EN EL PARQUE NACIONAL SANTA ROSA, GUANACASTE, COSTA RICA

Pablo Ruiz Giménez<sup>1</sup>

Javier Heredia Heredero<sup>2</sup>

## RESUMEN

Se estudió la abundancia de insectos herbívoros masticadores, causantes de agallas y minadores en tres estadios sucesionales del Bosque Seco Tropical, establecidos en nueve parcelas permanentes del proyecto Tropi-Dry en el Parque Nacional de Santa Rosa. Se recolectaron hojas dañadas de varios individuos en cada una de las nueve parcelas a diferentes estratos, para posteriormente ser escaneadas y sometidas a un análisis digital utilizando el software de acceso libre Paint.Net. Para una mayor comprensión del nivel de daño se hizo un análisis de los datos a través de una tabla de contingencia en la cual se estipuló la hipótesis nula, en la que no había relación entre el estadio y el tipo de daño. Para comprobar si esto era cierto se realizó una prueba ji-cuadrado dando como resultado una alpha menor a 0,05 por lo que se rechazó la hipótesis nula, confirmando que sí que existía una relación entre el estadio y el tipo de daño obteniendo como resultados que los insectos masticadores fueron los que más individuos y especies habían afectado, en todos los estadios, concretamente destacando en el temprano, estadio en el cual los insectos cecidógenos registraron también su nivel máximo. Al contrario de los insectos anteriores, los minadores alcanzaron el máximo en el estadio tardío.

**Palabras clave:** Herbivoría, Bosque seco tropical, Masticadores, Minadores, Agallas, Costa Rica.

---

<sup>1</sup> Escuela Politécnica Superior de Gandia. [pabruigi@epsg.upv.es](mailto:pabruigi@epsg.upv.es)

<sup>2</sup> Escuela Politécnica Superior de Gandia. [jahehe@epsg.upv.es](mailto:jahehe@epsg.upv.es)

## INTRODUCCIÓN

En las Américas, los bosques secos tropicales han sido los principales ecosistemas para los asentamientos humanos (Murphy y Lugo 1986; Sanchez-Azofeifa *et al.* 2005). También son uno de los ecosistemas más amenazados y particularmente vulnerables al cambio de uso del suelo. Actividades como extracción de madera, agricultura, pastos, silvicultura, prácticas mineras y actividades urbanísticas, además de diversos factores políticos y económicos, han aumentado la presión antropogénica en estos ecosistemas, lo que conduce a alteraciones severas y a la eliminación generalizada del hábitat (Janzen 1986; Denevan 1992; Guariguata y Ostertag 2001; Chaves 2002; Esquivel *et al.* 2003, Sanchez-Azofeifa *et al.* 2005; Miles *et al.* 2006; Nassar *et al.* 2008; Quesada *et al.* 2009). El Parque Nacional Santa Rosa conserva la muestra más importante de bosque seco tropical de Centroamérica y ha sido símbolo de los procesos de conservación y restauración del mismo, siendo uno de los pocos reductos conservados que existen en el mundo (CCAD 2006).

El uso actual y abandono de estos ecosistemas hacen que la sucesión secundaria sea la condición más frecuente de los bosques secos tropicales en la actualidad y en las próximas décadas (Chaves 2002; Nassar *et al.* 2008). Grandes extensiones de terreno, utilizadas históricamente para la ganadería extensiva, hoy en día están siendo regeneradas por medios naturales (Spittler 2002; CCAD 2006); agilizados por la reducción de los incendios y el gran papel de los dispersores y polinizadores. Además, los pequeños parches remanentes de bosque seco menos alterados tienen una alta probabilidad de colonizar estos pastos debido a la conectividad que existe entre el PN Santa Rosa y las otras áreas pertenecientes al Área de Conservación Guanacaste (CCAD 2006).

El surgimiento de los bosques secundarios se ha incrementado, pero no así los estudios sobre los mismos, ya que la mayoría de las investigaciones se han orientado hacia los bosques húmedos (Chaves 2002; Hernández *et al.* 2002), además en la actualidad no existen métodos normalizados para evaluar la situación y complejidad de los bosques secos (Nassar *et al.* 2008). Debido a lo anterior es que Costa Rica se integra a Tropi-Dry, una red de investigación colaborativa patrocinada por el Instituto Interamericano para Investigación del Cambio Global (IAI) e integrada por investigadores e instituciones de Brasil, Canadá, Cuba, México, Estados Unidos de América y Venezuela. Dicho proyecto busca reunir a investigadores de distintas áreas para desarrollar una solución y comprensión de la situación de los bosques tropicales secos (primarios y secundarios) en las Américas.

El proyecto Tropi-Dry examina cinco componentes biofísicos de los bosques secos dentro de los cuales se identifica el estudio de la herbivoría dentro del componente que estudia las interacciones bióticas de mayor influencia en los bosques sucesionales (Nassar *et al.* 2008).

Las relaciones tróficas entre las plantas y los animales se definen como herbivoría. La mayoría de los estudios muestran que el daño por herbívoros afecta negativamente la reproducción y la supervivencia de

las plantas (Mariano, 2005). De acuerdo con el mismo autor, cuando los herbívoros remueven parte del tejido foliar de una planta reducen el área fotosintética y por consecuencia la capacidad de sintetizar glúcidos, pero también se produce una pérdida de reservas de nutrientes y carbono almacenadas en las hojas. El efecto inmediato es la pérdida de recursos que la planta usa para crecimiento y reproducción. Se encontró que en bosques temblados de América del Sur, plantas ubicadas en zonas con menor disponibilidad de luz, presentan entre 1,2 - 5 veces mayor porcentaje de daño foliar que aquellas ubicadas en lugares con mayor disponibilidad y como esto puede acabar afectando las defensas químicas, el contenido de nutrientes, el contenido de agua, dureza y finalmente la palatabilidad de las hojas (Dimarco *et al* 2004).

Gramacho *et al* (2001) mencionan como *Loasa speciosa*, especie del bosque tropical montano en Costa Rica presentó un impacto negativo a causa de la herbivoría respecto al valor adaptivo de las plantas produciendo un número bajo de semillas, lo que puede llegar a ser una amenaza directa en la reproducción debido al número de óvulos que se producen. Adicionalmente se conoce que el periodo de mayor actividad de los herbívoros mayoritariamente insectos ocurre durante la primavera y el verano, coincidiendo con la época de menor precipitación y mayor temperatura (Dimarco *et al* 2004). En las comunidades de artrópodos, la diversidad de especies, se ha comprobado satisfactoriamente que están asociadas a hábitats complejos (Hansen 2000, Ribas *et al.* 2003, Sperber *et al.* 2004, Lassau *et al.* 2005, Lassau y Hochuli 2005), como puede ser el Bosque Seco Tropical.

El presente estudio nace como una necesidad de ampliar conocimientos en el campo de la herbivoría, así como la manera en que la misma afecta al bosque seco tropical. Es por lo anterior, que se plantea en el contexto del Proyecto de Investigación TropiDry<sup>3</sup>, el cual es conducido por la Escuela de Ingeniería Forestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica y la Universidad de Alberta, Canadá; la realización de un estudio cuyos objetivos en particular fueron describir patrones de herbivoría en tres estados de sucesión secundaria de bosque seco tropical: bosque temprano, intermedio y tardío, en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. Específicamente se buscó determinar la abundancia y riqueza de especies afectadas por herbivoría de insectos masticadores externos, agalleros y minadores en nueve parcelas del proyecto Tropi-dry Costa Rica, campaña noviembre 2009; así como la existencia de diferencias entre los patrones de herbivoría en función del estado sucesional.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Sitio de estudio**

El muestreo se realizó durante la época lluviosa (Noviembre, 2009) en el Área de Conservación Guanacaste, específicamente en el Parque Nacional Santa Rosa (sistema de proyección CRTM05: 320000–328000 N, 1198000–1204000 S), provincia de Guanacaste, Costa Rica. CCAD (2006) menciona que dicha unidad de conservación permanente fue creada en el año 1971 y de acuerdo con el Mapa de Áreas Silvestres Protegidas (SINAC, 2006), cuenta con una extensión de 38 922 ha. El estudio constó de

---

<sup>3</sup> TROPI-DRY: “Dimensiones Humanas, Ecológicas y Biofísicas de los Bosques Secos Tropicales”; proyecto desarrollado por una red de investigación respaldada por el *Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) CRN II # 021*, y financiada por el *US National Science Foundation (Grant GEO-0452325)*.

nueve parcelas permanentes de muestreo (PPM) de 50 X 20 m, en tres estadíos sucesionales de Bosque Seco Tropical, estas parcelas fueron establecidas por el Proyecto Tropi-Dry:

- 1) tres parcelas en el estadío temprano: altura dominante  $8,21 \pm 0,31$  m, área basal  $7,94 \pm 1,68$  m<sup>2</sup>ha<sup>-1</sup> y densidad  $943,3 \pm 366,9$  n/ha (Calvo *et al* 2010).
- 2) tres parcelas en el estadío intermedio: altura dominante  $14,53 \pm 3,24$  m, área basal  $21,40 \pm 8,68$  m<sup>2</sup>ha<sup>-1</sup> y densidad  $1026,7 \pm 165,0$  n/ha (Calvo *et al* 2010).
- 3) tres parcelas en el estadío tardío: altura dominante  $18,38 \pm 1,56$  m, área basal  $30,46 \pm 1,67$  m<sup>2</sup>ha<sup>-1</sup> y densidad  $1340,0 \pm 281,6$  n/ha (Calvo *et al* 2010).

De acuerdo con la clasificación de zonas de vida según Holdridge, las tres parcelas en bosque temprano abarcan la zona de vida bosque húmedo premontano transición basal, mientras que las seis parcelas restantes (bosque intermedio y tardío) abarcan la zona de vida bosque tropical seco (ITCR, 2008). De acuerdo con Bolaños y Watson (1993), el Bosque húmedo Premontano presenta un rango de precipitación que varía entre 1 200 mm y 2 200 mm como promedio anual y su temperatura media anual oscila entre 24 a 27,8 °C. Éste tipo de bosque presenta un periodo efectivamente seco de 3,5 a más de 5 meses y se considera semideciduo. Mientras que el Bosque Seco Tropical incluye la zona con menor precipitación del país, 1 100mm de media anual llegando a un máximo de 1 500mm. El rango de temperatura media anual varía entre 24,0 y 27,8°C aproximadamente. El periodo seco consecutivo es de 6,5 meses efectivos y la mayoría de sus especies son deciduas en la estación seca.

### **Diseño experimental**

En ambos lados de cada PPM, en sentido Norte-Sur se delimitó un transepto de 50 X 3 m, para un total de 2 700 m<sup>2</sup> muestreados, en el que todos los árboles con diámetro a 1,30 m (DAP)  $\geq 2,5$  cm se encontraban identificados y con las variables dasonométricas de diámetro y altura medidas y plaqueados de acuerdo con el protocolo de PPM publicado por Camacho (2000). En cada uno de los árboles se colectó de forma aleatoria diferentes muestras hasta completar 30 hojas que presentaran daños por herbivoría, específicamente: masticadores externos, agalleros y minadores, adicionalmente se colectaron hojas completamente sanas.

Con la ayuda de podadoras de mano, podadoras de extensión y escaleras, las muestras se colectaron en tres estratos según la altura del árbol (parte alta, intermedia y parte baja), procurando colectar 10 hojas en cada estrato. Las muestras fueron separadas y debidamente rotuladas en bolsas de papel (número de parcela, número de subparcela, número de árbol y estrato en que fue tomada la muestra), posteriormente fueron escaneadas y analizadas digitalmente con el programa de acceso libre Paint.Net v. 4.0 ® (dotPDN LLC y Brewster 2011).

### **Análisis de datos**

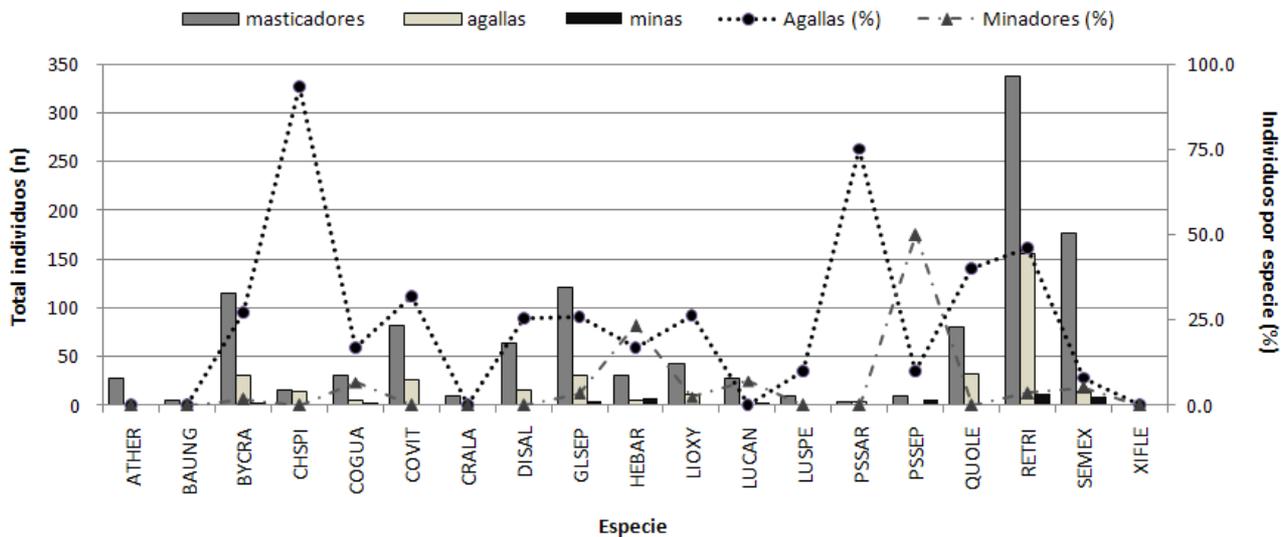
Utilizando el programa de acceso libre Paint.Net v. 4.0 ® (dotPDN LLC y Brewster 2011) se determinó el área de las hojas dañadas, así como de las sanas y se cuantifico el área de los daños provocados por agallas y minadores. A través de hojas electrónicas en Microsoft ® Office Excel 2007 se manejo la base de datos para realizar un análisis general de la presencia de estos tres tipos de daño por estadío, así como la abundancia de individuos afectados por hectárea y la riqueza en cuanto a las especies afectadas.

Adicionalmente se realizó un análisis por tabla de contingencia 3x3 para analizar la relación entre los tres estadios (temprano, intermedio y tardío) y los tres tipos de daño (masticadores, agallas y minadores). Por medio de una prueba ji-cuadrado se probó si la serie de datos observada, concuerda con el modelo esperado de la información, así como si existe o no relación entre el tipo de daño en función del estadio. Por lo tanto se definió la hipótesis nula de que no existe relación entre el estadio y el tipo de daño, para un alpha definido de 0,05.

## RESULTADOS

Se analizaron 3 279 individuos distribuidos en 36 familias, 67 géneros y 73 especies, de estos individuos el 36,1% correspondió al estadio temprano, el 31,4% al intermedio y el 32,4% al tardío. En la etapa sucesional bosque temprano se muestrearon 19 especies en total. De acuerdo con la Figura 1, la totalidad de los individuos presentó daños por masticadores externos, concentrándose el 63,1% en cuatro especies (*Rehdera trinervis* n=337, *Semialarium mexicanum* n=176, *Gliricidia sepium* n=120 y *Byrsonima crassifolia* n= 115).

Con respecto a daños por insectos cecidógenos (productores de agallas) 14 especies sufrieron daño para un total de 345 individuos afectados, de éstos la especie *Rehdera trinervis* concentra el 44,9% de los individuos afectados, sin embargo a nivel de especie la más afectada fue *Chomelia spinosa* con el 93,3% de sus individuos dañados. Con relación a daños por minadores, nueve especies sufrieron daño para un total de 44 individuos afectados, de éstos las especies *Rehdera trinervis* y *Semialarium mexicanum* concentraron el 47,7% de los individuos dañados, sin embargo a nivel de especie fue *Pseudobombax septenatum* el más afectado con el 50% de sus individuos.

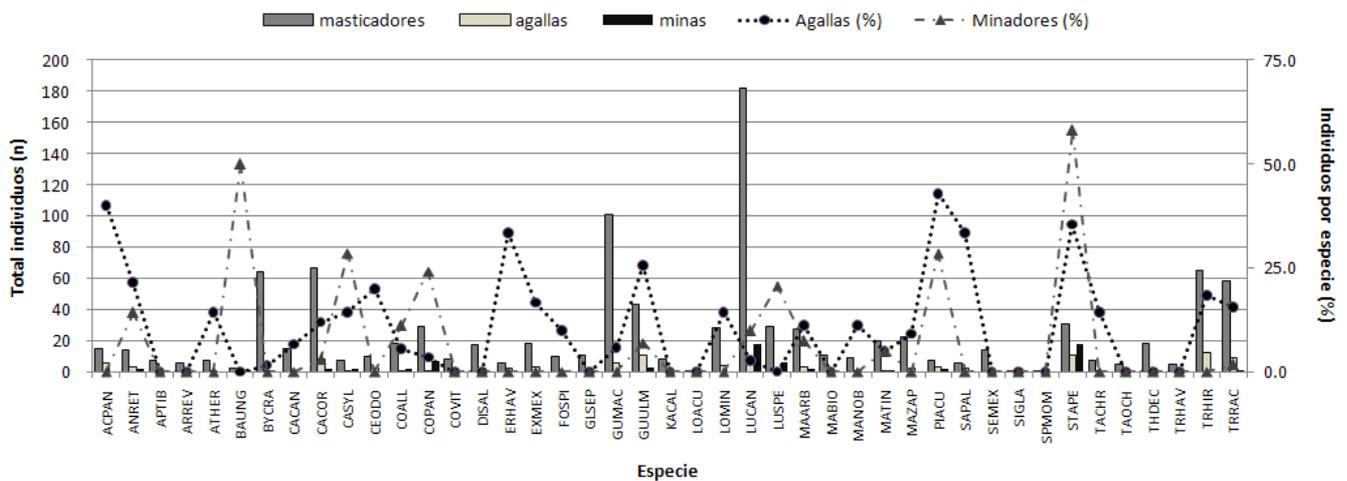


Donde: ATHER=*Ateleia herbert-smithii*, BAUNG=*Bauhinia unguolata*, BYCRA=*Byrsonima crassifolia*, CHSPI=*Chomelia spinosa*, COGUA=*Cordia guanacastensis*, COVIT=*Cochlospermum vitifolium*, CRALA=*Crescentia alata*, DISAL=*Diospyros salicifolia*, GLSEP=*Gliricidia sepium*, HEBAR=*Helicteres baruensis*, LIOXY=*Lippia oxyphyllaria*, LUCAN=*Luehea candida*, LUSPE=*Luehea speciosa*, PSSAR=*Psidium sartorianum*, PSSEP=*Pseudobombax septenatum*, QUOLE=*Quercus oleoides*, RETRI=*Rehdera trinervis*, SEMEX=*Semialarium mexicanum* y XIFLE=*Xylosma flexuosa*.

**Figura 1.** Especies afectados según tipo de daño en el estadio temprano de bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

En la etapa sucesional bosque intermedio se muestrearon 43 especies en total. De acuerdo con la Figura 2, la totalidad de los individuos presentó daños por masticadores externos, concentrándose el 52,1% en seis especies (*Luehea candida* n=182, *Guazuma ulmifolia* n=101, *Casearia corymbosa* n=67, *Trichilia hirta* n=65, *Byrsonima crassifolia* n=64 y *Trophis racemosa* n=58).

Con respecto a daños por agallas 27 especies sufrieron daño para un total de 102 individuos afectados, de éstos tres especies concentra el 33,3% de los individuos afectados (*Trichilia hirta*, *Guazuma ulmifolia* y *Sterculia apetala*), sin embargo a nivel de especie las más afectadas fueron *Pisonia aculeata* y *Acosmium panamense* con un 42,9 y un 40% respectivamente. Con lo que respecta a daños por minadores, 14 especies sufrieron daño para un total de 67 individuos afectados, de éstos las especies *Sterculia apetala* y *Luehea candida* concentraron el 53,7% de los individuos. A nivel de especie las más afectadas por los minadores fueron *Sterculia apétala* y *Bauhinia unguolata* con un 58,1 y 50,0% respectivamente.

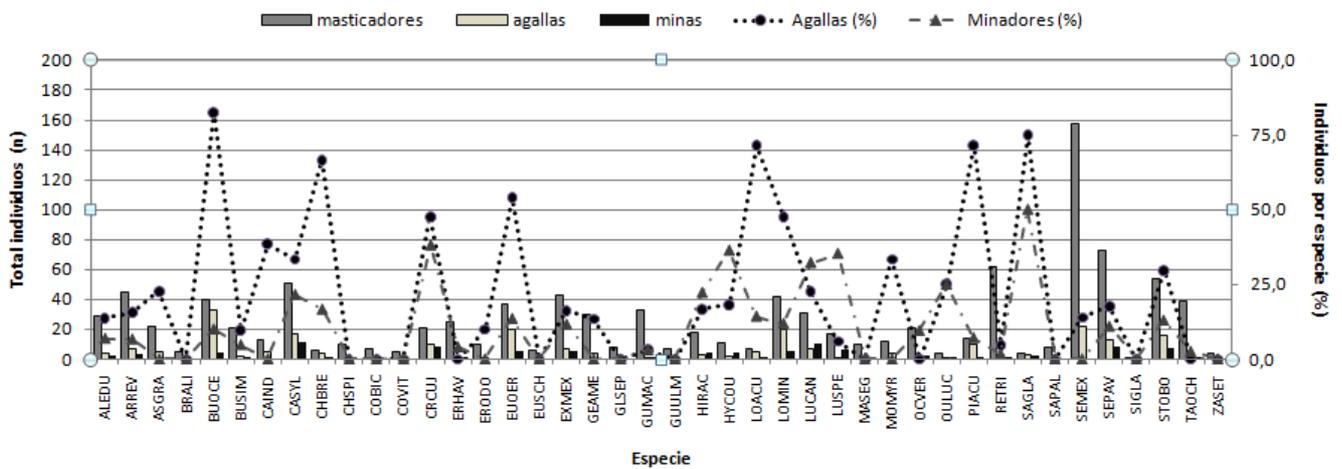


Donde: ACPAN=*Acosmium panamense*, ANRET=*Anona reticulata*, APTIB=*Apeiba tibourbou*, ARREV=*Ardisia revoluta*, ATHER=*Ateleia herbert-smithii*, BAUNG=*Bauhinia unguolata*, BYCRA=*Byrsonima crassifolia*, CACAN=*Calycophyllum candidissimum*, CACOR=*Casearia corymbosa*, CASYL=*Casearia sylvestris*, CEODO=*Cedrela odorata*, COALL=*Cordia alliodora*, COPAN=*Cordia panamensis*, COVIT=*Cochlospermum vitifolium*, DISAL=*Diospyros salicifolia*, ERHAV=*Erythroxylum havanense*, EXMEX=*Exostema mexicanum*, FOSPI=*Forsteronia spicata*, GLSEP=*Gliricidia sepium*, GUMAC=*Guettarda macrosperma*, GUULM=*Guazuma ulmifolia*, KACAL=*Karwinskia calderonii*, LOACU=*Lonchocarpus acuminatus*, LOMIN=*Lonchocarpus minimiflorus*, LUCAN=*Luehea candida*, LUSPE=*Luehea speciosa*, MAARB=*Malvaviscus arborea*, MABIO=*Machaerium biovulatum*, MANOB=*Margaritaria nobilis*, MATIN=*Maclura tinctoria*, MAZAP=*Manilkara zapota*, PIACU=*Pisonia aculeata*, SAPAL=*Sapranthus palanga*, SEMEX=*Semialarium mexicanum*, SIGLA=*Simarouba glauca*, SPMOM=*Spondias mombin*, STAPE=*Sterculia apétala*, TACHR=*Tabebuia chrysantha*, TAOCH=*Tabebuia ochracea*, THDEC=*Thouinidium decandrum*, TRHAV=*Trichilia havanensis*, TRHIR=*Trichilia hirta* y TRRAC=*Trophis racemosa*.

**Figura 2.** Especies afectados según tipo de daño en el estadio intermedio de bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

En la etapa sucesional bosque tardío se muestrearon 42 especies en total. De acuerdo con la Figura 2, la totalidad de los individuos presentó daños por masticadores externos, siendo la especie *Semialarium mexicanum* la que presentó el mayor número de individuos afectados con un 14,8% del total. Con respecto a daños por insectos cecidógenos 28 especies sufrieron daño para un total de 230 individuos afectados, de éstos la especie *Bunchosia ocellata* concentra el 14,3% de los individuos, a nivel de especie la más

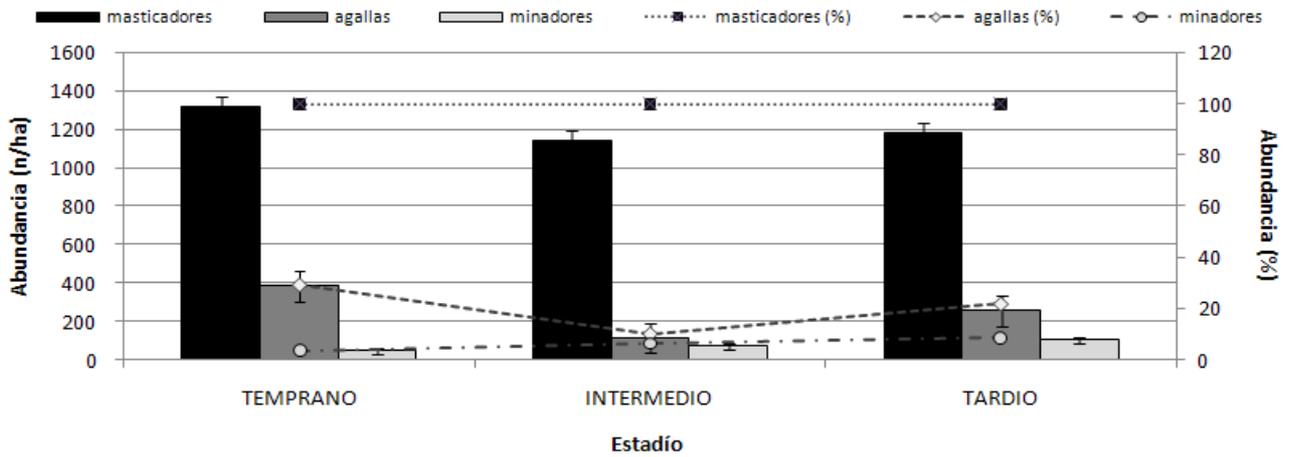
afectada fue *Bunchosia ocellata* con el 82,5% del total de sus individuos. Con respecto a daños por minadores, 25 especies sufrieron daño para un total de 95 individuos afectados, de éstos las especies *Casearia sylvestris* y *Luehea candida* concentraron el 22,1% de los individuos. A nivel de especie la más afectada fue *Sapium glandulosum* con el 50% de sus individuos afectados por este tipo de daño.



Donde: ALEDU=*Alibertia edulis*, ARREV=*Ardisia revoluta*, ASGRA=*Astronium graveolens*, BRALI=*Brosimum alicastrum*, BUOCE=*Bunchosia ocellata*, BUSIM=*Bursera simaruba*, CAIND=*Capparis indica*, CASYL=*Casearia sylvestris*, CHBRE=*Chrysophyllum brenesii*, CHSPI=*Chomelia spinosa*, COBIC=*Cordia bicolor*, COVIT=*Cochlospermum vitifolium*, CRCUJ=*Crescentia cujete*, ERHAV=*Erythroxylum havanense*, ERODO=*Erblichia odorata*, EUOER=*Eugenia oerstediana*, EUSCH=*Euphorbia schlechtendalii*, EXMEX=*Exostema mexicanum*, GEAME=*Genipa americana*, GLSEP=*Gliricidia sepium*, GUMAC=*Guettarda macrosperma*, GUULM=*Guazuma ulmifolia*, HIRAC=*Hirtella racemosa*, HYCOU=*Hymenaea courbaril*, LOACU=*Lonchocarpus acuminatus*, LOMIN=*Lonchocarpus minimiflorus*, LUCAN=*Luehea candida*, LUSPE=*Luehea speciosa*, MASEG=*Maytenus segoviarum*, MOMYR=*Mouriri myrtilloides*, OCVER=*Ocotea veraguensis*, OULUC=*Ouratea lucens*, PIACU=*Pisonia aculeata*, RETRI=*Rehdera trinervis*, SAGLA=*Sapium glandulosum*, SAPAL=*Sapranthus palanga*, SEMEX=*Semialarium mexicanum*, SEPAV=*Sebastiania pavoniana*, SIGLA=*Simarouba glauca*, STOBO=*Stemmadenia obovata*, TAOCH=*Tabebuia ochracea* y ZASET=*Zanthoxylum setulosum*.

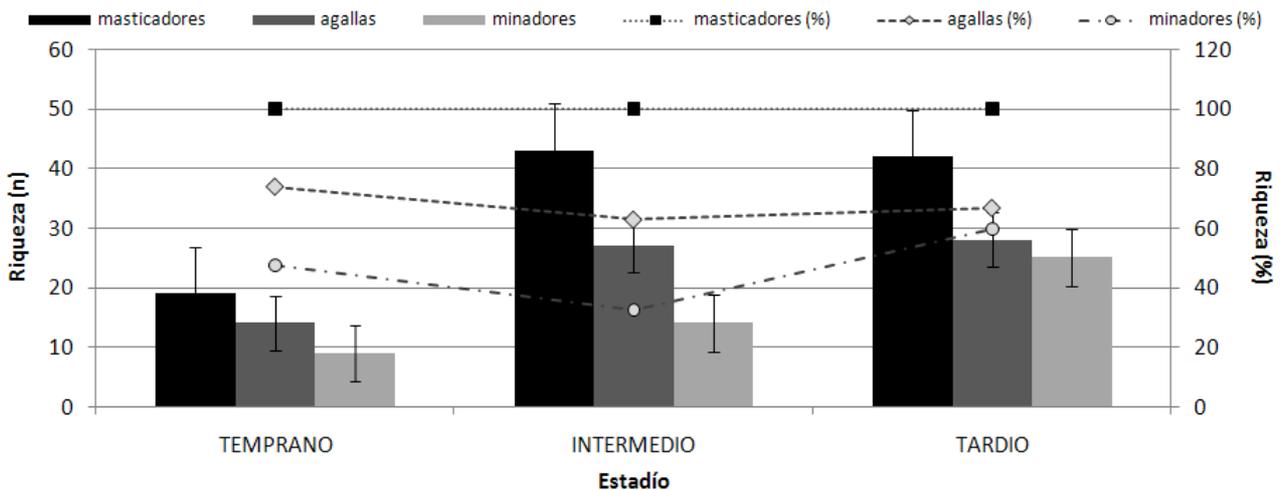
**Figura 3.** Especies afectados según tipo de daño en el estadio tardío de bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

En la Figura 4, se puede observar como en todos los estadios la abundancia de los insectos masticadores es del 100% de los individuos mientras que las agallas y minadores no sobrepasaron el 30% de individuos afectados. En general se puede observar que para los tres estadios el daño por agallas fue mayor que el daño por minadores. Sin embargo en el estadio temprano se observó la principal diferencia donde el 29.1% presento agallas y solo un 3.7% presentó minadores.



**Figura 4.** Abundancia por hectárea de individuos afectados por herbivoría en tres estadios del bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

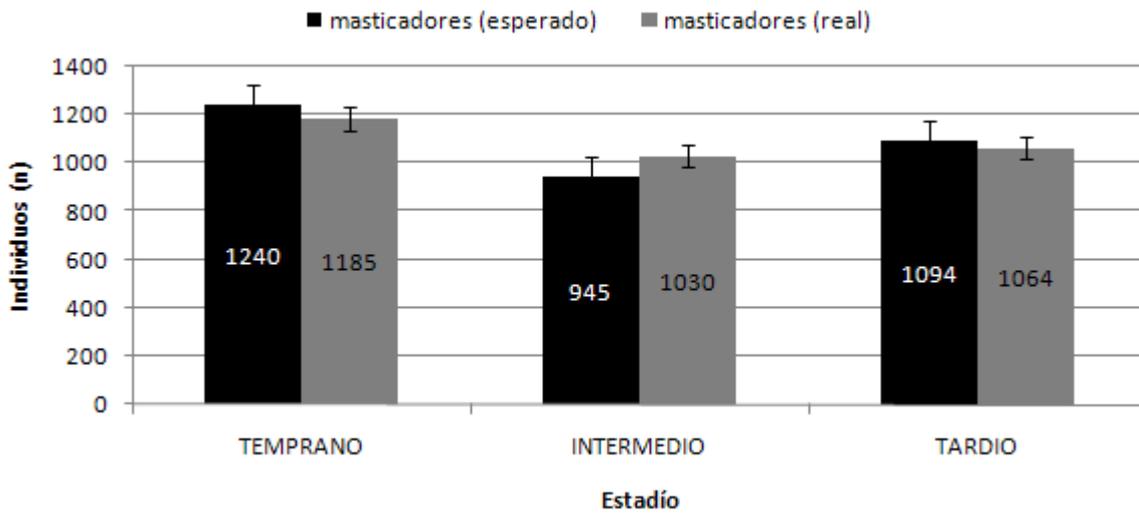
En la Figura 5, se puede observar como el 100% de las especies por estadio se vieron afectadas por los masticadores, seguido de las agallas y por último de los minadores. En general se puede observar que los estadios temprano y tardío presentan mayor riqueza de especies afectadas por agallas y minas, mientras que en el estadio intermedio este valor presenta disminución.



**Figura 5.** Riqueza de especies afectadas por herbivoría en tres estadios del bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

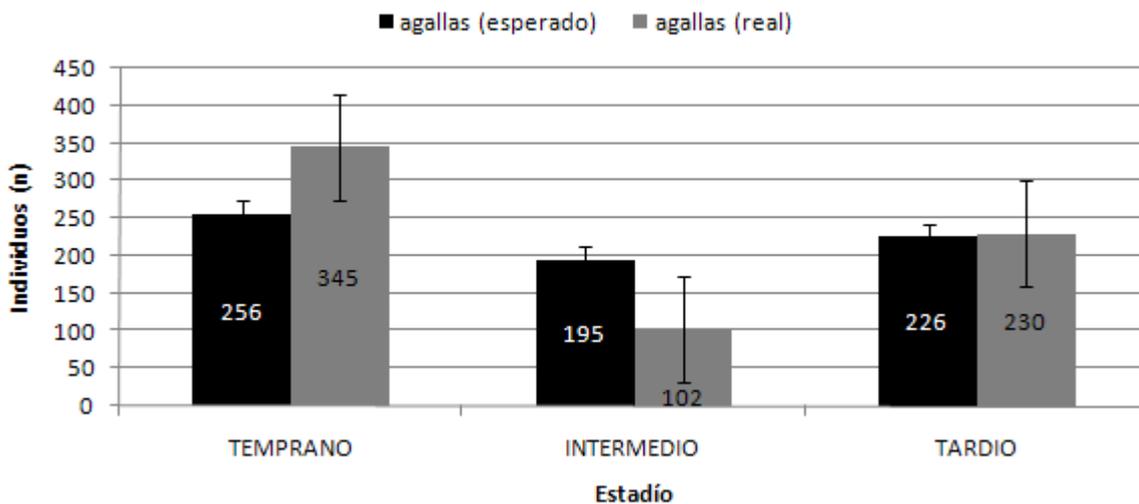
El análisis de los datos a través de la tabla de contingencia 3X3 obtuvo un valor de  $8,95542 \times 10^{-87}$  para el estadístico de ji-cuadrado ( $\alpha: 0,05$ ), por lo tanto se rechazó la hipótesis nula y sí existe relación entre el estadio y el tipo de daño.

De acuerdo con el análisis de la tabla de contingencia, en la Figura 6 observamos que existe una relación muy elevada entre los datos esperados y los reales para los masticadores. El estadio temprano es el que más individuos afectados presentó mientras que el estadio intermedio es el que menos individuos tuvo.



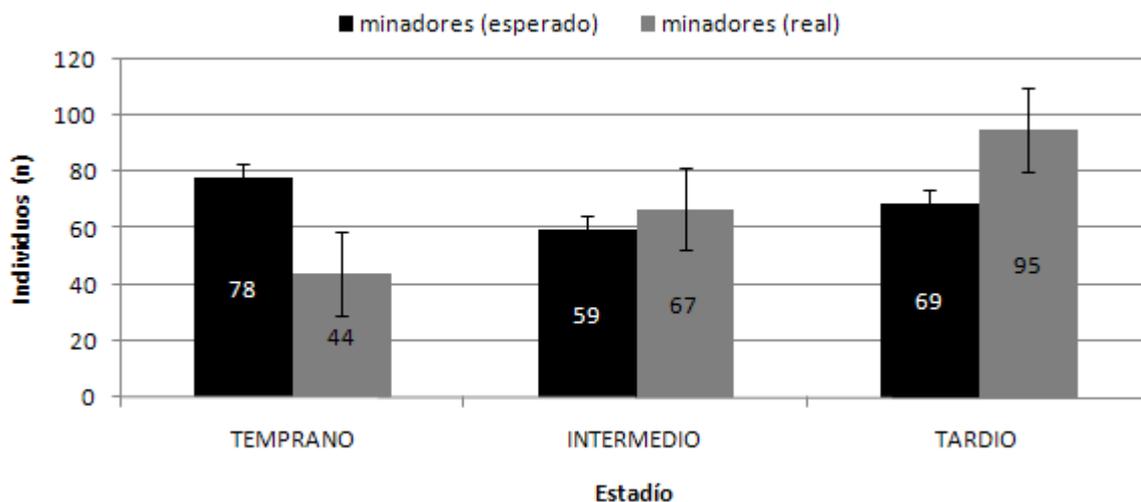
**Figura 6.** Número de individuos esperado y obtenido con daño por insectos masticadores, obtenidos a partir de una prueba de tabla de contingencia 3x3 en tres estadios del Bosque Seco Tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

En la Figura 7 se muestra la relación entre el número de individuos esperado y el obtenido con daño por agallas, este daño presentó la tendencia esperada con valores máximos en el estadio temprano y mínimos en el intermedio.



**Figura 7.** Número de individuos esperado y obtenido con daño por insectos agalleros, obtenidos a partir de una prueba de tabla de contingencia 3x3 en tres estadios del Bosque Seco Tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

Con respecto a los daños por insectos minadores, en la Figura 8 se evidencia como el comportamiento de los datos reales difieren de los esperados, debido a que el valor máximo se esperaba para el estadio temprano, sin embargo éste se alcanzó en el estadio tardío. El valor mínimo de minadores se esperaba en el estadio intermedio, sin embargo se obtuvo en el estadio temprano.



**Figura 8.** Número de individuos esperado y obtenido con daño por insectos minadores, obtenidos a partir de una prueba de tabla de contingencia 3x3 en tres estadios del Bosque Seco Tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

## DISCUSIÓN

La diversidad de herbivoría está influenciada por varios factores como las variables climáticas (temperatura, humedad del aire, velocidad del viento e insolación) y complejas interacciones multitróficas (competición interespecífica, predación, parasitismo, mutualismo) mientras que su nivel de consumo está estrechamente relacionado con la calidad de la planta (Strong *et al.* 1984; Didham y Springate 2003; Stiling y Moon 2005).

Neves *et al.* (2010) determinaron que el factor principal que determina los niveles de herbivoría entre un bosque seco tropical y el bosque cerrado (savanna) era el contenido en nutrientes del suelo, además revelaron que el alto nivel de esclerofilia en las hojas del bosque cerrado (savanna) se debía al bajo contenido en nutrientes del suelo, conclusión respaldada por los estudios de Loveless (1961), Goodland (1971), Goodland y Ferri (1979) y Salatino (1993). En su estudio Neves *et al.* (2010) indicaron que el bosque cerrado crecía en suelos más pobres que el del bosque seco tropical, lo cual indicaría que el bosque tropical seco tiene menos esclerofilia. Sin embargo estos factores solos, no pueden explicar las diferencias de hábitats de los insectos herbívoros, porque estos organismos están afectados por otros componentes que afectan a la calidad de la planta (defensas químicas, condiciones microclimáticas del ambiente, complejidad estructural, entre otras).

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%. Si bien los resultados de la presente investigación no se presentan como porcentajes de herbivoría si es posible comparar este patrón de los bosques húmedos con respecto a los bosques secos, ya que se puede notar en las Figuras 4, 6, 7 y 8 como el estadio temprano alcanza valores máximos de presencia de daños por herbivoría.

En el estadio intermedio y tardío hay más especies (43 y 42 respectivamente) que en el temprano (23), por

lo que es normal que tengamos más riqueza de especies afectadas en el estadio intermedio y temprano. Del mismo modo, en el estadio temprano tenemos más individuos (1185) que en el intermedio y tardío (1030 y 1064 respectivamente), por lo que también es normal que tengamos más abundancia de individuos afectados en el estadio temprano.

Todos los individuos analizados tuvieron daños por insectos masticadores. Una de las posibles explicaciones a estos resultados, sería que existe una gran diversidad de especies herbívoras externas en todos los estadios, similar a lo que dicen Neves *et al.* (2010) que afirman que existe mayor diversidad de insectos herbívoros en Bosque Seco Tropical que en bosque cerrado (savanna) pudiendo deberse a una mayor comestibilidad de las hojas del bosque seco, aunque existen otros factores que puedan estar afectando esta relación. Más concretamente la mayor diversidad de insectos herbívoros en el dosel arbóreo se puede deber a unas mejores condiciones microclimáticas durante la estación húmeda.

Con respecto a los insectos productores de agallas, el mayor número de individuos dañados se dan en el estadio temprano cuando se esperaba que fuera en el tardío. Esto podría deberse a que las especies de estadios más avanzados que viven en condiciones de mayor humbría invierten más protección en sus hojas que aquellas que viven en espacios más abiertos (Coley y Barone, 1996). En cambio difiriendo de los resultados obtenidos en este estudio, Silva *et al.* (sf) mencionan que los niveles de herbivoría son mayores en estados avanzados de sucesión, aunque la diversidad de herbivoría sea mayor en los estadios más jóvenes. Varios estudios han concluido que no existe una importante relación entre la diversidad de herbivoría y el nivel de la misma ( Ernest, 1989; Campos *et al* 2006; Varanda y Pais, 2006). Por otro lado Medianero (2009) hizo un estudio sobre la comparación temporal de la riqueza y composición de insectos inductores de agallas en el dosel del bosque tropical, apoyando la idea de que en las comunidades tropicales la composición y estructura de la vegetación es el factor clave que determina la presencia o ausencia de las distintas especies de insectos cecidógenos. Además, según Dreger-Jauffret y Shorthouse (1992) afirman que cualquier modificación en el medio que produzca cambios en la composición vegetal, se reflejará en la riqueza y composición de las comunidades inductoras de agallas debido a su alta especificidad. El estadio temprano es el menos evolucionado y el más alterado, justificando lo que dicen Dreger-Jauffret y Shorthouse (1992), esto podría explicar por qué este estadio es el más afectado por insectos cecidógenos.

Los resultados indican que conforme avanzábamos en el nivel sucesional, aumentaba el número de individuos afectados por insectos minadores. Un estudio revela que existe mayor nivel de daño por insectos minadores en el dosel arbóreo que en el sotobosque, Medianero *et al* 2003. Obviamente el dosel arbóreo va a ser mayor en etapas tardías que en tempranas, por lo que podría ser una posible explicación a nuestros resultados. Si consideramos que los insectos formadores de agallas y los minadores de hojas, al igual que la mayoría de los herbívoros, atacan con más frecuencia plantas jóvenes y vigorosas, que aquellas viejas y maduras (Price 1991b), que los herbívoros causan más daños en hojas nuevas y en expansión (Coley y Barone 1996, Larrea 1999, Sánchez *et al.* 1999), que los ataques a las plantas ocurren durante períodos de alta producción de nitrógeno (Frenzel y Brand 1988, Hartley 1988, Basset 1991) y que es en el dosel del bosque donde se dan estas condiciones debido a la alta producción de biomasa que se

genera en este estrato (Parker 1995, Hallé 1998) .Entonces resulta razonable que exista una mayor riqueza y diversificación de estas especies en el dosel del bosque.

## **CONCLUSIONES**

La presencia de daños por herbivoría fue mayor por masticadores, seguidos de las agallas y por último por minadores.

Los insectos cecidógenos fueron más abundantes en el estadio temprano, donde alcanzaron el mayor nivel de individuos afectados, por un posible menor nivel de protección de las hojas de las especies que se encuentran en espacios abiertos. Mientras que a nivel de especie, destacaron en los estadios tardío e intermedio respectivamente.

La mayor cantidad de insectos minadores se asoció a mayor estado sucesional, puesto que tanto a nivel de especie como en número de individuos afectados alcanzaron los niveles más altos en el estadio tardío. Una posible explicación fue que en el dosel del bosque era donde se daban las mejores condiciones para la mayoría de los insectos herbívoros, debido a la alta producción de biomasa que se genera en este estrato.

## **BIBLIOGRAFIA**

- Basset, Y. 1991. The spatial distribution of herbivory mines and gall within an Australian rain forest tree. *Biotropica*. no. 23: 271-281
- Bolaños, R; Watson, V. 1993. Mapa Ecológico de Costa Rica según el sistema de clasificación de zonas de vida del mundo de L.R Holdridge. San José, CR. Centro Científico Tropical. Escala 1:200000.
- Calvo-Alvarado, J; Jiménez, C; Quesada, R; Hilje; B. 2010. Caracterización por medio de la composición florística y estructura de tres estadios sucesionales de bosque seco tropical. Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste-Costa Rica. CONAGROF.
- Camacho, M. 2000. Parcelas permanentes de muestreo en bosque natural tropical: guía para el establecimiento y medición. CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico No.42. 52 p.
- Coley, D; Barone, J. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review Of Ecology and Systematics*. no. 27:305–35.
- CCAD (Comisión Centroamericana de Ambiente y Desarrollo). 2006. Guía de áreas protegidas de Centroamérica. Eds. J Casas, S Álvarez y N Beltrán. ES. Organismo Autónomo de Parques Nacionales de España. 171 p.
- Denevan, W. 1992 The pristine myth: The landscape of the Americas in 1492. *Annals of the Association of American Geographers* no. 82: 369-385.

- Didham, R; Springate, N. 2003. Determinants of temporal variation in community structure. In: Basset Y, Novotny V, Miller S, Kitching R (eds) *Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 28-39
- Dimarco, R; Russo, G; Farji-Brener, A. 2004. Patrones de herbivoría en seis especies leñosas del bosque templado de América del Sur: evidencia preliminar a favor de la hipótesis del balance carbono-nutrientes (en línea). *Biología Tropical*. 14(1): 39-43p. Consultado 6 jun. 2011. Disponible en [http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1667-782X2004000100005&lng=es&nrm=iso](http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1667-782X2004000100005&lng=es&nrm=iso)
- Dreger– Jauffret, F; Shorthouse, J. 1992. Diversity of gall–inducing insects and their galls. In *Biology of Insect–Induced Galls*. Eds. Shorthouse JD y Rohfriths O . Oxford University Press, New York. p. 8–33.
- Esquivel, H; Ibrahim, M; Harvey, C; Villanueva, C; Benjamin, T; Sinclair, F. 2003. Árboles disperses en potreros de fincas ganaderas en un ecosistema seco de Costa Rica (en línea). *Agroforestería en las Américas*. 10(39-40): 6p. Consultado 13 jun. 2011. Disponible en <http://www.bio-nica.info/Biblioteca/Esquivel2003Forestal.pdf>
- Frenzel, ; Brand, R. 1988. Diversity and composition of phytophagus insect guilds on Brassicaceae. *Oecologia*. no. 113: 391 – 399
- Goodland, R. 1971. A Physiognomic analysis of the Cerrado vegetation of central Brasil. *J. Ecol.* no. 59: 411–419.
- Goodland, R; Ferri, M. 1979. *Ecologia do Cerrado*. Editora da Universidade de Saõ Paulo, Saõ Paulo, Brazil.
- Gramacho, M; Santander, T; Farji-Brener, A. 2001. Efectos de la herbivoría sobre la cantidad de óvulos en *Loasa speciosa*(Loasaceae). (en línea). *Revista Biología Tropical*. 49(2):513-516. Consultado 6 jun. 2011. Disponible en [http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?pid=S0034-77442001000200009&script=sci\\_arttext](http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?pid=S0034-77442001000200009&script=sci_arttext)
- Guariguata, M; Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* no.148: 185-206.
- Hallé, F. 1998. Distribution verticale des métabolites secondaires en forêt équatoriale – une hypothèse. Pp. 129-138. In: F. Hallé (ed). *Biologie d'une Canopée de Forêt Equatoriale - III. Rapport de la Mission d' Exploration Scientifique de la Canopée de Guyane, Octobre - Décembre 1996* Pro-Natura International & Opération Canopée, Paris.
- Hansen, R. 2000. Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology*. no. 81: 1120-1132.
- Hartley, S. 1988. The chemical composition of galls: are levels of nutrients and secondary compounds controlled by the gall-former. *Oecologia*. no. 113: 492-501
- Hernández, Z; Quesada, R; González, E. 2002. Cronosecuencia del bosque seco secundario tropical en el Parque Nacional Palo Verde, Bagaces, Costa Rica. *In Ecosistemas forestales de bosque seco tropical: Investigaciones y resultados en Mesoamérica*. Eds. A Chaverri, R Quesada, E Chaves, W Fonseca, E Sanabria. Heredia, CR. UNA. 136-145 p.

- Chaves Salas, E. 2002. Presentación. *In Ecosistemas forestales de bosque seco tropical: Investigaciones y resultados en Mesoamérica*. Eds. A Chaverri, R Quesada, E Chaves, W Fonseca, E Sanabria. Heredia, CR. UNA. 7-8 p.
- ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica). 2008. Atlas digital de Costa Rica. (CD-ROOM). Cartago, CR. 1 CD-ROOM.
- Janzen, D. 1986. Mice, big mammals and seeds: it matters who defecates what where. In *Frugivores and seed dispersal*. Eds. A Estrada y TH Fleming. Dr. W. Junk Publisher, Dordrecht, NL. 251-271 pp.
- Larrea, D. 1999. Efecto de la etapa de crecimiento y la concentración de nitrógeno y carbono en la folivoría por insectos en plántulas de *Swietenia macrophylla* (Meliaceae). *Ecol. Bolivia*. no. 32: 29-35
- Lassau, S; Hochuli, D; Cassis, G; Reid, C. 2005. Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do trophic groups respond consistently? *Diversity and Distributions*. no. 11: 73-82.
- Lassau, S; Hochuli, D. 2005. Wasp community responses to habitat complexity in Sidney sandstone forests. *Austral Ecology*. no. 30: 179-187.
- LOVELESS, A. 1961. A nutritional interpretation of sclerophylly based on differences in the chemical composition of sclerophyllous and mesophytic leaves. *Ann. Bot.* no. 25: 168–184.
- Mariano, N. 2005. Herbivoría y cosexualidad en plantas: efectos indirectos del daño foliar (en línea). *Tropisilva*. 1(1): sp. Consultado 6 jun 2011. Disponible en <http://www.uaem.mx/ebe/april/nelson-april05.htm>.
- Medianero, E; Paniagua, M; Castaño–Meneses, G. 2009. Comparación temporal de la riqueza y composición de insectos inductores de agallas en el dosel de un bosque tropical. (en línea). *Revista mexicana de biodiversidad*. 81(2). Consultado 10 jun 2011. Disponible en [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1870-34532010000200019&script=sci\\_arttext&lng=es](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1870-34532010000200019&script=sci_arttext&lng=es)
- Medianero, E; Valderrama, A; Barrios, H. 2003. Diversidad de insectos minadores de hojas y formadores de agallas en el dosel y sotobosque del Bosque Tropical. (en línea). *Acta Zoológica Mexicana* no 89: 153-168. Consultado 10 jun 2011. Disponible en <http://redalyc.uaemex.mx/pdf/575/57508912.pdf>
- Miles, L; Newton, R; Defries, C; Ravilious, I; May, S; Blyth, V; Kapos; Gordon, J. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* no. 33: 491-505.
- Murphy, P; Lugo, A. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* no.17: 67-88
- Nassar, JM; Rodríguez, JP; Sánchez-Azofeifa, A; Garvin, T; Quesada, M. 2008. *Manual of Methods: Human, Ecological and Biophysical Dimensions of Tropical Dry Forests*. EDS. JM Nassar, JP Rodríguez, A Sánchez-Azofeifa, T Garvin and M Quesada. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Caracas, VE. 136 p.
- Neves, F; Araujo, L; Espirito-Santo, M; Fagundes, M; Wilson, G; Sanchez-Azofeifa, G; Quesada, M. 2010. Canopy Herbivory and Insect Herbivore Diversity in a Dry Forest–Savanna Transition in Brazil. *BIOTROPICA* 42(1): 112–118.

dotPDN LLC; Brewster, R. 2011. Paint.Net. v.4.0. Disponible en <http://www.getpaint.net/index.html>

Parker, G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. Pp. 431-455. In: M.D. Lowman & N.M. Nadkarni (eds). Forest Canopies. Academic Press, San Diego.

Prince, P. 1991b. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos*. no. 62: 244-251

Quesada, M; Sanchez-Azofeifa, G; Alvarez-Anorve, M; Stoner, K; Avila-Cabadilla, L; Calvo-Alvarado, J; Castillo, A; Espirito-Santo, M; Fagundes, M; Fernandes, G; Gamon, J; Lopezaraiza-Mikel, M; Lawrence, D; Morellato, P; Powers, J; Neves, F; Rosas-Guerrero, V; Sayago, R; Sanchez-Montoya, G. 2009. Succession and Management of Tropical Dry Forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* no. 258: 1014–1024.

Ribas, C; Schoereder, J; Pic, M; Soares, S. 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology*. no. 28: 305-314.

SALATINO, A. 1993. Chemical ecology and the theory of oligotrophic scleromorphism. *An. Acad. Bras. Cie<sup>nc</sup>*. no. 65: 1–13.

Sánchez, G; Dirzo, R; Balcazar, M. 1999. Especificidad y herbivoría de Lepidoptera sobre especies pioneras y tolerantes del bosque mesófilo de la reserva de la Biosfera el Cielo, Tamaulipas, México. *Acta Zool. Mex.* no. 78: 103-118

Sanchez-Azofeifa, A; Kalacska, M; Quesada, M; Calvo-Avarado, J; Nassar, J; Rodriguez, J. 2005. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forest. *Conservation Biology* no.19: 285-286.

SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación). 2006. Mapa de Áreas Silvestre Protegidas. (Hojas Cartográficas 1: 50 000 (I.G.N.))

Sperber, C; Nakayama, K; Valverde, M; Neves, F. 2004. Tree species richness and density affect parasitoid diversity in cocoa agroforestry. *Basic and Applied Ecology*. no. 5: 241–245.

Spittler, P. 2002. Alternativas de manejo de los bosques secundarios secos de la Región Chorotega y su análisis financiero. *In Ecosistemas forestales de bosque seco tropical: Investigaciones y resultados en Mesoamérica*. Eds. A Chaverri, R Quesada, E Chaves, W Fonseca, E Sanabria. Heredia, CR. UNA. 217-231 p.

Stiling, P; Moon, D. 2005. Quality or quantity: the direct and indirect effects of host plants on herbivores and their natural enemies. *Oecologia*. no. 142: 413-420.

Strong, D; Lawton, J; Southwood, T. 1984. *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell Scientific Publication, London.