



Kurú: Revista Forestal (Costa Rica) 6(16), 2009

ARTÍCULO CIENTÍFICO

Niveles de herbivoría para el género *Miconia* en tres tipos de coberturas vegetales altoandinas en Colombia

Victor David Giraldo¹
Juan Fernando Ramírez¹

RESUMEN

Se evaluaron los niveles de herbivoría en individuos del género *Miconia* presentes en tres tipos de coberturas vegetales (Bosque natural mixto, Bosque natural robleal y Bosque plantado) y el efecto que la concentración de macroelementos y composición florística podría tener sobre los mismos. En este sentido se encontró que los niveles de herbivoría presentes en las tres coberturas, no presentaron diferencias significativas entre individuos ni entre niveles de copa dentro de un mismo individuo; estos resultados coinciden a excepción del calcio, con la ausencia de diferencias en el contenido de nutrientes presentes en las hojas colectadas por cobertura y nivel de copa; además, la distancia florística es relativamente baja en el área de estudio, por lo que los herbívoros asociados al género pueden encontrarse en las tres coberturas. El muestreo es poco significativo con relación al área de estudio, además de ser puntual y no discriminar entre hojas jóvenes y adultas y la posibilidad de calcular tasas de herbivoría que pueden llegar a ser más precisas y subestimar menos la herbivoría en el bosque.

Palabras claves: Herbivoría, Nutrientes, Distancia florística, Coberturas, Hojas, Tasas de herbivoría, *Miconia*, Colombia.

ABSTRACT

Herbivory levels for *Miconia* genus in three highland plant cover types in Colombia. The levels of herbivory in *Miconia* genus individuals, present in three plant cover conditions (Mixed natural forest, oak natural forest and planted forest) were evaluated and the effect of the concentration of macro elements and floristic composition might have on them was analyzed. It was found herbivory levels present at the three cover conditions did not show significant differences between individuals or crown levels within individuals. With the exception of calcium, the results are consistent with no differences in the nutrients content present in the leaves collected by cover and crown level, besides, floristic distance is relatively low in the study area, reason why herbivores associated to the genus can be found in the three cover conditions. Sampling is not too significant related to the study area, besides being specific and not to discriminate between younger and adult leaves and the possibility of calculating the herbivory rate that can be more precise and underestimate less forest herbivory.

¹ Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. jframir2@unal.edu.co.

Key words: Herbivory, Nutrients, Floristic distance, Coverages, Leaves, Herbivory rates, *Miconia*, Colombia.

INTRODUCCIÓN

Cuando se estudia el efecto que tiene la herbivoría sobre el comportamiento de las comunidades vegetales, se podría pensar que en los bosques tropicales el herbivorismo es poco importante, dado el aparente buen estado de las hojas; sin embargo, la herbivoría en comunidades naturales tropicales puede ser alta, reduciendo el crecimiento y la reproducción de las plantas individuales e influenciando la capacidad competitiva y composición de la comunidad (Coley, 1983; Barone y Coley, 2001; Arnold y Asquith, 2002).

Son muchas las interrogantes que pueden generarse a partir de las interacciones entre plantas y herbívoros asociados, para explicar los diferentes patrones de herbivoría que se presentan en las regiones tropicales y su efecto sobre la diversidad de los mismos, como consecuencia de los procesos de coevolución.

Los procesos de evolución en las plantas inducidos por la presión de los herbívoros, ha permitido que estas desarrollen una serie de defensas físicas, químicas y fenológicas para contrarrestar el efecto que sobre su sobrevivencia pueden tener los mismos (Aide, 1993; Coley *et al.*, 1985; Coley y Barone, 1996; Blundell y Peart, 2000). En este sentido, Barone y Coley (2001) plantean que la defensa física más eficaz que posee una hoja es su dureza, dada por el contenido de fibra y lignina en las paredes celulares, por lo que hojas duras serán más difíciles de cortar y de digerir por los herbívoros, especialmente si estos se encuentran en un estado temprano de crecimiento; además, la fibra y la lignina no se pueden digerir, de manera que un herbívoro que se alimente de estas hojas dejará de percibir una porción significativa del contenido total de nutrientes del alimento ingerido.

Existen múltiples vías para entender el nivel de ataque que pueden tener los herbívoros sobre las plantas; uno de ellos es reconocer el efecto que la calidad nutritiva de las hojas puede tener sobre el crecimiento y la sobrevivencia de los herbívoros y cómo el contenido nutricional de las hojas se ve determinado por la interacción de múltiples variables ambientales asociadas a los procesos de estacionalidad climática y propiedades fisicoquímicas de los suelos e incluso a niveles de copa, que en definitiva son los que regirán la fenología de las especies y la disponibilidad de nutrientes para el desarrollo de las comunidades vegetales (William, 1980; Coley *et al.*, 1985; Dudt y Shure, 1994; Novonty *et al.*, 1999; Campo y Dirzo, 2003).

Los hábitats generados por combinaciones particulares de variables ambientales y biológicas también producen cambios en los patrones de herbivoría, presentando diferencias en la intensidad de las interacciones planta-herbívoro cuando se avanza a lo largo de un gradiente (ambiental y espacial); aún en un mismo bosque se pueden encontrar diferencias en los niveles de herbivoría entre aquellas especies que se desarrollan en el sotobosque y el dosel, o entre especies del sotobosque y especies pioneras o que se desarrollan en claros.

Estos procesos a su vez se encuentran íntimamente ligados a la disponibilidad de luz, condición que determina la velocidad en la maduración de las hojas y diferencias dentro de un mismo individuo, pues dependiendo del estado de maduración se pueden presentar diferencias considerables en los niveles de herbivoría. (Coley *et al.*, 1985; Newbery *et al.*, 1985; Ernest, 1989; Núñez y Dirzo, 1989; Givinish, 1999; Barone, 2000; Blundell y. Peart, 2001; Arnold y Asquit, 2002; Timothy *et al.*, 2003; Richards y Coley, 2007)

Barone y Coley (2001), plantean que el herbivorismo puede reducirse en los cultivos tropicales estimulando la diversidad a través de la siembra de diferentes especies, de tal manera que se reduce la posibilidad de que una especie al ser dominante, presente una carga muy alta de herbívoros asociados.

Teniendo en cuenta esto, si se pensara en los bosques tropicales, podría esperarse que si existe una mayor diversidad cuando se analiza el grado de ataque por herbivoría que una especie o género puede presentar, entonces se puede pensar que un mayor número de especies presentes en el área donde esta crece se correlacionarían con un menor nivel de ataque por herbívoros. En este sentido Gross *et al* (2000) demostraron que en el caso de los bosques africanos lluviosos dominados por una especie, estos presentaron un mayor nivel de daño por herbívoros y patógenos en comparación con las especies de bosques mixtos.

Para la determinación de la herbivoría se consideraron especies pertenecientes al género *Miconia*, el cual se caracteriza por presentar individuos típicos del sotobosque (del Valle, 1972), que además son altamente abundantes en la cuenca hidrográfica de la quebrada Piedras Blancas (Toro, 2000), y tienen la capacidad de establecerse en diferentes tamaños de claros sobre sitios con poca iluminación a baja abertura de dosel (Timothy, *et al*, 2003). Su crecimiento está influenciado por la cantidad de radiación solar que pueden capturar y que en muchos casos solo llegan a ser destellos de luz (Dalling *et al*, 2004).

El presente estudio pretende dar respuesta a inquietudes sobre los niveles de herbivoría en tres tipos de coberturas vegetales (Bosque natural mixto, Bosque natural robledal y Bosque plantado). Los interrogantes son: ¿puede variar el nivel de herbivoría que presentan los individuos del mismo género cuando crecen bajo diferentes tipos de coberturas vegetales?, o ¿dentro de un mismo individuo, puede variar el nivel de herbivoría entre la base de la copa y la parte superior de la misma? En este sentido se tendrá en cuenta el efecto que la concentración de nutrientes y la composición florística pueden tener sobre el establecimiento y las preferencias alimentarias de los herbívoros.

En adición, se parte de la hipótesis de que los niveles de herbivoría para los individuos de un mismo género son diferentes entre los tres tipos de bosque considerados y que dentro de un mismo individuo existen diferencias entre la base de la copa y la parte superior de la misma. Además, dichas diferencias se encuentran asociadas a la variación en la composición florística y el contenido de nutrientes presentes en las hojas.

METODOLOGÍA

En la figura 1 se presenta el flujograma del proceso metodológico

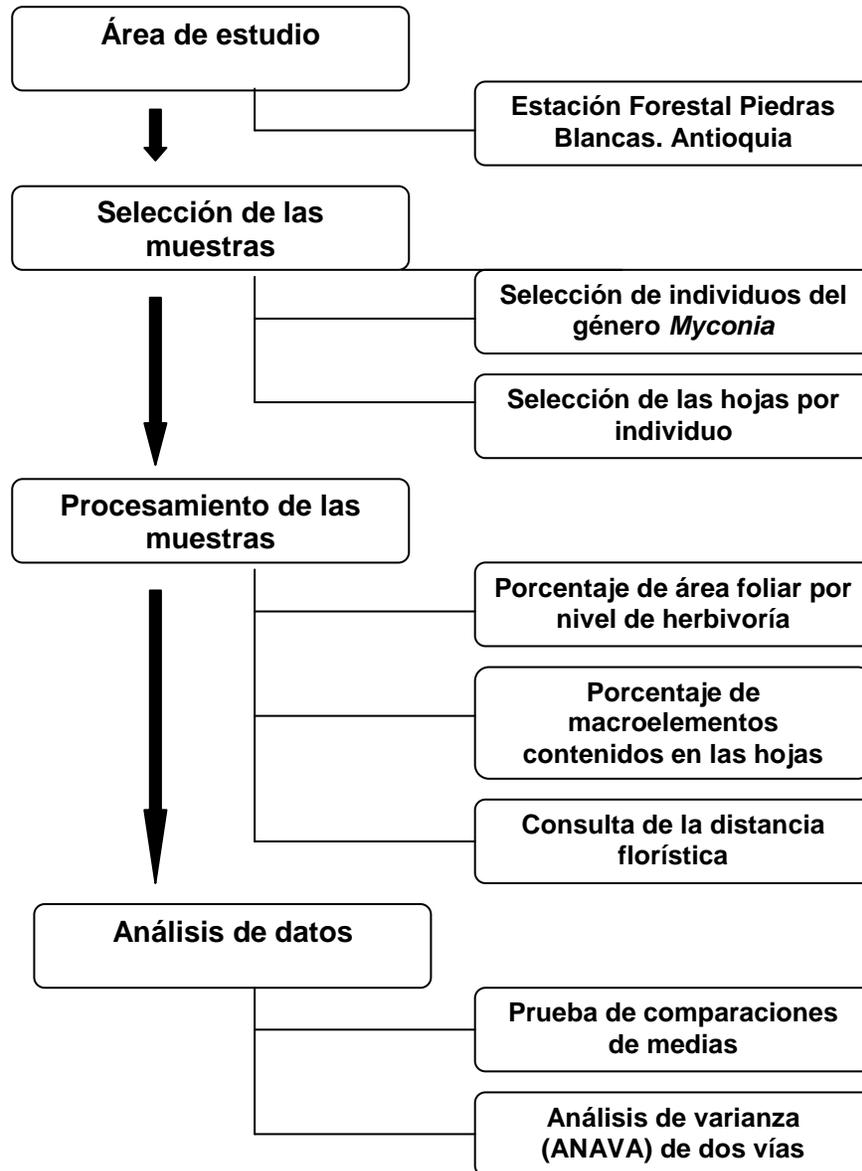


Figura 1. Flujograma del proceso metodológico.

Área de estudio

El muestreo se efectuó en la estación forestal Piedras Blancas, localizada en la vereda Mazo perteneciente al municipio de Medellín (Colombia), con coordenadas geográficas 7°33'56.72" de latitud Norte y 68°48'21.53" de longitud Oeste con Datum WGS 84. El sector presenta una precipitación media mensual de 1794.8 mm, una temperatura media anual de 14.6°C y una humedad relativa del 81% (estación climatológica El Vivero). Se encuentra ubicada a una altitud de 2500 m, en la zona de vida de bosque húmedo montano bajo, bh -MB (Holdridge, 1979).

El área presenta tres tipos de coberturas vegetales claramente diferenciables: bosque natural robledal, bosque natural mixto y plantaciones forestales. El bosque natural robledal se caracteriza por una marcada dominancia de la especie *Quercus humboldtii*. En el bosque natural mixto no se diferencia una especie dominante, lo que significa que es altamente heterogénea, la familia más representativa es Myrtaceae. La estructura diamétrica de esta cobertura es de forma de "J

invertida”, al igual que bosque natural robleal, lo que sugieren la existencia de una regeneración continua de árboles de tamaños pequeños y que dichas coberturas se encuentran en fases sucesionales avanzadas.

Las plantaciones forestales tienen 40 años de edad, dominadas por ciprés (*Cupressus lusitanica*) y pino pátula (*Pinus patula*) y en menor incidencia, las especies *Vaccinium meridionale* y *Miconia* sp. Los diámetros se distribuyen en forma de campana, propia de rodales coetáneos (Agudelo *et al*, 2003). En la figura 2 se presenta el mapa de uso actual de la tierra para la Estación Forestal Piedras Blancas.

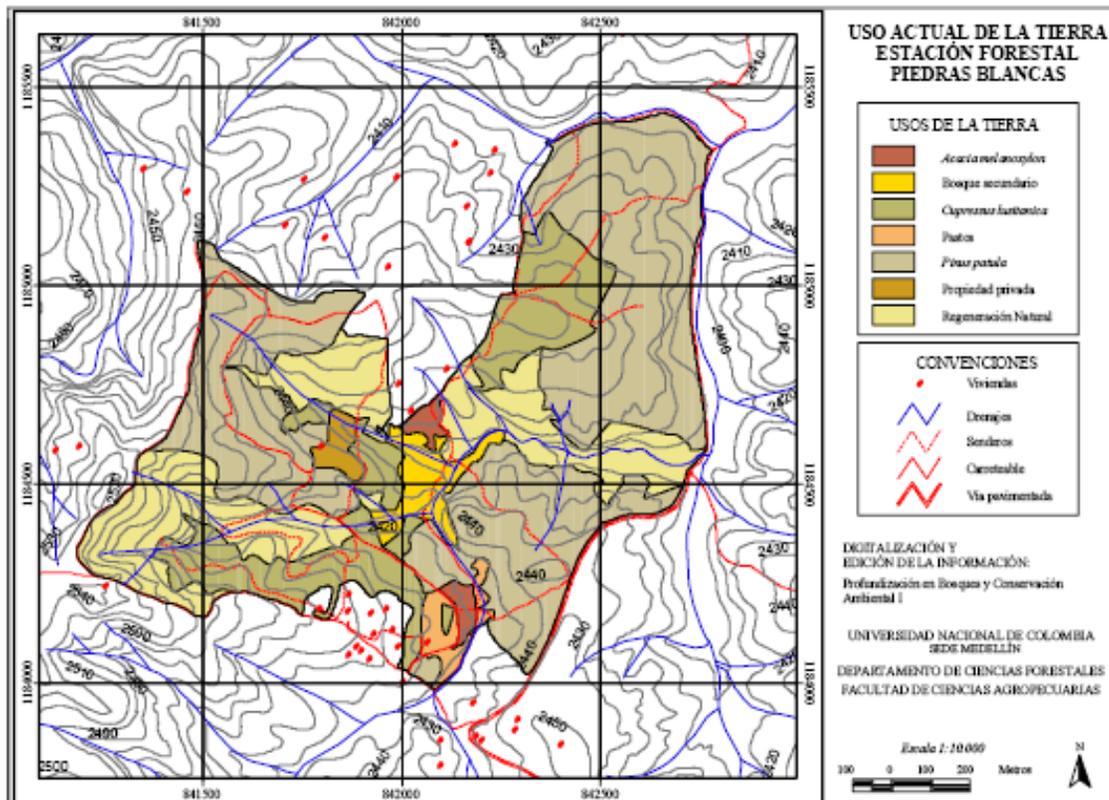


Figura 2. Uso actual de la tierra para la Estación Forestal Piedras Blancas (Agudelo *et al* 2003; Línea de Profundización en Bosques y Conservación Ambiental).

Selección de las muestras

Las muestras fueron colectadas en horas de la mañana, a mediados del mes de abril. Se optó por colectar una especie o género de planta cuya herbivoría fuera evidente para la toma de datos puntuales y que se presentara en los tres tipos de coberturas vegetales establecidos. Por tanto, se consideraron individuos que pertenecieran al género *Miconia*, un arbusto perteneciente a familia Melastomataceae (Gentry, 1993).

Para la determinación de los niveles de herbivoría por cobertura vegetal, la selección de los individuos se efectuó a través de recorridos, donde se seleccionaron los primeros cinco árboles del género *Miconia* presentes por cobertura; cada individuo conformó una unidad muestral. En cuanto a la selección de los cinco individuos en las plantaciones, se dividieron por sorteo entre los dos tipos de coberturas: tres individuos en la plantación de *C. lusitanica* y dos individuos en la plantación de *Pinus patula*.

Para evaluar los niveles de herbivoría entre la base de la copa y la parte superior de la misma, se tomaron las muestras de manera aleatoria, lo que implicó coleccionar un número mayor de hojas en cada punto, las cuales fueron posteriormente introducidas en bolsas oscuras de las que solo se tomaron diez por estrato. Todas las hojas coleccionadas por individuo fueron depositadas en bolsas previamente codificadas por el tipo de cobertura y posición de las mismas en la copa (base y parte superior).

Se coleccionaron en total 300 hojas (100 hojas por cobertura vegetal) que corresponden a 20 hojas por cada individuo al interior de cada cobertura (10 hojas por nivel de copa). Los individuos seleccionados se encontraban en un ámbito de altura de 1.5 a 5 m.

Procesamiento de las muestras

El porcentaje de área foliar perdida se tomó como un indicador del nivel de herbivoría y es definido como el área de la hoja consumida por los herbívoros con relación al área total de la misma. Para ello, inicialmente se requirió reconstruir la forma completa de la hoja mediante calcado. Una vez recortadas las hojas calcadas se tenía una representación de lo que en algún momento fue la hoja completa. Seguidamente el área de las hojas reconstruidas y las tomadas en campo se determinó con ayuda del medidor portátil de área foliar marca Licor modelo LI 3000 A con una precisión de 0.01 mm^2 , en el Laboratorio de Fisiología Vegetal de la Universidad Nacional de Colombia (UNAL).

Con respecto al estado nutricional de las hojas, se determinaron los porcentajes de los principales macronutrientes: nitrógeno (N), fósforo (P), calcio (Ca), magnesio (Mg) y potasio (K). Las hojas fueron secadas durante un período de 48 horas a 65°C . Posteriormente, se aplicó la metodología de titulación con el *micro kjeldahl* para el nitrógeno, la del espectro de fonometría ultravioleta visible para el fósforo y la del espectro de fonometría de absorción atómica para el calcio, potasio y magnesio. Además se efectuó análisis del pH para los suelos de las coberturas de bosque natural y plantaciones. Los análisis se realizaron en el Laboratorio de Ecología y Conservación Ambiental (LECA) de la UNAL, sede Medellín.

Para determinar la distancia florística entre los tres tipos de coberturas como un indicador de la similaridad en la composición de especies vegetales, se utilizó la información generada por Barreto y Molina (2007), quienes establecen que al efectuar el Detrended Analysis Correspondence (DCA), si la separación entre las coberturas evaluadas no es mayor a 4 desviaciones estándar, se puede decir que las coberturas en cuanto a composición florística no son muy disímiles.

Análisis de los datos

Para el análisis estadístico se utilizó el software Stat Graphics Centurión XV, en el cual se realizó una prueba de comparación de medias, con el fin de evaluar si los contenidos de los macro elementos se presentaban en igual proporción en cada cobertura y entre niveles de copa. Se realizó además un análisis de varianza de dos vías para evaluar el porcentaje de herbivoría en los tres tipos de cobertura, y si esta tenía alguna relación con los niveles de copa.

Se tuvo en cuenta que los datos cumplieran con los siguientes supuestos: cada una de las distribuciones de las probabilidades es normal, cada distribución de probabilidades tiene la misma varianza, y cada observación en cada nivel de los factores son variables aleatorias (Lema, 2005), para cumplir el supuesto de normalidad en términos del error, además de cumplir el supuesto de homocedasticidad (la homogeneidad de varianzas entre tratamientos).

RESULTADOS

En la figura 3 se presenta el análisis de varianza gráfico para los porcentajes promedios de área foliar perdida por herbivoría (anexo 1) para cada una de las coberturas vegetales en los dos niveles de copa.

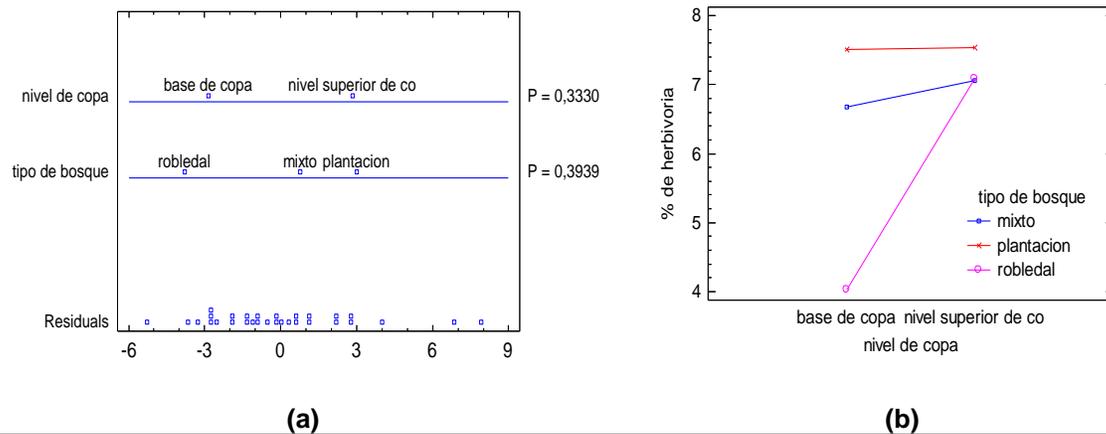


Figura 3. Análisis de varianza (a) e interacciones (b) para porcentajes de ataque por herbivoría de especies del género *Miconia*, en tres tipos de coberturas (plantación, bosque natural mixto, y bosque natural dominado por roble), a dos niveles de copa, con un 95 % de confianza.

Las plantaciones presentan un mayor nivel de herbivoría tanto en la base como en la parte superior de la copa con relación al bosque natural mixto y al dominado por robles (Figura 3b). Sin embargo, éstas diferencias no son estadísticamente significativas, lo cual implica que el nivel de herbivoría en los tres tipos de cobertura y dentro de los niveles de copa por individuo es estadísticamente igual (cuadro 1, anexo 1).

Cuadro 1. Análisis de varianza para área foliar atacado por herbivoría en genero *Miconia*, en tres tipos de coberturas (plantación, bosque natural mixto, y bosque natural dominado por roble), a dos niveles de copa con un 95 % de confianza.

	Variación	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	Valor F	Valor - P
Efectos medios	A: Nivel de copa	20,0165	2	10,0083	0,97	0,3939
	B: Tipo de bosque	10,083	1	10,083	0,98	0,333
	INTERACIONES AB	13,7477	2	6,87384	0,67	0,5233
	Residual	247,911	24	10,3296		
	TOTAL (corregido)	291,758	29			

En la cuadro 2, se observa que los coeficientes de variación del promedio superan un valor del 15% (indicando la presencia de una muestra poco significativa con relación al tamaño de la población).

Cuadro 2. Estadísticos resumen, para algunas variables en hojas atacadas por herbivoría en el género *Miconia*, en tres tipos de coberturas (plantación, bosque natural mixto, y bosque natural dominado por roble), a dos niveles de copa, con un 95 % de confianza.

Parámetro	Coefficiente de variación del promedio (%)	Porcentaje Promedio	Valor P, Para el test Shapiro-Wilk W
Área foliar atacada	47,68	6,65	0,07
Calcio (C)	46,3	10,99	0,21
Potasio (K)	30,49	3,47	0,40
Magnesio (Mg)	30,52	1,51	0,34
Nitrógeno (N)	33,50	33,63	0,95
Fósforo (P)	30,04	0,88	0,77

Los análisis de varianza gráficos para el contenido de macronutrientes en las hojas colectadas por tipo de cobertura vegetal y nivel de posición de copa, muestran que no existe diferencias significativas, excepto en el caso del Ca que fue mayor en el bosque mixto, seguido por el robledal y finalmente la plantación; sin embargo en cuanto a la posición de copa este no presentó diferencias significativas (Figura 4, Anexo 2).

Respecto a los valores de *pH* obtenidos para dos niveles de profundidad en plantaciones y bosque natural, se observa que el promedio de *pH* de las plantaciones es mayor que el del bosque natural (rastreo alto) (cuadro 3).

Cuadro 3. *pH* del suelo para tres coberturas vegetales en dos niveles de profundidad, en sitios donde se muestro la herbivoría del género *Miconia*.

Profundidad (cm)	Cobertura vegetal (<i>pH</i>)		
	Ciprés	Pátula	Rastrojo alto
0-20	4,8	4,6	4,6
20-60	5,0	4,9	4,6

Para el DCA, se determina que existe una separación entre las coberturas, pero no mayor a cuatro desviaciones estándares, lo cual indica que no son muy disímiles.

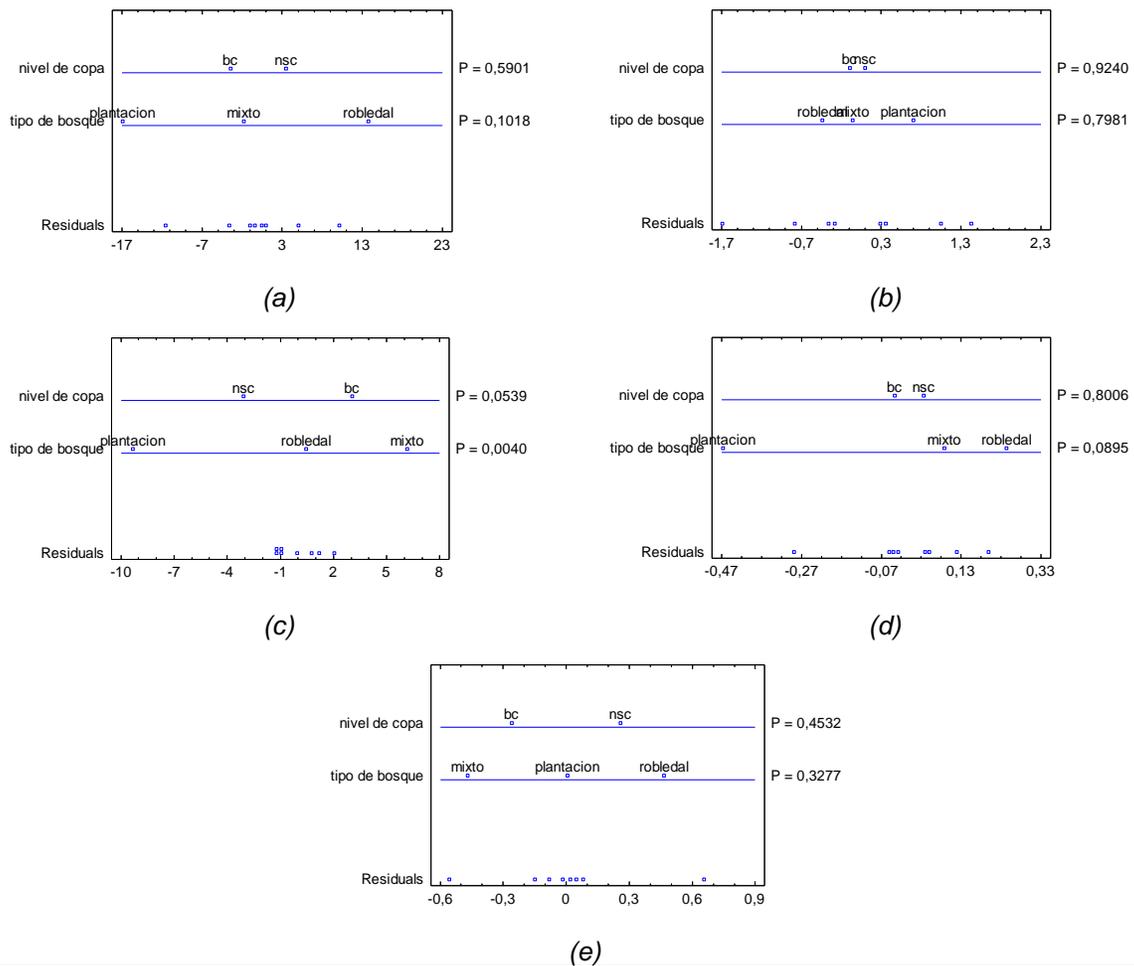


Figura 4. Análisis de varianza para algunos porcentajes de macro elementos en hojas (especies del genero *Miconia*) atacados por herbívoros, en tres tipos de coberturas (plantación, bosque natural mixto, y bosque natural dominado por roble), a dos niveles de copa (base de la copa – bs, y nivel superior de copa-nsc), en los elementos (a) nitrógeno, (b) potasio, (c) calcio, (d) fósforo y (e) magnesio, con un 95 % de confianza.

DISCUSIÓN

La ausencia de diferencias significativas en los niveles de herbivoría entre el bosque natural mixto, bosque natural dominado por robles y la cobertura de plantaciones, refleja que muy probablemente los individuos de este género tienen herbívoros asociados, los cuales atacan independientemente del tipo de cobertura vegetal; aún cuando la diversidad florística asociada a la cobertura tuviera incidencia sobre la cantidad y tipo de herbívoros presentes, los resultados de la distancia florística relativamente bajos (mayor a cuatro desviaciones estándares), muestran de manera general, que los tres tipos de cobertura no difieren mucho en su composición de especies, por lo que en cada una de ellas, es muy probable encontrar el mismo tipo de herbívoros que atacan a los individuos del género *Miconia*.

Por otro lado, cuando se efectúan análisis del contenido de nutrientes en las hojas, éstos se enfocan básicamente en el contenido de fósforo y nitrógeno (Coley *et al*, 1985; Dudt *et al*, 1994;

Campo y Dirzo, 2003); sin embargo al igual que los otros macronutrientes analizados (a excepción del calcio), no presentaron correlación con los niveles de herbivoría porque su porcentaje no difirió significativamente entre coberturas y a nivel de posición de copa dentro de un mismo individuo.

En cuanto al calcio, el cual es un elemento poco móvil en los bosques tropicales, las diferencias en los valores obtenidos obedecen a factores relacionados con las características de los suelos que se desarrollan bajo cada tipo de cobertura (Sternberg *et al*, 2007). En este sentido, al considerar los valores de *pH* se puede inferir parcialmente, que la mayor concentración de calcio presente en la cobertura de plantaciones se debe a que sus suelos, por tener un valor menor de *pH* con relación al bosque natural (bosque natural mixto y robledal), tienden a retener con menor intensidad el elemento, permitiendo una mayor disponibilidad del mismo para las plantas.

La ausencia de diferencias significativas en los niveles de herbivoría evaluados por cobertura y nivel de copa en los individuos del género *Miconia*, pueden estar sesgada debido a que el enfoque que se tiene cuando se evalúa la concentración de nutrientes en las hojas con relación a la herbivoría, se hace teniendo en cuenta la separación en un individuo de hojas jóvenes y adultas, por tanto, el desarrollo de las mismas responde a los mecanismos de defensa que las plantas poseen para contrarrestar el efecto de los herbívoros. Dependiendo del mecanismo y de la especie, el contenido de nutrientes en las hojas jóvenes puede llegar a ser mayor o menor con relación a las hojas adultas al igual que el nivel de ataque por los herbívoros asociados.

Para este caso, no se generó separación entre hojas jóvenes y adultas por lo que los resultados no pueden ser comparables con los estudios de Coley *et al* (1985), Coley y Barone (1996), Aide (1993), Núñez y Dirzo (1989) Ernest (1989) y McC Newbery *et al* (1985), quienes comparan los niveles de herbivoría entre hojas jóvenes y adultas y el efecto que puede tener el contenido de nutrientes en las preferencias de los herbívoros.

El coeficiente de variación que se obtuvo a partir de las muestras sobre las cuales se realizó el análisis de macroelementos, presentó en todos los casos un valor mayor al 15%, lo que implica que la muestra colectada no es suficiente para generar cualquier conclusión acerca de la relación entre el porcentaje de área foliar perdida como índice de herbivoría y los nutrientes almacenados en las hojas.

En adición, todos los individuos muestreados, al pertenecer al sotobosque entre el rango de altura establecido, se encontraban sometidos prácticamente a las mismas condiciones microclimáticas, en las cuales la presencia de pequeños claros o destellos de luz parecen tener baja incidencia sobre el desarrollo o presencia de herbívoros. Teniendo en cuenta lo planteado por McC Newbery *et al* (1985) y Timothy, *et al* (2003) en cuanto a las diferencias de herbivoría entre especies de estados sucesionales contrastantes, es muy probable que se puedan encontrar diferencias significativas entre los individuos del género *Miconia* que se desarrollan en el sotobosque si se comparan con cualquier otra especie o género que se encuentre al nivel del dosel.

Este estudio, por limitaciones de tiempo, se basó en estimaciones puntuales de una única colecta de hojas, lo cual tiende a subestimar el herbivorismo (Barone y Coley, 2001). Muchas veces, los herbívoros devoran las hojas completamente y una sola observación no puede demostrarlo; además, la edad de la hoja no es tomada en cuenta; las hojas viejas al haber estado expuestas por más tiempo al daño de los herbívoros estarán sin duda mucho más dañadas. En este sentido, Barone y Coley (2001) argumentan que la subestimación puede oscilar entre 38% y 60%, por lo que recomiendan marcar las hojas y medir el daño a lo largo del tiempo para obtener una tasa de herbivorismo que puede ser mucho más clara sobre las reales diferencias en el área foliar perdida por herbivoría. Esta sugerencia debería tenerse en cuenta para futuros estudios de herbivoría entre las tres coberturas vegetales que se evaluaron.

CONCLUSIONES

Los niveles de herbivoría presentes en el bosque natural mixto, bosque natural dominado por roble y plantaciones no presentaron diferencias significativas entre individuos ni entre niveles de copa dentro de un mismo individuo; estos resultados a excepción del calcio, coinciden con la ausencia de diferencias en el contenido de nutrientes presentes en las hojas colectadas por cobertura y nivel de copa.

Para el caso del calcio se considera que las diferencias encontradas entre los tres tipos de coberturas se deben a variaciones en los tipos de suelos sobre los cuales se desarrollan y que el nivel de *pH* como indicador de la capacidad de retención de las bases (Ca) responde parcialmente estas diferencias. Además, la distancia florística es relativamente baja en el área de estudio, por lo que los herbívoros asociados al género *Myconia* pueden encontrarse en las tres coberturas.

El muestreo es poco significativo con relación al tamaño de la población, fue puntual y no discriminó entre hojas jóvenes y adultas; ello limita la posibilidad de calcular tasas de herbivoría más precisas para valorar los bosques.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al LECA por los análisis de porcentaje de nutrientes y al Laboratorio de Fisiología vegetal por proporcionar el medidor de área foliar.

BIBLIOGRAFÍA

- Aide, T M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical Understory Community. *Ecology*. 74: 455–466.
- Agudelo, E; Vélez, S; Luna, T; Hernández, L; Díaz, A; Vásquez, C; Yepes, A. 2003. Línea de profundización en bosques y conservación ambiental, Piedras Blancas, Antioquia. *Avances en recursos hidráulicos*. 15 p.
- Arnold, AE; Asquith, NM. 2002. Herbivory in a fragmented tropical forest: patterns from islands at lago Gatún, Panamá. *Biodiversity and Conservation*. 11(9):1663-1680.
- Barone, JA. 2000. Comparison of herbivores and herbivory in the canopy and understory for two tropical tree species. *Biotropica*. 32: 307-317.
- Barone, JA; Coley, PD. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. In *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Eds. M Guariguata, G Catan. Cartago, CR, Edición LUR. p. 465–492.
- Barreto, L; Molina, E. 2007. Patrones de distribución de especies de ecosistemas forestales (*Pinus patula* Schtdl. & Cham., *Cupressus lusitanica* Mill. y *Quercus humboldtii* Bonpl.) en la región de Piedras Blancas Antioquia. (En Publicación).
- Blundell, AG; Peart, DR. 2000. High abscission rates of damaged expanding leaves: field evidence from seedlings of a bornean rain forest tree. *American Journal of Botany*. 87:1693-1698.
- Blundell, AG; Peart, DR. 2001. Growth strategies of a shade – tolerant tropical tree: The interactive effects of canopy gaps and simulated herbivory. *The Journal of Ecology*. 89(4):608-615.
- Campo, J; Dirzo, R. 2003. Leaf quality and herbivory responses to soil nutrient addition in secondary tropical dry forest of Yucatán, México. *Journal of Ecology*. 19:525-530.
- Coley, PD. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*. 53: 209-234.

- Coley, PD; Barone, JA. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 27:305-335.
- Coley, PD; Bryant, JP; Chapin, FS. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*. 230:895-899.
- Dalling, JW; Winter, KS; Hubbell, P. 2004. Variation in growth responses of neotropical pioneers to simulated forests gaps. *Functional Ecology*. 18(5):725-736.
- Del Valle, JL. 1972. *Introducción a la dendrología de Colombia*. Medellín, CO, Centro de Publicaciones de la Universidad Nacional de Colombia. 351 p.
- Dudt, JF; Shure, DJ. 1994. The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology*. 75:86-98
- Ernest, KA. 1989. Insect herbivory on a tropical understory tree: effects of leaf age and habitat. *Biotropica*. 21:194-199
- Gentry, A. 1993. *Woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, and Peru)*. Chicago, US, University of Chicago Press. 849 p.
- Givinish, TJ. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*. 87: 193-210.
- Gross, ND; Torti, SD; Feener Jr, DH; Coley, PD. 2000. Monodominance in African rain forest: is reduced herbivory important? *Biotropica*. 32:430-439.
- Holdridge, LR. 1979. *Ecología basada en Zonas de Vida*. San José, CR, IICA. 70 p.
- Lema, AJ. 2005. *Nivel intermedio de estadística, diseños experimentales y análisis de regresión y correlación*. Medellín, CO, Universidad de Colombia. 412 p.
- Newbery, DM; De Foresta, H. 1985. Herbivory and defense in pioneer, Gap and understory trees of tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica*. 17:238-244.
- Novotny, V; Basset, Y; Auga, J; Boen, W; Dal, C; Drozd, P; Kasbal, M; Isua, B; Kutil, R; Manumbor, M; Molem, K. 1999. Predation risk of herbivorous insects on tropical vegetation: A search for enemy – free space and time. *Australian Journal of Ecology*. 24:477-483.
- Núñez-Farfan, J; Dirzo, R. 1989. Leaf survival in relation to herbivory in two tropical pioneer species. *Oikos*. 55(1):71-74.
- Richards, AL; Coley, PD. 2007. Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: A comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos*. 116:31-40.
- Sternberg, L; Pinzon, MC; Moreira, MZ; Moutinho, P; Rojas, E; Herre, E. 2007. Plants use macronutrients accumulated in leaf-cutting and nests. *Royal Society Publishing*. 274:315-321
- Timothy, RH; Pearson, T; Burslem, DFRP; Goeriz, RE; Dalling JW. 2003. Interactions of gap size and herbivory on establishment, growth and survival of three species of neotropical pioneer trees. *Journal of Ecology*. 91(5): 785–796
- Toro, MJL. 2000. *Árboles y arbustos del parque regional Arvi*. Corantoquia. Medellín. 280p.
- William, JM. 1980. Herbivory in Relation to Plant Nitrogen Content. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11:119-161.

ANEXOS

Anexo 1. Cuadrado medio para área foliar atacado por herbivoría en género *Miconia*, en tres tipos de coberturas (plantación, bosque natural mixto, y bosque natural dominado por roble), a dos niveles de copa, con un 95 % de confianza.

	n	Promedio de herbivoría (%)	Error estándar	Límites % de herbivoría	
				Inferior	Superior
GRAN MEDIA	30	6,65196			
Nivel de copa					
Base de la copa	15	6,07222	0,829844	4,3595	7,78493
Nivel superior de copa	15	7,2317	0,829844	5,51898	8,94442
Tipo de bosque					
Mixto	10	6,87373	1,01635	4,77609	8,97138
Plantación	10	7,52287	1,01635	5,42523	9,62052
Robledal	10	5,55927	1,01635	3,46163	7,65691
Nivel de copa y bosque					
Base de la copa , mixto	5	6,68236	1,43733	3,71585	9,64888
Base de la copa , plantación	5	7,50675	1,43733	4,54023	10,4733
Base de la copa , robledal	5	4,02754	1,43733	1,06103	6,99406
Nivel superior de copa ,mixto	5	7,06511	1,43733	4,09859	10,0316
Nivel superior de copa ,plantación	5	7,539	1,43733	4,57249	10,5055
Nivel superior de copa ,robledal	5	7,09099	1,43733	4,12448	10,0575

Anexo 2. Prueba de comparación de medias y nivel de significancia para el contenido de calcio presente por cobertura, con un 95 % de confianza.

Variación		Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	Valor F	Valor - P
Efectos medios	A: Nivel de copa	18,75	1	18,75		
	B: Tipo de bosque	152,37	2	76,17	7,31	0,054
Residual		10,26	4	2,57	29,69	0,004
TOTAL (corregido)		181,39	7			

Prueba de comparación utilizando la prueba LSD con un alfa de 0.05

Tipo de cobertura	n	LS media	LS Sigma	Grupos homogéneos
Plantación	4	6,95127	0,800882	X
Robledal	2	12,7145	1,13262	X
Mixto	2	17,361	1,13262	X