

Análisis comparativo de la folivoría en helechos y angiospermas en un Bosque Tropical Húmedo de Costa Rica

Óscar M. Chaves^{1,2,3} y Fabiana de Gois^{4,5}

Recepción: 25 de Julio de 2006. Aprobación: 22 de Setiembre de 2006

Resumen

Comparamos la magnitud de la folivoría causada por insectos en helechos y angiospermas en tres diferentes tipos de bosque de la Estación Biológica La Selva: Bosque Tropical Húmedo de altura (BTH1), Bosque Tropical Húmedo Basal (BTH2) y Bosque Secundario (BS). En términos generales, los helechos presentaron mayor folivoría que las angiospermas. Sin embargo, se presentaron diferencias entre ecosistemas. En BTH2 los daños fueron mayores para helechos que para las angiospermas, pero en BTH1 y en BS no hubo diferencias. Los helechos presentaron mayores daños en hojas jóvenes y en hojas maduras en comparación con las angiospermas. Para las angiospermas, la folivoría en ambos tipos de hoja fue similar entre ecosistemas. Sin embargo, en helechos las hojas jóvenes presentaron mayor daño en BTH2 que en los demás sitios. Nuestros resultados sugieren que los helechos no están tan bien protegidos como se creía y, al igual que en las angiospermas, en este grupo los herbívoros también representan una importante presión selectiva.

Palabras clave: angiospermas, helechos, herbivoría, Bosque Tropical Húmedo.

Abstract

We compare the magnitude of the folivory caused by insects in ferns and angiosperm in three different ecosystems of the La Selva Biological Station: Tropical Wet Forest (BTH1), Basal Topical Wet Forest (BTH2) and Secondary Forest (BS). In general terms, the ferns presented bigger folivory than the angiosperms. However, differences were presented among ecosystems. In BTH2 the damages were bigger for ferns than for the angiosperms, but in BTH1 and in BS there were not differences. The ferns presented bigger damages in young leaves and in mature leaves in comparison with the angiosperms. For the angiosperms, the folivory in both leaf types was similar among ecosystems. However, in ferns the young leaves presented bigger damage in BTH2 than in the other places. Our results suggest that the ferns are not so well protected as was believed and, the same as in the angiosperms, in this group the herbivores also represent an important selective pressure.

Key words: herbivory, angiosperms, ferns, Tropical Wet Forest.

INTRODUCCIÓN

Las interacciones entre las plantas y sus herbívoros representa uno de los fenómenos más importantes en los diferentes ecosistemas tropicales (Janzen 1970, Connel 1971, Howe & Miriti 2004). La gran abundancia de herbívoros, limita considerablemente el crecimiento y reproducción de las plantas (Coley *et al.* 1985, Aide & Zimmerman 1990, Root 1996). Sin embargo, el efecto neto de los enemigos naturales

sobre la demografía de las plantas dependerá en gran medida de la magnitud del daño causado por los herbívoros, de los aspectos de historia natural de cada especie y, de la disponibilidad de recursos (Whitman *et al.* 1991).

Entre los tipos de herbivoría más ampliamente distribuidos en los trópicos, se encuentra la folivoría

1 Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Antigua carretera a Pátzcuaro 8701. Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta, Morelia, Michoacán, México.
2 Instituto para la Conservación y el Desarrollo Sostenible (INCODESO), San José, Costa Rica.
3 Email: ochaba@oikos.unam.mx
4 Brasilia 70.761.610, Distrito Federal, Brasil
5 Email: fagois@unb.br

causada por los insectos (Dirzo 1984, Coley & Barone 1996). Si se toma en cuenta que los insectos son el grupo de organismos más diverso del mundo y, que alrededor de la mitad son herbívoros (Schoonhoven *et al.* 1997), resulta evidente su influencia en la dinámica poblacional de las comunidades vegetales. De acuerdo con Wilf & Labandeira (1999), la presión que ejercen los insectos herbívoros tiende a incrementarse al disminuir la latitud, por lo que es más acentuada en las zonas tropicales que en las templadas. Así, en diferentes bosques del Neotrópico se ha comprobado que el daño causado por los insectos folívoros repercute directamente en el éxito adaptativo de las plantas (Marquis 1984, Aide 1988, Marquis & Braker 1994). Como respuesta, las plantas tropicales han desarrollado múltiples mecanismos de defensa química, física, mecánica y fenológica (Coley & Barone 1996); cuya complejidad y eficacia varía ampliamente entre especies (Janzen 1981, Coley *et al.* 1985). De igual manera, entre los herbívoros existe una gran presión selectiva para desarrollar mecanismos o estrategias que les permitan burlar esas defensas (Janzen 1970, Bernays & Graham 1988, Bernays 1991, 1998). Por ejemplo, en la mayoría de bosques tropicales la acción de los insectos fitófagos se concentra en las hojas nuevas o jóvenes (Coley & Kursar 1996).

Entre las plantas que se ven más perjudicadas por la acción de los folívoros, se encuentran las que crecen en ambientes de sombra, como es el caso de las plantas de sotobosque. Este estrato recibe solamente de 0.5% a 2% del total de luz que llega al dosel, siendo la mayor parte de esta radiación aportada por destellos lumínicos esporádicos e impredecibles en el tiempo y el espacio (Turnbull 1991, Chazdon *et al.* 1996). En estas condiciones, las plantas tienen tasas fotosintéticas muy bajas en comparación con las especies adaptadas a condiciones de alta luminosidad (Chazdon *et al.* 1996, Zotz & Winter 1996), por lo que la folivoría puede reducir considerablemente el crecimiento y ocasionar una alta mortalidad en plántulas y adultos (Dewalt *et al.* 2004). De modo que en las plantas de sotobosque el desarrollo de defensas contra los herbívoros es de fundamental importancia para su sobrevivencia. Así, en el grupo de los helechos se presenta una compleja diversidad de compuestos químicos, que de acuerdo con Gómez (1991), permiten que sufran bajos porcentajes de folivoría en comparación a las angiospermas.

El propósito principal de este trabajo fue comparar el porcentaje de folivoría entre helechos y angiospermas en tres diferentes tipos de bosque de la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí. Predecimos que: (1)

las angiospermas presentarán mayor folivoría que los helechos, ya que supuestamente estos últimos están mejor protegidos; (2) la folivoría será mayor en el bosque secundario en comparación con los bosques maduros, pues se sabe que las plantas de hábitats abiertos invierten menos recursos en defensas que las de hábitats de sombra y; (3) en ambos grupos de plantas, la folivoría será mayor en las hojas nuevas que en las hojas viejas, ya que éstas son más atractivas para los herbívoros.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio.

Realizamos esta investigación en la Estación Biológica La Selva (EBLS), en Sarapiquí, provincia de Heredia durante el mes de febrero de 2002. La EBLS se localiza en la confluencia de los ríos Puerto Viejo y Sarapiquí, en el cantón de Sarapiquí, Heredia. Está conformada por un área de 1536 ha, el 55% de las cuales están conformadas por bosque primario y el resto por ecosistemas en diferentes estadios sucesionales (McDade & Hartshorn 1994). La precipitación promedio anual es de alrededor de 4000 mm, con una estación seca poco pronunciada. La temperatura promedio anual es de alrededor de 26°C, con un máximo en el mes de agosto (27.1°C) y un mínimo en enero (24.7°C). De acuerdo con el sistema de clasificación de Holdridge, se localiza en la zona de vida de Bosque Tropical Húmedo (Hartshorn & Peralta 1988). En la EBLS se encuentran aproximadamente 1285 especies de angiospermas distribuidas en 122 familias. Por su parte las pteridófitas, constituyen el grupo más diverso de plantas con 173 especies (la gran mayoría de las cuales son helechos) distribuidas en 8 familias (Hartshorn & Hammel 1994, Wilbur 1994).

Muestreos y asignación de tratamientos.

De acuerdo con las características estructurales de la comunidad vegetal, se establecieron tres categorías de bosque: Bosque Tropical Húmedo de altura (BTH1), Bosque Tropical Húmedo basal (BTH2) y Bosque Secundario (BS). El BTH1 es un bosque primario, con una pendiente pronunciada y poca entrada de luz; BTH2 es un bosque maduro ubicado en una ladera, con un dosel menos denso que BTH1 y; BS está constituido por una parcela de regeneración de entre 20 y 30 años. En cada sitio se establecieron tres cuadrículas de 20 x 20 m separadas entre sí por una distancia de al menos 50 m. En cada cuadrícula se seleccionaron en forma aleatoria 30 helechos herbáceos (sin importar la especie). Seguidamente se eligió la angiosperma

más cercana a cada helecho (excluyendo las familias *Arecaceae* y *Cyclanthaceae*) con una altura igual o menor a 2 m. En cada pareja helecho-angiosperma se eligieron en forma aleatoria una fronda u hoja madura y otra joven, en las cuales se estimaron los daños por folivoría. Este daño se estimó por un método no destructivo, similar al indicado por Morrow (1984). Se establecieron cinco categorías de folivoría, de acuerdo con el área foliar perdida: 0% (0), 0-10% (1), 10-25 (2), 25-50 (3), 50-75 (4) y >75 % (5).

Análisis estadísticos.

Para comparar la folivoría total entre helechos y angiospermas, así como la folivoría entre las hojas jóvenes y las hojas viejas de ambos grupos de plantas, utilizamos una U de Mann-Whitney. La folivoría entre tipos de bosque en helechos y angiospermas se comparó a través de un ANDEVA no paramétrico (procedimiento Kruskal-Wallis, Zar 1999). En cada caso se realizaron pruebas a posteriori de Nemenyi para determinar entre cuáles bosques se encontraban las diferencias. Este mismo procedimiento se utilizó para comparar el porcentaje de folivoría entre hojas jóvenes y maduras en cada tipo de bosque. Todos los análisis se realizaron utilizando el programa SYSTAT 9.0 (SYSTAT 1999).

RESULTADOS

Folivoría en helechos y angiospermas

Sin tomar en cuenta el tipo de bosque, los helechos presentaron mayor folivoría que las angiospermas ($U = 13734$, $p = 0.014$; Fig. 1). Sin embargo, al considerar los tipos de bosque, esta diferencia sólo se presentó en el BTH1 ($U = 1337.5$, $p = 0.018$; Fig. 2).

Folivoría entre tipos de bosque

Al analizar separadamente los dos grupos de plantas, encontramos que tanto para helechos como para angiospermas la folivoría fue mayor en BTH2 en comparación con los otros tipos de bosque (Fig. 2; Kruskal-Wallis = 6.32, g.l.=2, $p = 0.04$ y Kruskal-Wallis = 8.61, g.l.= 2, $p = 0.01$, respectivamente).

Folivoría entre tipos de hoja

Al comparar el daño promedio entre hojas jóvenes y viejas de helechos (24.7 ± 12.4 vs 11.3 ± 6.1) y de angiospermas (18.2 ± 8.4 vs 9.8 ± 5.6), en ambos casos las hojas jóvenes resultaron con mayor folivoría ($U = 2773$, $p = 0.001$ y $U = 2415$, $p = 0.01$, respectivamente). Las hojas jóvenes de los helechos mostraron una mayor folivoría que las hojas jóvenes de las angiospermas ($U = 3385$, $p = 0.04$), pero en el caso de las hojas maduras

no existieron diferencias ($U = 3153$, $p = 0.08$). En BTH2 la folivoría en las hojas jóvenes de helechos fue mayor que en los otros dos tipos de bosque (Kruskal-Wallis = 7.3, g.l.= 2, $p = 0.034$); mientras que las hojas jóvenes de las angiospermas fueron igualmente depredadas en los tres tipos de bosque (Kruskal-Wallis = 4.89, g.l.= 2, $p = 0.09$). Por su parte, el porcentaje de folivoría de las hojas maduras en helechos y en angiospermas no se vio afectado por el tipo de bosque (Kruskal-Wallis = 2.67, g.l.=3 $p = 0.26$ y Kruskal-Wallis = .6, g.l.=2, $p = 0.16$, respectivamente).

DISCUSIÓN

Tasas de folivoría entre grupos de planta.

En oposición con nuestra primera predicción, nuestros resultados sugieren que los helechos no están tan bien protegidos como se creía, ya que la folivoría fue mayor en éstos que en las angiospermas (Fig. 1). Este resultado contradice la hipótesis de que el mayor contenido de metabolitos de defensa (p.ej., taninos y fenoles) existentes en los helechos en comparación con las angiospermas, les confieren una mayor resistencia a la herbivoría (Gómez 1991, Ruesink 2001). Esto tampoco es congruente con lo que encontraron Hendrix & Marquis (1983), en donde ambos grupos de plantas presentaron un porcentaje de folivoría similar. De igual manera, los mutualismos de los helechos con diferentes grupos de hormigas (Elias 1983, Koptur et al. 1998, Heil & McKey 2003) no parecen repeler eficientemente a los insectos fitófagos.

Esta contradicción podría deberse en parte al hecho de que en este estudio no se controló la edad de las hojas estudiadas en ninguno de los dos grupos de plantas. Esto es de fundamental importancia pues por lo general las hojas más viejas van a presentar mayor daño que las nuevas (Barone & Coley 2002). Comúnmente las hojas de los helechos presentan una mayor longevidad que las de las angiospermas (V. Rico *com. pers*), por lo que sería razonable esperar que acumulasen más daños. Además, la mayoría de mediciones de herbivoría basadas en un solo muestreo subestiman los daños (Morrow 1984, Coley & Barone 1996), debido a que no toman en cuenta la acumulación del daño a lo largo de la vida de las hojas. Se ha determinado que esta subestimación oscila entre 38 y 60%, según la especie (Lowman 1984, Filip et al. 1995). Sin embargo, esta posibilidad tiende a perder validez si se considera el hecho de que en los dos grupos de plantas estudiados, las diferencias en la folivoría ocurrieron entre hojas nuevas y no entre hojas maduras. Esto sugiere dos posibilidades: (1) las

hojas nuevas de los helechos presentan menos defensas que las hojas nuevas de las angiospermas, por lo que son presa fácil para la mayoría de insectos o, (2) las hojas nuevas de los helechos pueden estar igual o mejor defendidas que en las angiospermas, pero su contenido nutricional es mayor, por lo que son preferidas por los insectos. Para discriminar entre ambas hipótesis sería indispensable realizar mediciones sistemáticas tanto de la calidad nutricional de las hojas nuevas en cada grupo de planta como de la folivoría a través del tiempo.

Influencia del tipo de bosque y del tipo de hoja.

Generalmente las especies de plantas adaptadas a condiciones de sol presentan una mayor tasa de herbivoría que las especies adaptadas a la sombra (Coley & Barone 1996), debido a que invierten más recursos en crecimiento y reproducción que en defensa (Kitajima 1996), tal y como establecía nuestra segunda predicción. Sin embargo, los resultados de este estudio no parecen apoyar esta idea. Se esperaba que la folivoría en ambos grupos de plantas fuera mayor en BS que es un hábitat más soleado que BTH1 o BTH2. Sin embargo, los daños fueron mayores en BS. Incluso, en el caso de las hojas maduras, no existió ninguna diferencia entre tipos de bosque. Esta discrepancia probablemente esté relacionada con el comportamiento estacional de los herbívoros, tal y como mencionan Wolda (1988) y Barone (2000). Durante la

estación seca, el incremento de la irradiación solar, la reducción de la precipitación y la posible proliferación parasitoides crean condiciones adversas que limitan el crecimiento y la supervivencia de muchas poblaciones de insectos fitófagos (Janzen 1967, Frith & Frith 1985, Wolda 1988, 1990). Probablemente si este estudio hubiera comprendido tanto la estación seca como la lluviosa, los resultados hubieran coincidido mejor con nuestra segunda predicción.

Por otra parte, en ambos grupos de plantas encontramos una mayor folivoría en las hojas jóvenes que en las hojas maduras, tal y como establecía nuestra tercera predicción. Este fenómeno es bastante común tanto en bosques tropicales como en bosques templados (Morrow 1984, Marquis & Braker 1994, Coley & Kursar 1996). En los bosques tropicales, las hojas jóvenes y en proceso de expansión sufren una tasa diaria porcentual de daño que es de 5 a 25 veces mayor que la experimentada por las hojas maduras (Coley & Barone 1996, Chaves & Ávalos 2006). Las hojas jóvenes son poco lignificadas, con baja cantidad de fibra, con mayor concentración de nitrógeno y, en muchos casos, con un “arsenal” incipiente de metabolitos, en comparación con las hojas maduras (Bazzaz *et al.* 1987, Coley 1990). Por estas razones, en la mayoría de los casos, los insectos fitófagos preferirán consumir las hojas jóvenes, a no ser que éstas escaseen.

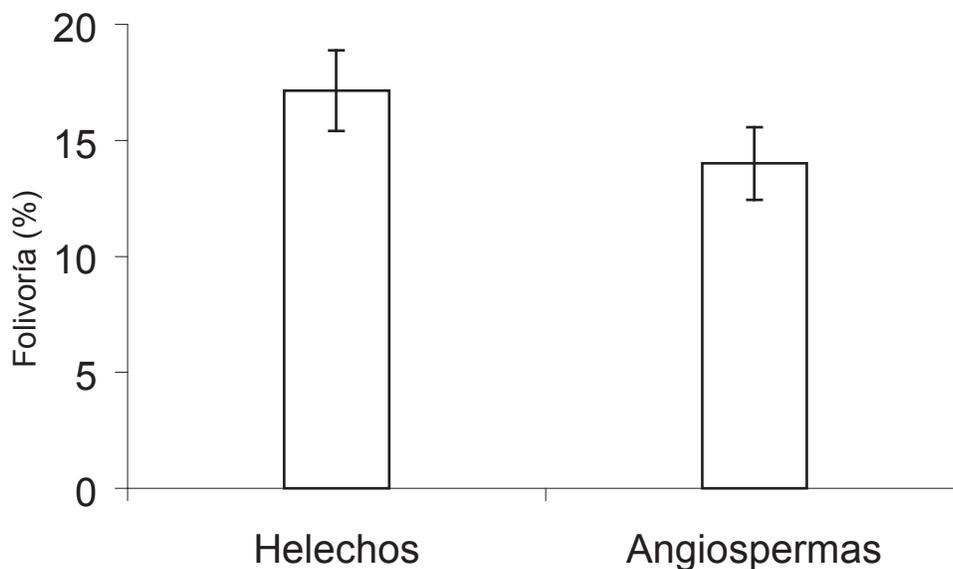


Fig 1. Folivoría total promedio (±E.E.) en helechos y angiospermas. Los datos provienen de mediciones realizadas en la Estación Biológica la Selva durante el mes de febrero del 2002. En ambos casos n= 540 hojas.

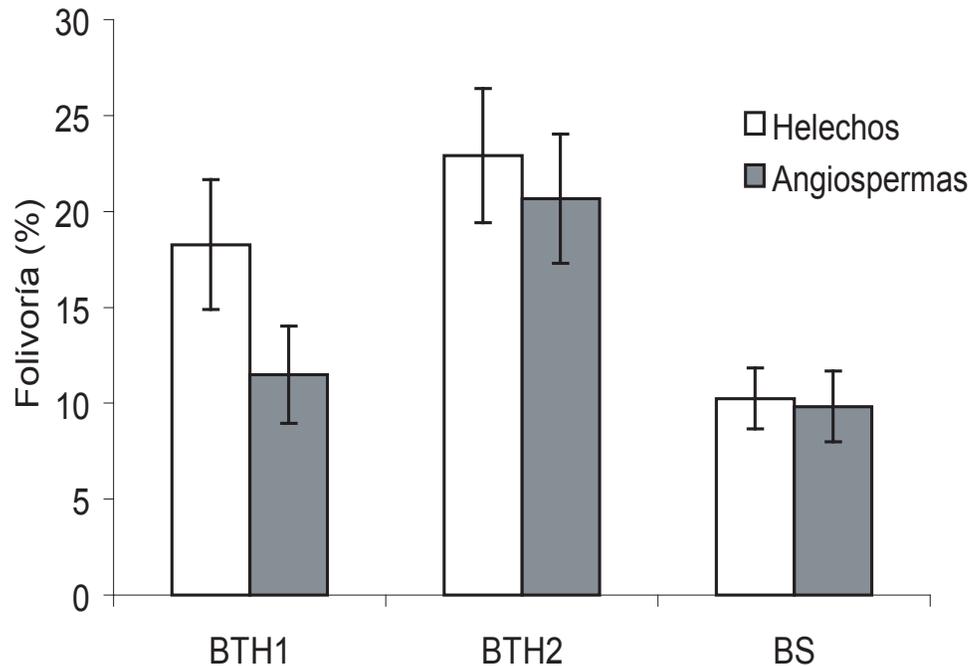


Fig 2. Folivoría promedio (\pm E.E.) en angiospermas y helechos según el tipo de bosque. Los datos provienen de mediciones realizadas en la Estación Biológica la Selva durante el mes de febrero del 2002.

AGRADECIMIENTOS

Nuestra gratitud a Oscar Murillo y Emelina Tapia por su colaboración durante el trabajo de campo en la EBL. A Víctor Rico por su apoyo en el diseño experimental y sus valiosos comentarios. A la Organización para Estudios Tropicales (OET) por el apoyo logístico brindado.

BIBLIOGRAFÍA

- Aide, T.M. 1988. "Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community". *Nature* 336: 574-575.
- Aide, T. M. & J. K. Zimmerman. 1990. "Patterns of insect herbivory, growth, and survivorship in juveniles of a neotropical liana". *Ecology* 71:1412-1421.
- Barone, J.A. 2000. "Comparison of Herbivores and Herbivory in the Canopy and Understory for Two Tropical Tree Species". *Biotropica* 32:307-317.
- Barone, J.A. & P.D. Coley. 2002. "Herbivorismo y las defensas de las plantas". In: M.R. Guariguata & G.H. Kattan (Eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR Costa Rica. Pp. 464-492.
- Bazzaz, F.A., N.R. Chiariello, P.D. Coley & L.F. Pitelka. 1987. "Allocating resources to reproduction and defence". *Bioscience* 37: 58-66.
- Bernays, E. & M. Graham. 1988. "On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods". *Ecology* 69, 886-92.
- Bernays, E. A. 1998. "Evolution of feeding behavior in insect herbivores: Success seen as different ways to eat without being eaten". *Bioscience* 48, 35-44.
- Bernays, E. A. 1991. "Evolution of insect morphology in relation to plants". *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B.* 126:257-64.
- Chaves, O.M. & G. Ávalos. 2006. "Is the inverse phenology of the dry forest understory shrub *Jacquinia nervosa* (Theophrastaceae) a strategy to escape herbivory?". *Rev. Biol. Trop.* 54: 951-963.
- Chazdon, R.L., R.W. Pearcy, D.W. Lee & N. Fetcher. 1996. "Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments". In: S. Mulkey, R. Chazdon & A. Smith (Eds.). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, New York. Pp. 5-55.

- Coley, P. D. & J.A. Barone. 1996. "Herbivory and plant defenses in tropical forest". *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27:305-335.
- Coley, P. D. & T.A. Kursar. 1996. "Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological trade-offs". In: S. S. Mulkey, R.L. Chazdon & A. P. Smith (Eds.). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman and May. Pp. 305-336.
- Coley, P.D., Bryant, J. P. & Chapin, F. S. 1985. "Resource availability and plant antiherbivore defense". *Science*, 230:895-899.
- Coley, P.D. 1990. "Tasas de herbivorismo en diferentes árboles tropicales". In: *Ecología de un Bosque Tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. E.G. Leigh Jr., A.S. Rand, & D.M. Windsor (Eds.). Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, Panamá. Pp. 191-200.
- Connell, J.H. 1971. "On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animal and in rain forest trees". In: P.J. Den Bour, P.R. Gradwell (eds). *Dynamics of populations*. Center for Agricultural Publishing and Documentation Wageningen. Pp. 298-312.
- Dewalt, S.J., J.S. Denslow & K. Ickes. 2004. "Natural-Enemy Release Facilitates Habitat Expansion of the Invasive Tropical Shrub *Clidemia hirta*". *Ecology* 85:471-483.
- Dirzo, R. 1984. "Insect-plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory". In: E. Medina, H.A. Money & C. Vázquez-Yanes (Eds.). *Physiological ecology of plants of wet tropics*. Dr W. Junk Publishers, Boston. Pp. 209-224.
- Elias, T.S. 1983. "Extrafloral nectaries: Their structure and distribution". In: B. Bentley & T.S. Elias (Eds.). *The Biology of Nectaries*. New York. Columbia University Press. Pp. 174-203.
- Filip, V., R. Dirzo, J.M. Maass & J. Sarukhán. 1995. "Within and between year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from Mexican deciduous forest". *Biotropica* 27: 78-86.
- Frith, C.B. & D.W. Frith. 1985. "Seasonality of insect abundance in an Australian upland tropical rain forest". *Aust. J. Ecol.* 10: 237-248.
- Gómez, L. D. 1991. "Cyatheaceae y Dicksoniaceae (Pteridophyta) (rabos de mico, helechos arborescentes)". In: D. H. Janzen (Ed.). *Historia natural de Costa Rica*. Editorial de La Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. Pp. 228-231.
- Hartshorn, G.S. & R. Peralta. 1988. "Preliminary description of primary forest along the La Selva Volcán Barba altitudinal transect, Costa Rica". In: F. Almeda & C.M. Pringle (Eds.). *Tropical rainforests: Diversity and conservation*. California Academy of Sciences. Pp. 281-295.
- Hartshorn, G.S. & B.E. Hammel. 1994. "Vegetation Types and Floristic Patterns". In: L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespeneide & G.S. Hartshorn (Eds.). *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 73-89.
- Heil, M. & D. McKey. 2003. "Protective Ant-Plant Interactions as Model Systems in Ecological and Evolutionary Research". *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 34:425-53.
- Hendrix, S. D. & R.J. Marquis. 1983. "Herbivore damage to three tropical ferns". *Biotropica* 15: 108-111.
- Howe, H. F. & M.N. Miriti. 2004. "When Seed Dispersal Matters". *BioScience* 54: 651-660.
- Janzen, D.H. 1967. "Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America". *Evolution* 21: 620-637.
- Janzen, D.H. 1970. "Herbivores and the number of tree species in tropical forest". *Amer. Nat.* 501-28.
- Janzen, D.H. 1981. "Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest". *Biotropica* 13: 271-282.
- Kitajima, K. 1996. "Ecophysiology of Tropical Tree Seedlings". In: S. Mulkey, R. Chazdon & A. P. Smith (Eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York. Pp. 565-599.
- Koptur, S, V. Rico-Gray & M. Palacios-Rios. 1998. "Ant protection of the nectaried fern *Polypodium plebeium* in Central Mexico". *Am. J. Bot.* 85:736-739.
- Lowman, M.D. 1984. "An assessment of techniques for measuring herbivory: Is rainforest defoliation more intense than we thought?". *Biotropica* 16: 264-268.
- McDade, L.A. & G.S. Hartshorn. 1994. "La Selva Biological Station". In: L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespeneide & G.S. Hartshorn (Eds.). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 6-14.
- Marquis, R.J. & H.B. Braker. 1994. "Plant-herbivore interactions: diversity, specificity and impact". In: L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespeneide & G.S. Hartshorn (Eds.). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 261-281.
- Marquis, R.J. 1984. "Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant". *Science* 226: 537-539.

- Morrow, P.A. 1984. "Assessing the effects of herbivory". In: E. Medina, H.A. Money & C. Vázquez-Yanes (Eds.). *Physiological ecology of plants of wet tropics*. Dr W. Junk, Boston. Pp. 225-231.
- Root, R. B. 1996. "Herbivore pressure on goldenrods (*Solidago altissima*): its variation and cumulative effects". *Ecology* 77:1074-1087.
- Ruesink, A. 2001. "*Adiantum viridimontanum* Paris Green Mountain Maidenhair Fern". New England Plant Conservation Program. Conservation and Research Plan. New England Wild Flower Society. 16 p.
- Schoonhoven, L.M., T. Jermy & J. J. A. van Loon. 1997. *Insect-Plant Biology*. Chapman & Hall, London.
- SYSTAT. 1999. *SYSTAT version 9.0 for Windows*. SPSS, Chicago.
- Turnbull, M. H. 1991. "The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rainforest tree species". *Oecologia* 87: 110-117.
- Whitham, T. G., J. Maschinski, K. C. Larson, & K. N. Paige. 1991. "Plant responses to herbivory: the continuum from negative to positive and underlying physiological mechanisms". In: P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G.W. Fernández & W. W. Benson (Eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, New York, USA. Pp. 227-256.
- Wilbur, R.L. 1994. "Vascular Plants: An Interim Checklist. Appendix 3". In: L.A. Macdade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hantshorn (Eds.). *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 350-378.
- Wilf, P. & C.C. Labandeira. 1999. "Response of Plant-Insect Associations to Paleocene-Eocene Warming". *Science* 284: 2153-2156.
- Wolda, H. 1988. "Insect seasonality: why?". *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 1-18.
- Wolda, H. 1990. "Estacionalidad de los Homoptera de la isla de Barro Colorado". In: E.G. Leigh Jr., A.S. Rand & D.M. Windsor (Eds.). *Ecología de un Bosque Tropical: Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, Panamá. Pp. 403-414.
- Zar, H. J. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey.
- Zotz, G. & K. Winter. 1996. "Diel patterns of CO₂ exchange in rainforest canopy plants". In: S. Mulkey, R. Chazdon & A. Smith (Eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York. Pp. 89-113.