

TRABAJO DE GRADO

**PATRONES DE HERBIVORÍA EN POBLACIONES DE CYCADAS
DE DIFERENTES HÁBITATS Y
PARA DISTINTOS TIPOS DE HERBIVOROS.**

ESTUDIANTE: Dani Zabaleta Doria

ASESORA: Cristina López-Gallego

**UNIVERSIDAD DE ANTIOQUIA
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SECCIONAL BAJO CAUCA**

TABLA DE CONTENIDO

Resumen.....	3
1. Introducción.....	4
2. Metodología.....	6
3. Resultados.....	7
4. Discusión.....	15
Literatura citada.....	16

RESUMEN

Las Cycadas son el linaje de plantas con semillas más antiguo que persiste en la actualidad. Debido a su compleja ecología, rangos de distribución limitados, tamaño poblacional reducido y a las amenazas de destrucción de su hábitat y sobre-explotación, la mayoría de las especies de Cycadas se encuentran amenazadas de extinción. Estudios de ecología de las poblaciones de Cycadas en sus hábitats naturales son cruciales para programas de conservación, pero desafortunadamente son escasos en el Neotrópico. En este trabajo exploramos la variabilidad en la magnitud de la herbivoría en poblaciones de Cycadas de distintos tipos de hábitats y para diferentes tipos de herbívoros. Comparamos la magnitud de la herbivoría en individuos de *Zamia manicata* en ambientes de borde e interior en fragmentos de bosque y los niveles de herbivoría en individuos de *Zamia encephalartoides* en diferentes hábitats. Además, comparamos la tasa de herbivoría entre individuos de *Zamia manicata* e individuos de *Zamia encephalartoides*.

En este estudio, encontramos que existe un efecto del gradiente borde e interior del fragmento de bosque sobre la tasa de herbivoría de *Z. manicata* para varios tipos de herbívoros. El daño causado por herbivoría de minadores es mayor al interior del fragmento de bosque tanto para individuos adultos como para plántulas. Sin embargo, la tasa de herbivoría causada por larvas de *Eumaeus* (Lepidóptera) es mayor al intermedio del fragmento de bosque para individuos adultos y plántulas. El daño causado por la presencia de agallas es mayor al interior del fragmento de bosque en individuos adultos. La tasa de herbivoría causada por la presencia de patógenos es mayor al intermedio del fragmento de bosque para individuos adultos pero para las plántulas es mayor al interior del fragmento de bosque. De manera similar, encontramos que existe un efecto del hábitat sobre los niveles de herbivoría en *Z. encephalartoides* para varios tipos de herbívoros. Los niveles de herbivoría por *Eumaeus* (Lepidóptera) son menores en individuos que se encuentran en el sitio de hábitats abiertos. La herbivoría por minadores tiende a ser más alta en el sitio de hábitats abiertos. Además, encontramos que existe una diferencia en la tasa de herbivoría entre los individuos de *Z. manicata* y *Z. encephalartoides* para herbívoros minadores y larvas de *Eumaeus* (Lepidóptera). La tasa de herbivoría por minadores es mayor en los individuos de *Z. manicata* y la tasa de herbivoría por larvas de *Eumaeus* (Lepidóptera) tiende a ser mayor en *Z. encephalartoides*. Este estudio sugiere que los patrones de herbivoría en especies de *Zamia* pueden variar ampliamente entre hábitats y para distintos tipos de herbívoros, lo cual podría tener un impacto sobre la viabilidad poblacional en sus hábitats naturales.

1. INTRODUCCION

Las Cycadas son un grupo de plantas con una gran importancia en la historia evolutiva de las plantas. Su importancia radica en que son el linaje de plantas con semillas más antiguo que persiste en la actualidad (Norstog & Nicholls. 1997). Este grupo de plantas dominó la flora durante la era Mesozoica, y se le considera como “fósiles vivientes”. Las Cycadas se clasifican en tres familias, Cycadaceae, Stangeriaceae, y Zamiaceae, con aproximadamente 297 especies repartidas en 11 géneros. Este linaje se distribuye actualmente en el trópico y subtrópico de América, África, Asia y Australia (Donaldson. 2003).

Desafortunadamente, la mayoría de las especies de Cycadas están altamente amenazadas de extinción. Su compleja ecología y la rareza en términos de rangos de distribución limitados y poblaciones pequeñas, combinados con drástica destrucción de sus hábitats en donde se encuentran, ha resultado en que las Cycadas sean uno de los grupos de plantas más amenazados en el planeta (Donaldson. 2003). En el Neotrópico casi el 70% de las especies de Cycadas se encuentran en alguna categoría de amenaza, sobre todo por la degradación de su hábitat pero en algunos casos también por la sobre-explotación de poblaciones para su uso como ornamentales (Stevenson et al. 2003). En Colombia se encuentran ca. 20 especies de Cycadas del género *Zamia* y el 75% de ellas está en una categoría de amenaza principalmente por la destrucción de su hábitat (Calderon et al. 2005).

Por su importancia en horticultura, investigación sobre la propagación y sobre la taxonomía de las Cycadas ha sido importante; así como investigación sobre la historia evolutiva de un linaje de gran interés dentro de la evolución de las plantas con semilla (Norstog & Nicholls. 1997). Sin embargo, dados los largos ciclos de vida de las especies (que pueden ser de muchas décadas o cientos de años) y la complejidad de su ecología, existen pocos estudios sobre la biología poblacional y otros aspectos de la ecología de las especies de Cycadas en sus hábitats naturales. Sin embargo, estudios sobre la dinámica de las poblaciones en diferentes hábitats y los mecanismos ecológicos asociados a diferencias entre hábitats en la viabilidad poblacional son necesarios para sustentar programas de conservación adecuados para las especies de Cycadas.

En Colombia, casi todas las especies de Cycadas son típicas del sotobosque de bosques húmedos y secos tropicales (Stevenson. 2001). Muchas especies tienen una distribución geográfica muy restringida y pocas poblaciones. Sin embargo, algunas especies pueden tener poblaciones en varias localidades geográficas e incluso en hábitats con algún grado de heterogeneidad. Este estudio pretende contribuir al conocimiento de la ecología de poblaciones de Cycadas en hábitats de bosques que difieren entre sí. En particular, este estudio se enfoca en la variación en patrones de herbivoría que podría existir en poblaciones de distintos hábitats boscosos de dos especies de *Zamia* de Colombia. Debido a que la ecología de una población no solo está influenciada por un factor sino por muchos factores que interactúan entre sí se hace necesario considerar el efecto que cada uno de ellos ejerce sobre la población y que tanto podría contribuir a la dinámica poblacional.

Muchos estudios sugieren que la herbivoría es una interacción planta- animal que puede afectar de manera muy importante el crecimiento de una población. La herbivoría puede reducir el área foliar fotosintética, actuar como factor de estrés y puede afectar varios componentes del éxito biológico de los individuos (Sánchez-Ramos et al. 2010, Telhado et al. 2010). De igual forma, la herbivoría puede afectar la reproducción de ciertas especies de plantas ya que estas emplearían más recursos en la generación de defensas disminuyendo la producción de estructuras reproductivas (Plaza & Martínez. 2007). Las plantas que presentan una disminución en estructuras reproductivas son menos competentes ante otras especies, como por ejemplo especies invasoras, representando esto un riesgo significativo en la supervivencia (Vilà et al. 2006, Aguirre & Mendoza et al. 2009).

Se conocen algunos patrones con respecto a la ocurrencia de herbivoría y estrategias de defensa en poblaciones de plantas en bosques tropicales. Por ejemplo, un gran porcentaje de la herbivoría en los bosques tropicales son causados por insectos y patógenos principalmente en hojas jóvenes y en expansión (Coley & Barone.1996) y un porcentaje menor por mamíferos. Un mecanismo de defensa de las plantas ante la herbivoría, es la producción de hojas durante la época seca evitando la alta abundancia de herbívoros al principio de la época lluviosa (Mitchell. 1992), debido a que se considera que el mayor consumo foliar se presenta al inicio de la época lluviosa (Sánchez-Ramos et al. 2010).

La magnitud de la herbivoría puede variar por muchos factores entre individuos en una población o entre poblaciones. Por ejemplo, el tamaño de las plantas puede afectar las tasas de herbivoría (Medinaceli et al. 2004). Estos daños pueden aumentar o disminuir dependiendo de las condiciones nutricionales de la planta y del medio donde esta se encuentra (Coley et al.1985, Pachón et al.2010). La disponibilidad de luz es otro factor que puede favorecer o no a la herbivoría ya que a medida que se abre el dosel puede cambiar la ecología de los herbívoros al igual que la de sus depredadores (Moreno. 2009). También la disponibilidad de luz puede acelerar la maduración de las hojas haciendo que la dureza de estas actúe como un mecanismo de defensa físico contra sus herbívoros (Angulo-Sandoval et al. 2004, Bolser et al. 1998, Agrawal. 1998).

En este trabajo exploramos la variabilidad en la magnitud de la herbivoría en poblaciones de Cycadas de distintos tipos de hábitats y para diferentes tipos de herbívoros. Comparamos la magnitud de la herbivoría en individuos de *Zamia manicata* en ambientes de borde e interior en fragmentos de bosque. En este caso, la hipótesis fue que la tasa de herbivoría es mayor en individuos de *Zamia manicata* que se encuentran más al borde que al interior del fragmento de bosque. También comparamos los niveles de herbivoría en individuos de *Zamia encephalartoides* en diferentes hábitats. Nuestra hipótesis era que los niveles de herbivoría son mayores en individuos que se encuentran en hábitat de bosque que los que se encuentran en hábitat abiertos. Finalmente, comparamos la tasa de herbivoría entre individuos de *Zamia manicata* e individuos de *Zamia encephalartoides*. Para probar estas hipótesis, describimos patrones de herbivoría para todos los tipos de

herbívoros conocidos que atacan los individuos de estas especies (larvas de lepidópteros, minadores, hormigas, insectos generadores de agallas, y microorganismos patógenos).

2. METODOLOGÍA

Sistema de estudio.

Zamia manicata es una cycada de sotobosque de los bosques húmedos tropicales de la región del Darién de Colombia y Panamá. Es una cycada con un tallo subterráneo y 1-5 hojas compuestas de hasta 24 folíolos. *Zamia encephalartoides* habita el sotobosque de bosques secos y también puede establecerse en hábitats abiertos (sin dosel) en la región del Cañón de Chicamocha en Colombia. Esta cycada tiene un tallo de hasta 2 metros de altura que se puede ramificar profusamente y que puede tener hasta 5-30 hojas de hasta 40 foliolos. Las especies de *Zamia* generalmente tienen tasas de crecimiento (producción de hojas y aumento del tamaño del tallo y las hojas) muy lentas y ciclos de vida de varias décadas. Las Cycadas son dioicas, con individuos de conos masculinos que producen polen e individuos de conos femeninos que producen semillas. Los eventos reproductivos son estacionales y sincrónicos, pero en cada temporada reproductiva sólo una proporción pequeña de la población produce conos. La polinización es llevada a cabo por Coleóptera, y las semillas son dispersadas principalmente por gravedad.

Para este proyecto realizamos muestreos en poblaciones de *Z. manicata* en dos localidades en la Vereda Jurado del Municipio de Chigorodó, y la Vereda El Cuchillo del Municipio de Turbo en Antioquia. Realizamos también muestreos de *Z. encephalartoides* en dos localidades en la Vereda Umpala del Municipio de Piedecuesta, y la Vereda Chocó del Municipio de Girón en Santander.

Efecto del hábitat sobre la magnitud de la herbivoría para distintos herbívoros.

Para evaluar posibles diferencias en la magnitud de la herbivoría entre individuos en diferentes tipos de hábitats estimamos la tasa de herbivoría para plantas individuales y para todos los tipos de herbívoros observados en las dos especies en un episodio de muestreo. Para cada especie establecimos parcelas de 20 x 20 m y muestreamos todos los individuos en las parcelas. Para *Z. manicata* establecimos una parcela en hábitats de interior, intermedio y borde de bosque en dos sitios (localidades geográficas). Para *Z. encephalartoides* establecimos cuatro parcelas en un hábitat abierto (hábitat sin presencia de dosel) y dos parcelas en hábitat de bosque (hábitat con presencia de dosel). En el caso de *Z. manicata* además de los individuos adultos evaluamos también los patrones de herbivoría en las plántulas presentes en las parcelas de muestreo.

Dentro de cada una de las parcelas marcamos todos los individuos con una placa de aluminio y alambre de cobre. Para cada individuo estimamos porcentajes de herbivoría del área foliar dañada por cada tipo de herbívoro observado en las especies según

categorías de daño de 0 a 3. Las categorías de daños fueron establecidas de la siguiente manera considerando todos los foliolos presente en cada individuo como el 100% del área foliar: 0 corresponde a ausencia de herbivoría, 1 corresponde a un porcentaje menor del 10%, 2 corresponde a un porcentaje de 10 a 50% y 3 corresponde a un porcentaje mayor del 50% del área foliar afectada por herbivoría. En *Z. manicata* se observaron los herbívoros: larvas de mariposas del género *Eumaeus* (Lycaenidae, herbívoros especialistas en *Zamia*), insectos minadores de hojas, hormigas cortadoras del genero *Atta*, insectos formadores de agallas, y patógenos (daño foliar evidenciado como manchas probablemente producido por microorganismos). En *Z. encephalartoides* observamos solamente herbívoros minadores y larvas de *Eumaeus*.

Las proporciones de los individuos en las diferentes categorías de daño por herbivoría fueron comparados entre hábitats o sitios y entre especies usando pruebas de contingencia. Todas las pruebas estadísticas se llevaron a cabo en el programa SPSS (SPSS. 2008).

3. RESULTADOS

Efecto del hábitat de borde e interior de bosque y el sitio sobre la tasa de herbivoría en *Z. manicata*.

Encontramos que existe un efecto del gradiente borde e interior del fragmento de bosque sobre la tasa de herbivoría de *Z. manicata* para varios tipos de herbívoros (Tabla 1). El daño causado por herbivoría de minadores es mayor al interior del fragmento de bosque tanto para individuos adultos (Fig. 1) como para plántulas (Fig. 2). Sin embargo, la tasa de herbivoría causada por larvas de *Eumaeus* es mayor al intermedio y en el borde del fragmento de bosque para individuos adultos (Fig. 3) y el patrón es similar para plántulas (Fig. 4). El daño causado por la presencia de agallas es mayor al interior del fragmento de bosque en individuos adultos (Fig. 5). La tasa de herbivoría causada por la presencia de patógenos es mayor al intermedio del fragmento de bosque para individuos adultos (Fig. 6) pero para las plántulas es mayor al interior del fragmento de bosque (Fig. 7). No encontramos efecto del hábitat sobre la herbivoría por hormigas (Tabla 1). Además, encontramos que hay un efecto del sitio sobre la tasa de herbivoría por minadores, patógenos y agallas (Tabla 1), siendo la tasa de herbivoría mayor en el sitio de la vereda El Cuchillo (Fig. 8, 9 y 10) para individuos adultos.

Tabla 1. Efecto de la especie, sitio o hábitat sobre la tasa de herbivoría según el tipo de herbívoro (prueba Chi-cuadrado).

Factor	Tipo de herbívoro	Estadístico	gl	P
Ambas especies adultos (Especie)	Minadores	431.724	3	.000
	Eumaeus	136.252	3	.000
<i>Z. encephalartoides</i> adultos (Hábitat)	Minadores	33.383	3	.000
	Eumaeus	12.140	3	.007
<i>Z. manicata</i> adultos (Sitio)	Minadores	193.755	3	.000
	Eumaeus	5.646	3	.130
	Hormigas	2.013	2	.366
	Agallas	31.847	2	.000
	Patógenos	648.738	2	.000
<i>Z. manicata</i> adultos (Hábitat)	Minadores	98.176	6	.000
	Eumaeus	158.159	6	.000
	Hormigas	4.452	4	.348
	Agallas	31.248	4	.000
	Patógenos	262.160	4	.000
<i>Z. manicata</i> plántulas (Hábitat)	Minadores	31.406	6	.000
	Eumaeus	24.803	6	.000
	Agallas	5.037	2	.081
	Patógenos	70.772	6	.000

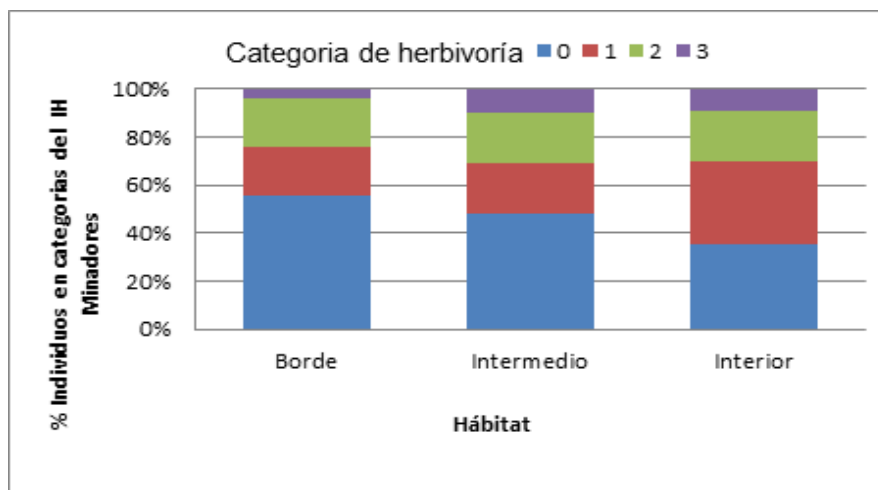


Fig. 1. Porcentaje de individuos en categorías del índice de herbivoría de Minadores en individuos adultos de *Zamia manicata* en diferentes hábitats.

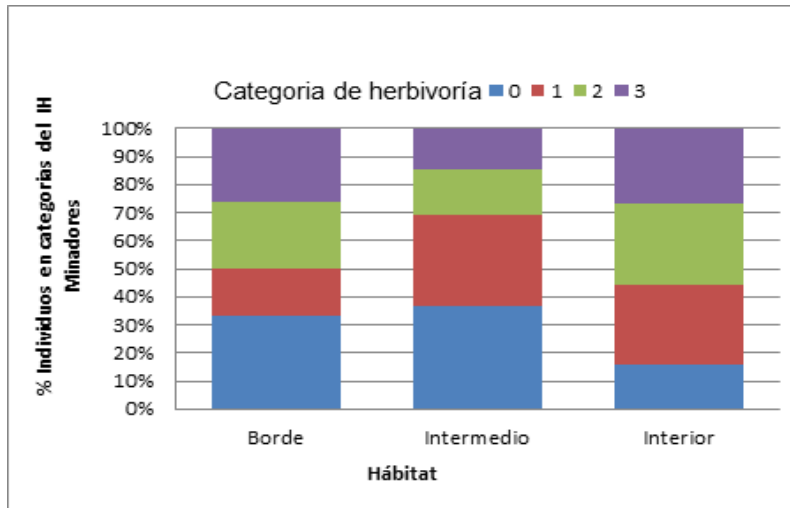


Fig. 2. Porcentaje de individuos en categorías del índice de herbivoría de Minadores en individuos plántulas de *Zamia manicata* en diferentes hábitats.

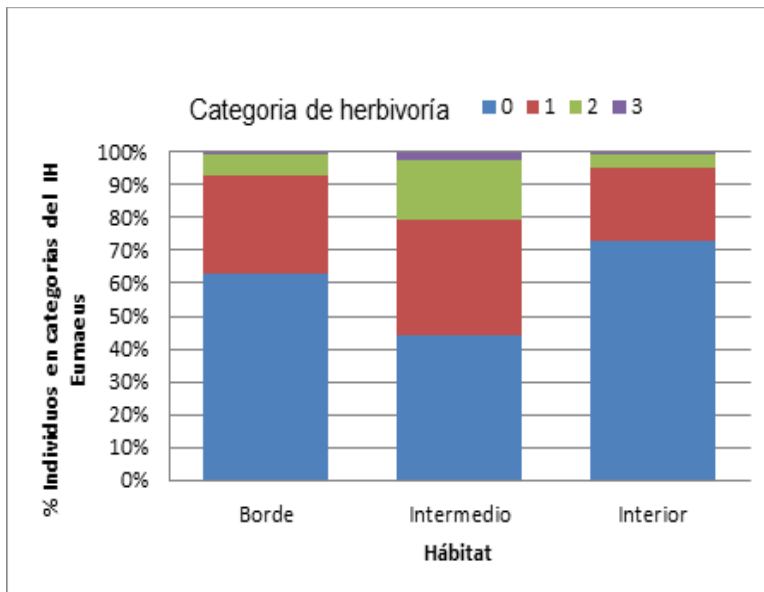


Fig. 3. Porcentaje de individuos en categorías del índice de herbivoría de Eumaeus en individuos adultos de *Zamia manicata* en diferentes hábitats.

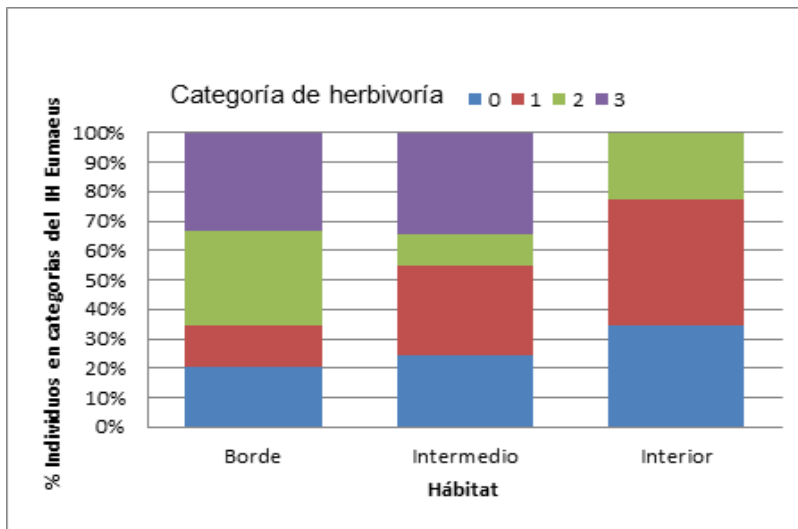


Fig. 4. Porcentaje de individuos en categorías del índice de herbivoría de Eumaeus en individuos plántulas de *Zamia manicata* en diferentes hábitats.

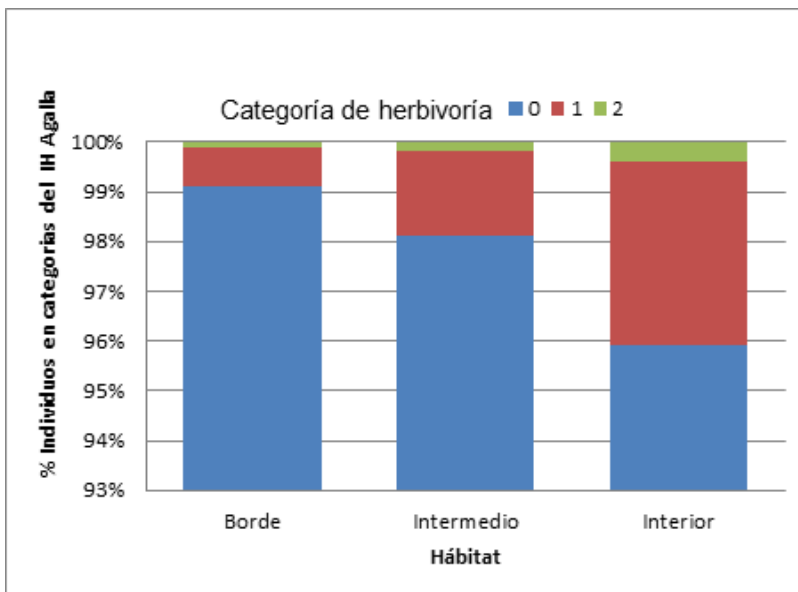


Fig. 5. Porcentaje de individuos en categoría del índice de agallas en individuos adultos de *Zamia manicata* en diferentes hábitats.

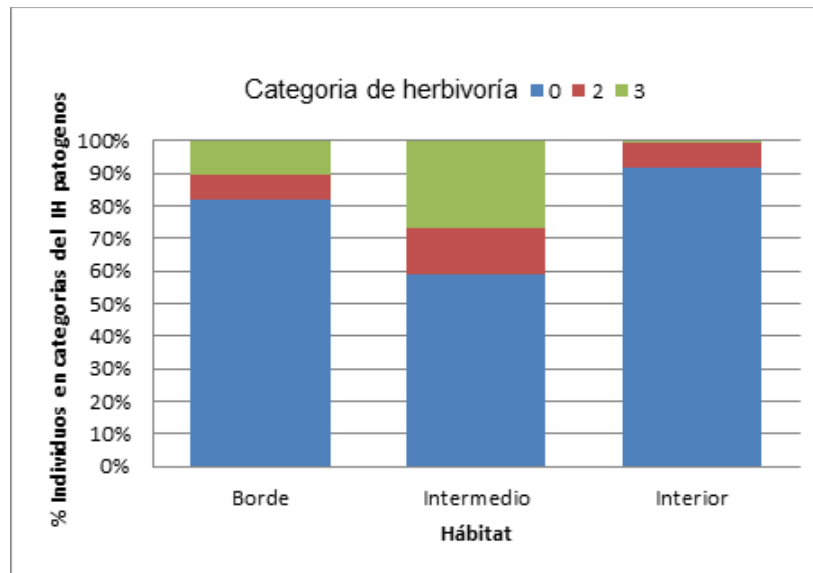


Fig. 6. Porcentaje de individuos en categoría del índice de patógenos en individuos adultos de *Zamia manicata* en diferentes hábitats.

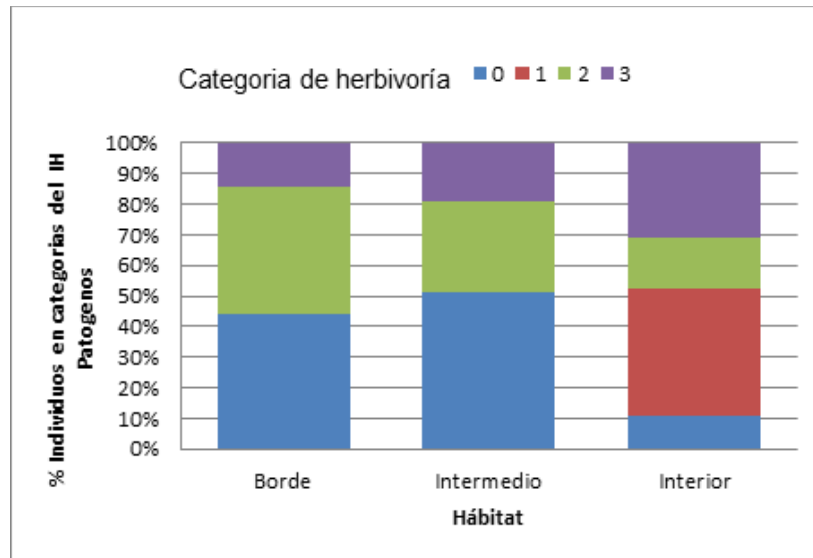


Fig. 7. Porcentaje de individuos en categoría del índice de patógenos en individuos plántulas de *Zamia manicata* en diferentes hábitats.

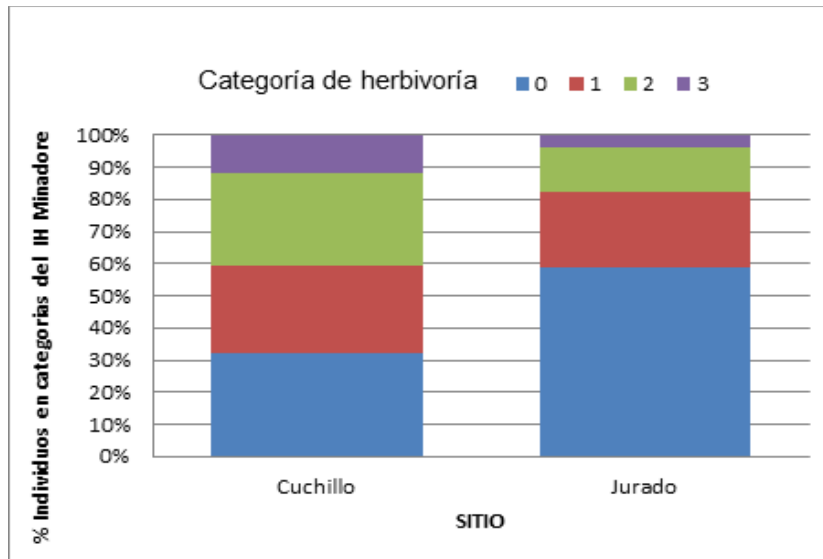


Fig. 8. Porcentaje de individuos en categorías del índice de herbivoría de Minadores en individuos adultos de *Zamia manicata* en diferentes sitios

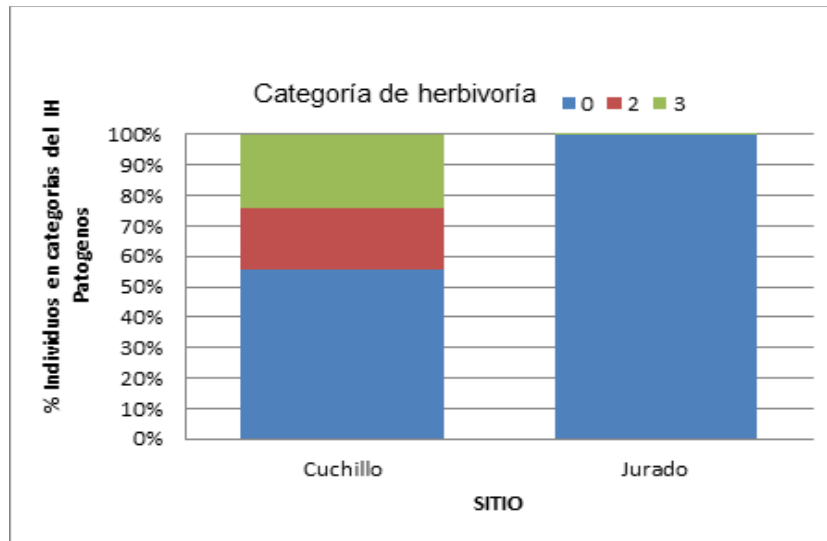


Fig. 9. Porcentaje de individuos en categorías del índice de herbivoría de patógenos en individuos adultos de *Zamia manicata* en diferentes sitios.

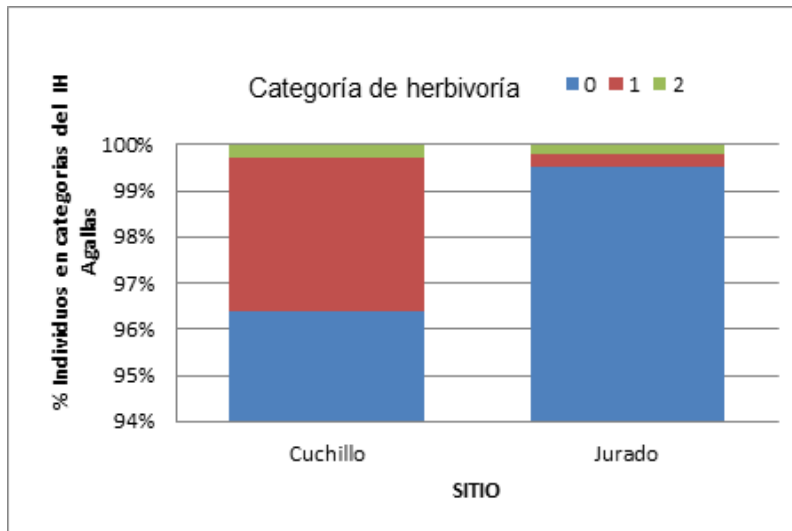


Fig. 10. Porcentaje de individuos en categorías del índice de herbivoría de agallas en individuos adultos *Zamia manicata* en diferentes sitios.

Efecto del hábitat con presencia y ausencia de dosel sobre la tasa de herbivoría en *Z. encephalartoides*.

Encontramos que existe un efecto del hábitat sobre los niveles de herbivoría en *Z. encephalartoides* para varios tipos de herbívoros (Tabla 1). Los niveles de herbivoría por *Eumaeus* son menores en individuos que se encuentran en el sitio de hábitats abiertos (Fig. 11). La herbivoría por minadores tiende a ser más alta en el sitio de hábitats abiertos (Fig. 12).

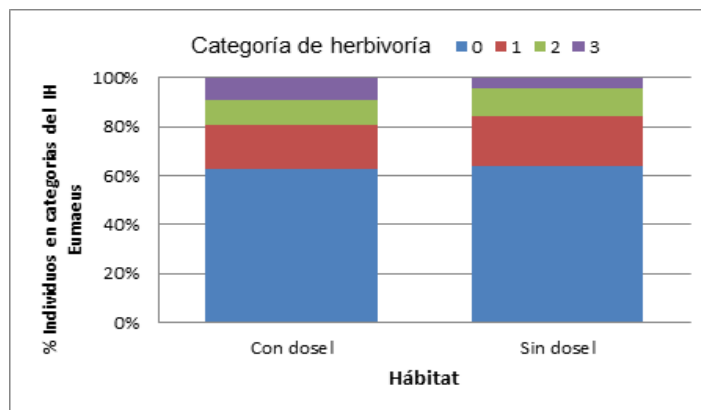


Fig. 11. Porcentaje de individuos en categorías del índice de herbivoría de *Eumaeus* en individuos adultos de *Z. encephalartoides* en diferentes hábitats.

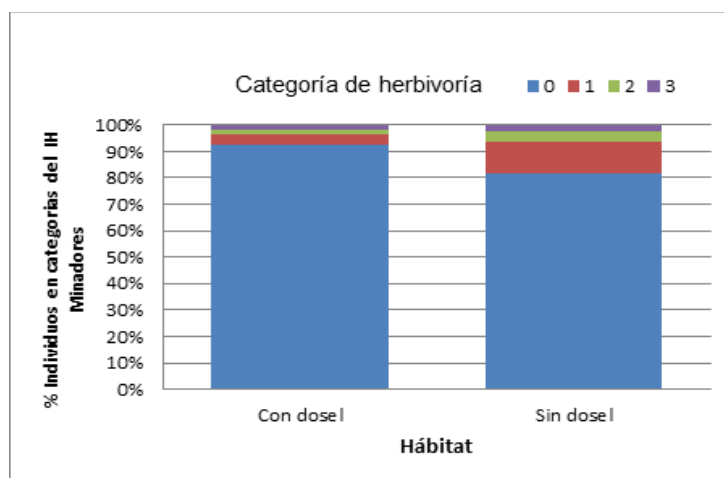


Fig. 12. Porcentaje de individuos en categorías del índice de herbivoría de Minadores en individuos adultos de *Z. encephalartoides* en diferentes hábitats.

Efecto de la especie sobre la tasa de herbivoría.

Encontramos que existe una diferencia en la tasa de herbivoría entre los individuos de *Z. manicata* y *Z. encephalartoides* para herbívoros minadores y larvas de *Eumaeus* (Tabla 1). La tasa de herbivoría por minadores es mayor en los individuos de *Z. manicata* (Fig.13). En contraste, la tasa de herbivoría por larvas de *Eumaeus* tiende a ser mayor en *Z. encephalartoides* (Fig. 14).

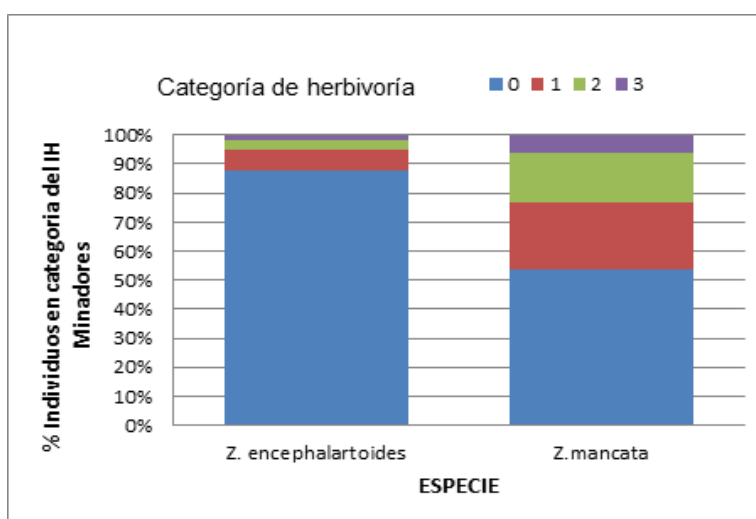


Fig.13. Porcentaje de individuos en categorías del índice de herbivoría de Minadores en individuos adultos de *Z. encephalartoides* y *Z. manicata*.

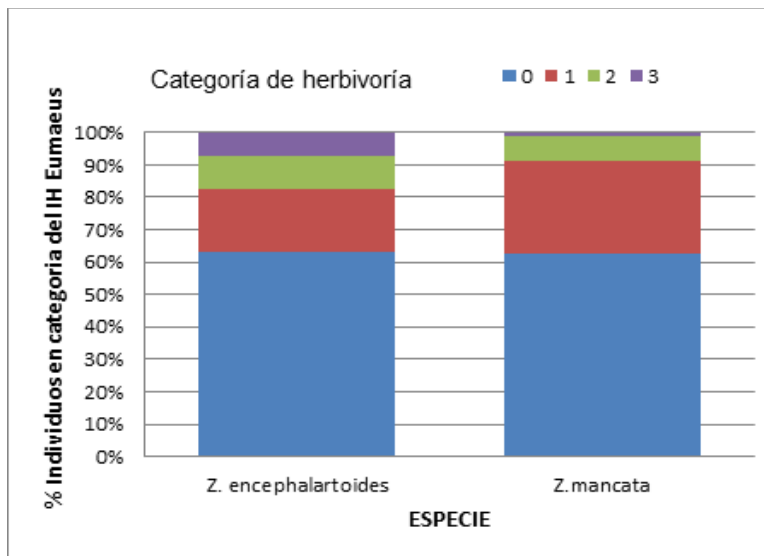


Fig.14. Porcentaje de individuos en categoría del índice de herbivoría de *Eumaeus* en individuos adultos de *Z. encephalartoides* y *Z. manicata*.

4. DISCUSIÓN

Los niveles de herbivoría pueden variar de acuerdo a factores ecológicos afectando los individuos en una población de plantas (Casallas-Pabón et al. 2010). En este estudio, las hipótesis de que la tasa de herbivoría es afectada por hábitats del gradiente borde e interior de bosque, hábitats con y sin dosel, o que la magnitud de la herbivoría difiere entre sitios y entre especies fueron apoyadas para la mayoría de los tipos de herbívoros evaluados. En general, encontramos que existe un efecto del gradiente borde e interior del fragmento de bosque sobre la tasa de herbivoría de *Z. manicata* para varios tipos de herbívoros, pero los patrones de herbivoría difieren entre individuos adultos y plántulas. De manera similar, encontramos que existe un efecto del hábitat sobre los niveles de herbivoría en *Z. encephalartoides* para varios tipos de herbívoros. Además, encontramos que existe una diferencia en la tasa de herbivoría entre los individuos de *Z. manicata* y *Z. encephalartoides* para herbívoros minadores y larvas de *Eumaeus*.

La herbivoría se considera como uno de los procesos que regula mayormente el crecimiento, la mortalidad y la capacidad de adaptación de las plantas. Estudios sugieren que la herbivoría ejerce un efecto negativo sobre las plantas debido a la reducción del área foliar fotosintética lo que conlleva a especies tolerantes a la sombra a asignar sus recursos en su defensa (Medinaceli et al. 2004, Coley et al.1985, Pachón et al. 2010, Dimarco et al. 2004, Granados-Sánchez. 2008). Sin embargo, los resultados encontrados en los individuos adultos y plántulas de *Z. manicata* en este trabajo no apoyan esta teoría. Dado que la mayor parte de los herbívoros evaluados en esta especie tuvieron un efecto significativo al

interior del fragmento de bosque donde se esperaría, según esta teoría, que los individuos tuvieran más metabolitos secundarios antiherbívoros. Aunque, cabe resaltar que la variabilidad en la magnitud de la herbivoría no solo depende de la capacidad de defensa de la planta sino también de la ecología del herbívoro. Por ejemplo, se ha reportado que la hormiga del género *Atta* a pesar de que presenta cierta preferencia por un tipo de planta específico, en momentos de escases del mismo, forraje de manera oportunista sobre otros recursos disponibles (Rodríguez et al. 2008).

También se ha efectuado investigaciones que sugieren que las especies de plantas pioneras presentan más herbivoría por insectos del orden Lepidópteros que las especies tolerantes a la sombra (Sánchez-Ramos et al. 1999). Esto podría explicar el efecto significativo que arrojaron nuestros resultados en la tasa de herbivoría por minadores en *Z. encephalartoides* dado que esta especie se encuentra en ambientes secos y rocosos en la región del Cañón de Chicamocha. A pesar de que las larvas de *Eumaeus* pertenecen al orden de los Lepidópteros no mostraron el mismo patrón de herbivoría en esta especie. Además, se ha reportado que los herbívoros, en su mayoría insectos, presentan tendencias hacia la especialización por hábitat o plantas (Palabral-Aguilera et al. 2008, Sánchez-Ramos et al. 1999, Gonzales. 2004). Este tipo de resultados nos permite suponer que los herbívoros minadores observados en este trabajo presentan una mayor tendencia por individuos de *Z. manicata* que se encuentran más al interior del fragmento de bosque y que la tendencia de las larvas de *Eumaeus* es por los individuos de *Z. encephalartoides* sin preferencia de hábitat.

Este estudio sugiere que los patrones de herbivoría en especies de *Zamia* varían entre hábitats, para distintos estadios de la planta y que dependen del tipo de herbívoro. Para explorar los procesos que podrían explicar estas diferencias en los patrones de herbivoría sugerimos realizar estudios a largo plazo que estimen el daño foliar en distintas épocas del año. Además, se sugiere evaluar en posteriores estudios la densidad de los herbívoros en distintas épocas del año y la vegetación con la que la población de *Cycadas* interactúa. Este tipo de estudios, así como otros proyectos de investigación acerca de interacciones, ayudan a entender el efecto de la herbivoría y las interacciones sobre el éxito biológico de las poblaciones y su viabilidad a corto y largo plazo.

LITERATURA CITADA

- Angulo-Sandoval et al. 2004. Changes in Patterns of Understory Leaf Phenology and Herbivory following Hurricane Damage. *BIOTROPICA* 36: 60–67.
- Agrawal. 1998. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science*, 279: 1201-1202.
- Aguirre & Mendoza et al. 2009. Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía, en *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México, pp. 277-318.

- Bolser et al. 1998. Chemical defenses of freshwater macrophytes against crayfish herbivory. *Journal of Chemical Ecology*, Vol. 24, No. 10.
- Calderon et al. 2005. Libro Rojo de Plantas de Colombia: Vol 2 Palmas, frailejones y Zamias. Instituto Alexander von Humboldt, ICN Universidad Nacional Colombia, Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, Bogotá.
- Casallas-Pabón et al. 2010. Variación interespecifica de la Herbivoría en Plantas Tropicales con Estrategias de Crecimiento rápido y lento. *Interacciones planta-animal: Ecología evolutiva y conservación*. Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá.
- Coley & Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1996. 27:305–35.
- Coley et al. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* v230. pp895.
- Dimarco et al. 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. *Ecología Austral* 14:39-43.
- Donaldson. 2003. Status Survey and Conservation Action Plan: Cycads. IUCN/SSC Cycad Specialist Group. IUCN – The World Conservation Union.
- FAO. 2005. Global Forest Resources Assesment. Progress towards sutainable forest management. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome.
- Focardi S & Tinelli. 2005. Herbivory in a Mediterranean forest: browsing impact and plant compensation. *Acta Oecologica* 28 (2005) 239–247.
- Gonzales. 2004. Herbivoría en una gimnosperma endémica de Colombia, *Zamia encephalartoides* (Zamiaceae) por parte de Eumaeus (Lepidóptera: Lycaenidae). *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 28 (107): 233-243.
- Granados-Sánchez. 2008. Ecología de la herbivoría. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 14(1): 51-63.
- Groom et all. 2006. *Principles of Conservation Biology*, 3rd. ed. Sinauer Associates, Boston.
- Lopez-Gallego. 2008. Demographic variation in cycad populations inhabiting contrasting forest fragments. *Biodivers Conserv* 17:1213–1225.
- Lopez-Gallego & O’Neil. 2010. Life-history variation following habitat degradation associated with differing fine-scale spatial genetic structure in a rainforest cycad. *Popul Ecol* 52:191–201.
- Medinaceli et al. 2004. Herbivoría en relación al tamaño de la planta y a las diferencias de exposición de *Pilea* sp. (Urticaceae) en la Estación Biológica Tunquini, Cotapata, La Paz – Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 39: 4-8
- Moreno. 2009. Efectos de borde sobre la herbivoría en *oreopanax avicenniifolius* del bosque protector aguarongo.
- Negron-Ortiz et al. 1996. Population structure in *Zamia* (Zamiaceae) in Northern Puerto Rico. II Seed germination and stage structured population projection. *International Journal of Plant Sciences* 157:605-614.
- Norstog & Nicholls. 1997. *The Biology of Cycads*.
- Pachón et al. 2010. Herbivoría en plantas de crecimiento rápido y lento de un bosque húmedo tropical de Colombia: una prueba de la hipótesis de disponibilidad de recursos.

- Interacciones planta-animal: Ecología evolutiva y conservación. Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá.
- Palabral-Aguilera et al. 2008. Herbivoría en distintas etapas de vida de *Virola sebifera* comparando bosques con y sin tala reciente. *Rev. Bol. Ecol. y Cons. Amb.* 22: 51-58.
- Plaza & Martínez. 2007. Herbivoría dentro y fuera de la reserva nacional Río Clarillo y su influencia en el éxito reproductivo de una especie nativa (*quillaja saponaria*) y una especie introducida (*rubus ulmifolius*). *Actualización en conservación biológica II*. Pp 80-83.
- Perez-Farrera et al. 2006. Demography of the cycad *Ceratozamia mirandae* (Zamiaceae) under disturbed and undisturbed conditions in a biosphere reserve of Mexico. *Plant Ecology* 187:97-108.
- Raimondo & Donaldson. 2003. Responses of cycads with different life histories to the impact of plant collecting: simulation models to determine important life history stages and population recovery times. *Biological Conservation* 111:345-358.
- Rodríguez et al. 2008. Herbivoría de *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) Sobre tres sustratos vegetales. *Revista Colombiana de Entomología* 34 (2): 156-162.
- Sánchez-Ramos et al. 2010. Estudio de la herbivoría de la palma camedor (*chamaedorea radicalis*) mart., en la sierra madre oriental de tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 26: 153-172.
- Sánchez-Ramos et al. 1999. Especificidad y herbivoría de Lepidóptera sobre especies de pioneras y tolerantes del bosque mesófilo de la reserva de la biosfera el cielo, Tamaulipas, Mexico. *Acta Zool. Mex* 78:103-118.
- SPSS. 2008. SPSS, Statistical Package for the Social Sciences, version 17.0.
- Stevenson. 2001. Flora de Colombia, Monografía 21: Orden Cycadales. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogota.
- Stevenson et al. 2003. Regional overview: New World. Pp. 86 in J. Donaldson, ed. Status Survey and Conservation Action plan: Cycads. IUCN/SSC Cycads Specialist Group. IUCN, Glan, Switzerland and Cambridge, UK.
- Telhado et al. 2010. Insect Herbivores of *Coccoloba cereifera* Do Not Select Asymmetric Plants. *Environmental Entomology* 39: 849-855.
- Mitchell. 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* (24) 4: 532- 537.
- Vilà et al. 2006. Impactos ecológicos de las invasiones de plantas y vertebrados terrestres en Europa. *Ecosistemas*. 2006/2.