

HERBIVORÍA: MÉTODOS PARA SU CUANTIFICACIÓN EN ECOSISTEMAS TERRESTRES

HERBIVORY: METHODS FOR ITS QUANTIFICATION IN TERRESTRIAL ECOSYSTEMS

HAMLETH VALOIS-CUESTA^{1,2}, JOHN HAROLD CASTAÑO¹

RESUMEN

Describimos los principales métodos usados para la medición y/o estimación de la herbivoría en ecosistemas terrestres; adicionalmente, para cada método discutimos ventajas y desventajas en función de la capacidad para obtener datos exactos sobre la cantidad de fitomasa consumida por herbívoros a escala ecosistémica. Encontramos 13 métodos con dos enfoques para medir herbivoría: a) Información obtenida a partir de las plantas (7 enfoques) y b) a partir de los herbívoros (6 enfoques). La mayoría de estos métodos se basan en observaciones puntuales del daño causado por los herbívoros a algunas estructuras de las planta o en la importancia de las plantas dentro de la dieta de éstos. Aunque las aproximaciones metodológicas aquí comentadas muestran la importancia de la herbivoría dentro de los ecosistemas terrestres, hay que precisar que las mismas presentan ciertas limitaciones cuando se trata de medir el consumo de fitomasa a escala ecosistémica.

Palabras clave: Consumo de biomasa vegetal; Ecosistemas terrestres; Fitomasa; Herbivoría.

ABSTRACT

We describe the main methods used for measure and/or estimate herbivory in terrestrial ecosystems; additionally, for each method we discuss their advantages and disadvantages in function of its capacity to obtain exact data on quantity of biomass consumed by herbivores to ecosystem scale. We find 13 methods with two focuses to measure herbivory: a) information obtained from the plants (7 focuses), and b) information obtained from the herbivores (6 focuses). Most of these methods are based on punctual observations of the damage caused by herbivores to some plant's structures, or on the importance of plants within the animal diet. Although the methodological approaches commented here show the importance of the herbivory in terrestrial ecosystems, it is necessary to specify that some ones presents limitations for measuring the biomass consumption for the herbivores to ecosystem scale.

Keywords: Consumption of vegetable biomass; Herbivory; Phytomass; Terrestrial ecosystem.

INTRODUCCIÓN

Desde el punto de vista del funcionamiento de los ecosistemas, la herbivoría puede definirse como el flujo mediante el cual la energía y la materia son transferidas a los organismos heterótrofos y sucesivamente a los demás compartimentos del ecosistema como producto del consumo de biomasa vegetal. Este flujo se puede expresar como una tasa en términos ab-

solutos o como una proporción de la productividad primaria, biomasa de vegetal, área foliar u otro atributo del ecosistema (Oesterheld & McNaughton, 2000).

En los ecosistemas terrestres la energía consumida por los herbívoros en promedio, no excede a la energía que inicialmente entra al ecosistema a través de la productividad primaria neta (PPN). Sin embar-

1. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. e-mail: jcastano@ula.ve

2. Grupo de Investigación en Ecología y Conservación de Ecosistemas Tropicales, Programa de Biología con Énfasis en Recursos Naturales, Universidad Tecnológica del Chocó, Colombia. e-mail: hamleth@ula.ve

Fecha de recibido: Marzo 5, 2008

Fecha de aprobación: Agosto 2, 2008

go, el consumo por herbivoría puede variar entre menos de 1% hasta más de 40% dependiendo del ecosistema. El factor más importante que regula este amplio rango, es la diferencia en distribución de las estructuras en las plantas (Chapin *et al.*, 2002); por ejemplo, el consumo de biomasa vegetal es mayor en las sabanas donde las plantas están constituidas por poco material leñoso que en ecosistemas forestales donde existe mayor proporción de lignina en las plantas. En relación con ello, en algunas sabanas se ha registrado un consumo de biomasa vegetal anual que corresponde a 40% de la PPN (Chapin *et al.*, 2002), mientras que en los ecosistemas forestales, particularmente en lo que respecta al consumo de biomasa foliar, se han registrado importantes variaciones; por ejemplo, los bosques templados experimentan en promedio un consumo anual de 7,1% en su área foliar total, ante 11% y 48% observado en especies de bosques tropicales húmedos y 14,2% en bosques secos tropicales (Barone & Coley 1996, 2002). Adicionalmente, se ha observado que en los bosques tropicales las hojas de especies pioneras son consumidas de tres a diez veces más rápidamente que las hojas de especies persistentes; también, se ha apreciado que en una misma planta, las hojas jóvenes presentan mayores tasas de consumo que las hojas maduras (Coley 1992, Barone & Coley 1996). Leigh & Windsor (1992) estimaron que de los $6,5 \text{ Mg} \cdot \text{ha}^{-1}$ de hojas (peso seco) que caen anualmente al suelo en la Isla Barro Colorado (Panamá), aproximadamente unos $0,5 \text{ Mg} \cdot \text{ha}^{-1}$ son consumidas presumiblemente por insectos, entre los cuales, las hormigas cortadoras podrían movilizar cerca de $0,3 \text{ Mg} \cdot \text{ha}^{-1}$.

Los anteriores datos revelan la importancia del consumo de biomasa vegetal por parte de los herbívoros en los ecosistemas terrestres. Sin embargo, los estudios sobre herbivoría han sido orientados por lo general hacia la folivoría (herbivoría en hojas) causada por insectos (Coley & Barone 1996). No obstante, se sabe que no sólo los insectos sino también vertebrados y otros organismos consumen cantidades importantes de biomasa foliar y otras estructu-

ras vegetales como madera, flores, frutos, semillas y raíces. Ello refleja la gran diversidad de interacciones entre plantas y herbívoros, al igual que el surgimiento de diversas técnicas para medir y/o estimar la herbivoría en ecosistemas terrestres.

Basados en lo anterior y considerando que la biomasa vegetal es el primer compartimiento del ecosistema donde se encuentra la energía y la materia que será transferida al resto del ecosistema por acción de los consumidores primarios, surge el siguiente interrogante ¿Con los métodos que existen hoy, se puede cuantificar con exactitud la cantidad de biomasa vegetal o energía consumida por los herbívoros a escala ecosistémica? Para responder a tal interrogante, revisamos las diversas aproximaciones metodológicas que se han propuesto para medir y/o estimar la herbivoría en ecosistemas terrestres, discutiendo sus ventajas y desventajas en función de su capacidad para obtener datos certeros en relación con la fitomasa vegetal consumida a través de la herbivoría.

MATERIALES Y MÉTODOS

Revisamos literatura científica especializada donde se describen técnicas para la cuantificación y/o estimación de la herbivoría en ecosistemas terrestres. Los métodos identificados se clasificaron según la fuente de la cual son obtenidos los datos, es decir, si los datos se obtienen haciendo mediciones sobre las plantas que son consumidas o sobre los consumidores. A continuación describimos cada uno de estos métodos discutiendo sus ventajas y desventajas más evidentes en función de su capacidad para la cuantificación de la biomasa vegetal consumida por los herbívoros a escala de ecosistemas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Encontramos en total 13 enfoques metodológicos diferentes para evaluar la herbivoría en ecosistemas terrestres; de éstos, siete se usan para cuantificar o estimar la herbivoría con base en mediciones reali-

zadas directamente sobre las plantas y seis se basan en la obtención de datos a partir de los propios herbívoros. Ambos grupos de aproximaciones metodológicas presentan ventajas y desventajas y en algunos casos se pueden solapar parcialmente (Osterheld & McNaughton, 2000).

EVALUACIÓN DE LA HERBIVORÍA A PARTIR DE LAS PLANTAS

1. Registro del daño causado a estructuras vegetales. En muchos casos los investigadores se centran en cuantificar la herbivoría a partir de las marcas como mordeduras, raspaduras o agallas que son dejados por algunos herbívoros al forrajear alguna estructura de la planta; por ejemplo Reyes-De la Cruz *et al.* (2002) contabilizaron todas las hojas que presentaban daño por insectos en las especies *Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle*, obteniendo así, el porcentaje de hojas afectadas a partir del total de hojas muestreadas en las plantas. Wilf *et al.* (2001) sobre la base de 792 especímenes de hojas fosilizadas cuantificaron la presencia o ausencia de 40 patrones diferentes de daño foliar causado por insectos masticadores, mineros y chupadores de follaje; a partir de este análisis, pudieron estimar la representatividad de insectos consumidores de follaje en el Paleoceno & Eoceno.

Por otra parte, Stinchcombe (2002) registró experimentalmente en 1.225 plantas, el número total de hojas y el número de hojas consumidas por venados (determinado por el número de hojas con cicatrices o pecíolos sin lámina foliar); la herbivoría fue calculada como el número de hojas removidas sobre el número total de hojas registradas. Prieurd-Richard *et al.* (2002) evaluaron la herbivoría en plántulas de dos especies de *Conyza* usando datos de presencia y ausencia (0=plántula sin señales de consumo y 1=plántula con señales de consumo); de esta manera, calcularon un parámetro llamado «ocurrencia de herbivoría» el cual se basó en el número de plántulas atacadas por los herbívoros en cada una de las especies (Pollard & Baker 1997). Final-

mente, Knight & Holt (2005) estimaron visualmente el porcentaje de herbivoría de varias especies vegetales, asignando un determinado porcentaje de daño a los individuos muestreados en cada especie.

Esta aproximación también se ha usado para cuantificar el consumo en frutos e incluso madera; por ejemplo, Tiffin & Rausher (1999) contaron el número de cápsulas de *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae) con daño y el total de cápsulas producidas por planta, así calcularon la herbivoría en esta especie como la proporción de cápsulas con daño sobre el número total de cápsulas presentes en la planta.

En relación con la cuantificación del daño causado por insectos consumidores de madera, generalmente lo que se hace es establecer parcelas y luego cuantificar la presencia o ausencia de orificios o aserrín en el tronco de las especies que se estén estudiando; en este sentido, Suárez (2003) utilizó este método para cuantificar el daño causado a los rodales de *Nothofagus* por los insectos xilófagos o barrenadores *Holopterus chilensis* y *Cheloderus childreni*, a partir de los datos de presencia (1) ausencia (0); este investigador calculó el porcentaje de infestación como el número de individuos con daño sobre el total de individuos muestreados por cien.

Ventajas y desventajas. Todos estos métodos son de fácil aplicación pues las mediciones son muy sencillas de realizar y además, no requieren de una logística costosa. Su principal desventaja radica en que la sola evidencia del daño no permite cuantificar realmente cuanta fitomasa es consumida por los herbívoros en el tiempo y en el espacio.

2. Estimación del área foliar consumida definiendo categorías de daño foliar. Este método se basa en asignar visualmente un porcentaje de área foliar consumida asignando valores de acuerdo con diferentes categorías de consumo (Dominguez & Dirzo 1995, Rodríguez-Auad & Simonetti 2001,

Barone & Coley 2002). Al respecto, Medinaceli *et al.* (2004) utilizaron este método diferenciando el grado de herbivoría en seis rangos (0=hojas sin daño; 1=1%-5%; 2=6%-12%; 3=13%-25%; 4=26%-50%; 5=51%-100% de daño); en este sentido, cada hoja fue asignada a una de tales categorías y el conjunto de hojas por individuo se utilizó para calcular un índice de herbivoría (IH) como sigue:

$$IH = \sum_{i=0}^5 (X_i n_i) / N$$

donde $X_i n_i$ es el número de hojas con daño en la categoría i respectivamente y N es el número total de hojas muestreadas

Algunos autores han definido otras escalas para categorizar el consumo de área foliar en las plantas; por ejemplo, Cahill *et al.* (2001) estimó el área foliar en varias plantas de una comunidad de gramíneas, definiendo visualmente tres categorías de daño foliar donde 0 representaba <5% del área foliar consumida, 1=6%-25%, 2=26%-75% y 3 >76% respectivamente. Por otra parte, Schierenbeck *et al.* (1994) evaluó el monto de herbivoría para cada hoja en cinco categorías de daño foliar: 1=1%-5%, 2=5%-25%, 3=25%-50%, 4=50%-75% y 5=75%-95% de daño foliar.

Ventajas y desventajas. Este método es muy fácil de usar, no requiere de equipos y estima el área foliar faltante rápidamente. Sin embargo, este enfoque está sujeto a una alta subjetividad entre observadores, es difícil hacer comparaciones entre especies, sobre todo si éstas presentan láminas foliares de tamaños y formas diferentes; la estimación se hace en una determinada unidad de tiempo lo cual no permite analizar la tasa a la cual la herbivoría se realiza. Finalmente, es un enfoque que se basa sólo en estimaciones del área foliar faltante dejando de lado otras estructuras vegetales que también son consumidas por los herbívoros.

3. Cuantificación del área foliar consumida mediante cuadrículas milimetradas y medidores de área foliar. Este enfoque se basa en determinar

el área foliar faltante como una proporción del área total de la hoja (Aide 1991, 1993, Howlett & Davidson 2001). En este caso, Cornelissen *et al.* (2003) recolectaron varias hojas de las especies *Quercus myrtifolia* y *Q. geminata* y registraron el daño foliar causado por varias especies de insectos mineros foliares (*Cameraria*, *Stilbosis*, *Stigmella*); estos autores, midieron el tamaño de cada mina (mm^2); luego midieron el área foliar de hojas intactas; así, calcularon la herbivoría como una proporción del área foliar consumida por hoja. Por otra parte, con el fin de medir la herbivoría se pueden recolectar varias hojas y sobre cada una, sobreponer una acetato transparente milimetrado, luego se contabiliza la cantidad de cuadros ubicados dentro de zonas consumidas e intactas en cada hoja, así se puede determinar el área foliar consumida como sigue:

$$Fd = \frac{(cd \times \text{tamaño de los cuadros})}{AF}$$

donde Fd es la fracción de daño o área foliar consumida, cd es el número de cuadros con daño, AF es el área total de la hoja (largo x el ancho de la hoja). Esta es una de las técnicas más usadas para medir folivoria

Por otra parte, Hare & Smith II (2005) escogieron varias ramas al azar de la especie *Datura wrightii* y contabilizaron el número de hojas; también, contabilizaron el número de ramas por planta y por multiplicación de estos dos valores, ellos estimaron el número de hojas por planta. El área foliar total por planta fue estimada multiplicando el número total de hojas por planta por la media del área foliar por hoja determinada con la ayuda de un medidor de área foliar Li-Cor modelo 3000 desde una muestra de hojas completamente expandidas e intactas. Finalmente, estimaron la herbivoría a nivel de la planta como la proporción de área foliar faltante en las ramas seleccionadas, por el total del área foliar por planta.

El área foliar consumida por herbívoros también puede ser cuantificada dibujando el contorno de las hojas y sus respectivas áreas consumidas sobre un

papel o acetato transparente; estos dibujos se pueden digitalizar y analizar en un programa procesador de imágenes para convertir los contornos dibujados en mm² (Marquis 1992, Farnsworth & Ellison 1993, Barone & Coley 2002, García-Robledo 2005, Varanda & Pais 2006). Por ejemplo, Rodríguez-Auad & Simonetti (2001) colectaron varias hojas intactas de árboles adultos y mediante regresiones estimaron la relación entre el largo y ancho de estas hojas y su área foliar, para ello, usaron el programa SigmaScan/Image. Al obtener la superficie foliar predicha por la regresión, pudieron estimar el porcentaje de área foliar perdida (consumida) así:

$$\% \text{ área foliar perdida} = \frac{\text{Área predicha} - \text{Área observada}}{\text{Área predicha} \times 100}$$

Caldas *et al.* (1992) y O'Neal *et al.* (2002) utilizaron este enfoque para estimar el consumo de área foliar desde imágenes de hojas escaneadas, en tanto que Feeley & Terborgh (2005) usaron fotografías digitales.

Ventajas y desventajas. Estos métodos calculan con alta precisión el área foliar faltante de forma rápida (O'Neal *et al.*, 2002); además, son relativamente fáciles de aplicar y los equipos que se necesitan son de uso común hoy en día. Por otra parte, los datos de área foliar consumida obtenidos mediante este enfoque, podrían ser fácilmente transformados a masa foliar consumida si se obtiene el peso seco de cada una de las hojas medidas. Las limitaciones de este enfoque radican en que es engañoso cuantificar el área foliar consumida midiendo sólo el área faltante en algunas hoja, primero, porque las hojas consumidas totalmente por los herbívoros no pueden ser incluidas en las estimaciones; por tanto, la cantidad de masa foliar consumida por los herbívoros podría ser subestimada; segundo, como la longevidad y la tasa de crecimiento de la hoja difiere entre especies, es difícil calcular la escala del tiempo a la cual el consumo se ha acumulado (Coley 1992, Coley & Barone 1996). Finalmente, este enfoque se basa sólo en estimaciones del área foliar faltante dejando

de lado otras estructuras vegetales que también son consumidas por los herbívoros.

4. Estimación de la tasa de consumo foliar. Con el fin de analizar con qué velocidad la materia vegetal puede ser consumida por los herbívoros, lo que se hace es marcar las hojas al comienzo de su desarrollo; después de transcurrido cierto tiempo, se les mide el área foliar faltante (Howlett & Davidson 2001, Barone & Coley 2002,). Este método fue usado por Coley (1992) quien marcó un grupo de 206 plantas (durante la estación lluviosa) y otro grupo de 143 (en la estación seca). Este autor rotuló un promedio de ocho hojas por planta, incluyendo yemas foliares y hojas maduras; después de 25 días de haber marcado las hojas, midió (en cada estación) el área total de cada hoja rotulada y el área total consumida; para ello, sobrepuso en las hojas una rejilla plástica de 400 cuadros por pulgada cuadrada y contó los cuadros ubicados sobre el área faltante y el área intacta (ver sección 3). De esta manera, pudo estimar la tasa de consumo diaria para cada hoja como el porcentaje de área foliar consumida por día, lo que equivale al cambio ocurrido durante el período de muestreo en el porcentaje del área de la hoja cubierta por perforaciones dividido entre los días de observación.

Asimismo, Varanda y Pais (2006) calcularon la folivoría de diez plantas cada tres meses, usando el método de observaciones continuas; para ello varias hojas se monitorearon durante un período en particular. La forma de la hoja para cada muestra se recalcó sobre un papel; luego se digitalizó en un programa procesador de imágenes (ver sección 3) para calcular el área consumida por los insectos, así pudieron estimar la folivoría ocurrida durante un año (Marquis 1992, Farnsworth & Ellison 1993). Por último, Barone (2000) con el fin de medir la herbivoría de dos especies de árboles, marcó varias hojas jóvenes en expansión y hojas adultas en cada una de las especies objeto de estudio. En este trabajo, la cantidad de área foliar consumida fue medida con una cuadrícula milimetrada transparente (ver

sección 3) y se expresó como un porcentaje del área total de la hoja. Para estimar el área promedio de una hoja sin daño, se removió entre 25 y 50 hojas de varios árboles adultos de cada especie y se midió su área total con un medidor de área foliar Li-Cor LI-3050A.

Ventajas y desventajas. Las ventajas de esta aproximación radica en que al marcar las hojas desde su etapa de desarrollo temprano, se suple las falencias de los métodos de mediciones puntuales (ver sección 3), porque por medio de este método, se incorporan en las estimaciones a aquellas hojas que pueden ser devoradas totalmente por los herbívoros, lo cual permite obtener valores más precisos del área foliar consumida por estos animales; por otro lado, permite tener estimaciones del área consumida a través del estado de desarrollo de las hojas y por otro lado, si se cuantifica el peso de las hojas, el investigador podría estimar la cantidad de masa foliar consumida por los herbívoros en unidades de tiempo. Su limitante radica en que las mediciones se limitan sólo al área foliar faltante dejando de lado otras estructuras vegetales que también son consumidas por los herbívoros en las mismas plantas.

5. Estimación de la masa foliar consumida a partir de la hojarasca. En este sentido se menciona el caso de Leigh & Windsor (1992); estos autores recolectaron semanalmente hojarasca en trampas de 1/12 m² durante 8 años; a cada una de las hojas colectadas en las trampas se le midió el porcentaje de área foliar faltante; luego la hojarasca se deshidrató y se pesó. El área foliar faltante se transformó a unidades de peso asumiendo que el peso (E) del follaje consumido era igual a $Fx/(1-x)$, donde, F es peso seco total de la hojarasca y x es la proporción del área faltante; de esta manera, se estimó el consumo de hojas en unidades de peso · área · tiempo.

Ventajas y desventajas. Este es un enfoque que permite obtener estimados de la biomasa foliar con-

sumida por los herbívoros de una manera confiable a escala ecosistémica. Un aspecto interesante, es que si se logra identificar las especies de plantas involucradas en la medición, el investigador podría eventualmente estimar la importancia relativa de cada una de las especies como recurso para los herbívoros. Las limitaciones de este enfoque radican en que no consideran las hojas que son consumidas en su totalidad, por ejemplo, insectos como las orugas pueden eventualmente consumir las hojas completas (Leigh & Windsor 1992). Asimismo, no se tiene en cuenta que en su mayoría los herbívoros prefieren consumir las hojas más jóvenes y que las marcas de consumo (huecos en la lámina) crecen con la hoja (Barone & Coley 2002), entonces medir la masa foliar consumida a partir de perforaciones en la hojarasca podría facilitar que el investigador incurra en sobreestimada de la biomasa foliar consumida. Finalmente, es un enfoque que se limita sólo al área foliar faltante dejando de lado otras estructuras vegetales (raíces, flores, frutos, semillas y madera) que también hacen parte de la dieta de los herbívoros en un ecosistema.

6. Cuantificación de la fitomasa consumida a través de parcelas de exclusión. En este caso, se toman dos parcelas con la mayor homogeneidad en tamaño y tiempo de desarrollo de la vegetación; una de ellas se excluye de herbívoros en tanto que la otra es expuesta a estos; pasado un tiempo determinado, se cosecha la vegetación de ambas parcelas, ésta se seca y se pesa. La diferencia de peso de la materia seca entre parcelas permite estimar la biomasa vegetal consumida en $\text{área} \cdot \text{tiempo}$ (Oosterheld y McNaughton 2000). Se ha utilizado este método para medir el efecto de pequeños mamíferos en la vegetación de zonas semiáridas (Gutiérrez *et al.*, 1997).

Ventajas y desventajas. Este es un método fácil de implementar, económico y no necesita una logística complicada; además, los herbívoros pueden consumir sin estar bajo presión por parte del investigador. Como este método permite medir la biomasa con-

sumida en unidades de área · tiempo, el mismo podría ser útil para estimar la fitomasa consumida a escala ecosistémica por medio de extrapolaciones. Su desventaja radica en que asume que el punto de partida de ambas parcelas es igual, por ejemplo, la tasa de crecimiento de la vegetación podría ser desigual entre parcelas por efecto de la heterogeneidad de nutrientes en el suelo, lo cual puede resultar en una cantidad de fitomasa diferencial entre ellas y, por tanto, el investigador podría incurrir en imprecisiones a la hora de cuantificar fielmente la cantidad de biomasa consumida por los herbívoros. Además, es un método difícilmente aplicable sobre vegetación boscosa y en situaciones donde el consumo por herbívoros es muy bajo, las diferencias entre parcelas podrían ser muy imperceptibles.

7. Cuantificación de la masa consumida en frutos y semillas. En este caso, los frutos y/o las semillas se recolectan de la planta, se pesan para obtener un peso inicial de la medición; esta cohorte de frutos o semillas se ofrece a los frugívoros previo a su hora de actividad. Después de un tiempo determinado (preferiblemente finalizado el período de actividad de los animales objeto de estudio), la cohorte de frutos o semillas se pesa de nuevo para registrar cuánta masa fue removida. En este sentido, Ibáñez (2000) en un enclave semiárido de Venezuela estableció 40 dispositivos de consumo de semillas: uno accesible a hormigas, otro a aves y roedores y un tercero excluyendo a estos organismos. En cada dispositivo se colocaron 10 g de semilla los cuales al final de un tiempo (amanecer o atardecer) se recolectaban en bolsas rotuladas y se pesaban, así obtenían la diferencia de peso después del consumo para cada grupo de animales. Este investigador rotaba las estaciones de consumo para disminuir el error infringido por «conductas aprendidas» de los animales.

Ventajas y desventajas. Son pruebas fáciles de implementar, no necesitan mucho tiempo de medición o una logística sofisticada y costosa. Sin embargo, se necesita la rotación de los dispositivos de

alimentación pues los animales pueden aprender a ubicar el alimento ofrecido y por tanto aumentar su actividad real de consumo, lo que sobreestimaría el consumo de biomasa de semillas o frutos bajo condiciones naturales. Otro limitante podría radicar en la distancia a la cual se ubican los dispositivos entre sí, pues los animales podrían tener rangos más amplios o restringidos para búsqueda de alimento.

EVALUACIÓN DE LA HERBIVORÍA A PARTIR DE LOS HERBÍVOROS

1. Estimación de la tasa de consumo de estructuras vegetales. Este método se basa en datos provenientes de la observación del comportamiento animal; se puede hacer enfocándose en un sólo animal (método de animal focal), o en un grupo o familia de animales «método de barrido» (Altmann 1974). Este método estima el porcentaje de tiempo invertido por los animales al consumo de cada una de las partes de las plantas (hojas, flores, frutos, semillas, resinas, etc.) y de cada especie de planta; los resultados se obtienen en presupuesto de actividades el cual describe el porcentaje de tiempo invertido por los animales en las diferentes actividades (Chapin *et al.*, 2002). Este enfoque lo usaron Riveros & Ferreira (2001) quienes hicieron observaciones focales de un grupo de monos viudos de cara blanca (*Pithecia pithecia*). Observaron durante 10 minutos animales focales y registraron el número de veces que el animal consumía ciertos órganos de las plantas. Los resultados se extrapolaron al número total de individuos por edad y sexo, obteniendo así, el consumo total de la tropa en porcentaje de tiempo invertido en consumo. Por otra parte, Castaño *et al.* (datos sin publicar) utilizaron la técnica de barrido (Altmann 1974) para cuantificar el consumo de frutos y flores por parte de cinco grupos familiares de mono nocturno andino (*Aotus lemurinus*). Para ello efectuaron observaciones instantáneas cada cinco minutos y, de esta manera, pudieron estimar el consumo total de cada uno de los grupos familiares, encontrando que los monos dedican 50% de su presupuesto de actividades al forrajeo, de este

porcentaje, los monos invirtieron 65.8% del tiempo para alimentarse de frutos, 28.2% de artrópodos, 4.2% de flores y 1.8% de retoños foliares.

Ventajas y desventajas. Este método se ha usado ampliamente en estudios de comportamiento animal, porque es sencillo y no necesita manipular ni capturar a los animales; por su simplicidad no necesita de grandes inversiones económicas en equipos y permite conocer las preferencias alimentarias de las especies animales objeto de estudio (Stevenson *et al.*, 2000). Sin embargo, este enfoque requiere en gran medida de la experiencia del observador en el reconocimiento de los animales, pues es necesario conocer fielmente a cada uno de los diferentes individuos que integran el grupo en observación. Además, necesita un alto esfuerzo de muestreo para obtener estimaciones precisas de la frecuencia en que los animales consumen cada órgano de la planta. Como las estimaciones de consumo se basan sólo en datos observacionales del tiempo dedicado al consumo de un determinado órgano de la planta, es difícil obtener estimados precisos de la fitomasa que fue consumida por los herbívoros objeto de estudio.

2. Cuantificación de la masa de frutos consumida por frugívoros. Una alternativa que puede eventualmente suplir las limitaciones del método anterior (sección 1), consiste en concentrar las observaciones sobre una planta determinada, anotando los diferentes animales que la forrajean e incluyendo en el análisis el peso promedio de los órganos que estos consumen (se toma una muestra representativa «N > 30» de cada órgano para obtener ese promedio). Varios trabajos han usado esta aproximación; por ejemplo, Coates-Estrada & Estrada (1986) realizaron observaciones durante el día y la noche empleando la técnica de barrido sobre los frutos de una higuera (*Ficus* aff. *cotiniifolia*) con el fin de observar todos los animales que visitaban el árbol. Para cada visitante se registraba su identidad taxonómica, el número de frutos consumidos por minuto y el tiempo dedicado al consumo de los mismos. La remoción de frutos se calculó como (número de visitas

por hora) × (12 horas de observación por día) × (número de días que el animal fue observado alimentándose del árbol) × (duración de visita en minutos) × (frutos removidos por minuto). Luego, los anteriores datos se multiplicaron por el peso seco promedio de los frutos y de esta manera, se pudo estimar la biomasa de frutos consumida por los animales en una determinada unidad de tiempo.

Por otra parte, Soriano *et al.* (1999) realizaron observaciones focales sobre frutos de dos especies de cactus columnares (*Stenocereus griceus* y *Subpilocereus repandus*). Ellos registraron el tiempo dedicado por diferentes especies de aves para consumir algunos frutos focales en el campo; después en el laboratorio, hicieron mediciones de la cantidad (g) de fruto consumido por minuto para cada una de las especie de aves registradas (Rengifo 1997). De esta manera, pudieron calcular un índice de consumo específico y un índice de consumo gremial.

Ventajas y desventajas. La ventaja de este método radica en que es muy económico y fácil de emplear, en gran medida suple las limitaciones del método anterior (sección 2), porque permite hacer estimaciones de biomasa consumidas por los animales a partir del tiempo dedicado al consumo en las plantas y además, las capturas no implican el sacrificio de los animales. Sin embargo, la manipulación de los animales en el laboratorio puede generar estrés en algunas especies susceptibles al cautiverio, lo cual puede alterar el comportamiento natural de forrajeo y las tasas de consumo de los mismos. Por otra parte, las observaciones focales necesitan de alto esfuerzo de muestreo a escala temporal y espacial.

3. Estimación de la fitomasa consumida basados en densidad poblacional y demanda de consumo de herbívoros. Este método se basa en estimar el consumo por medio de la ecuación:

$$C = D \times F$$

donde C es el consumo, D es la densidad de la población del

herbívoro y F es la demanda individual de alimento por estos animales.

La densidad de los herbívoros y la demanda individual de alimento se miden por diversos métodos, que a su vez, pueden incluir otras variables complejas (Nagy & Milton 1979, Davis & Winstead 1987, Leight & Windsor 1992, Wilson *et al.*, 1996). La medición de cada una de estas variables para un experimento determinado es difícil, por tanto, en la mayoría de los casos los investigadores toman estos datos de la literatura o deben hacer fuertes simplificaciones (Osterheld & McNaughton 2000). Por ejemplo, para medir la herbivoría de raíces por nemátodos Ingham & Delting (1986) midieron la densidad y estimaron el consumo individual de los nemátodos a partir de una relación entre su tasa metabólica y su eficiencia de asimilación, información que fue obtenida a partir de la literatura.

Leight y Windsor (1992) por su parte estimaron la folivoría para diferentes herbívoros en la isla de Barro Colorado. Usaron datos de demanda metabólica y tamaño de la población de los herbívoros vertebrados presentes en la isla (iguanas, perezosos y monos aulladores), obteniendo finalmente valores en kg de peso seco de biomasa vegetal consumida \cdot ha. Estos autores estimaron que los perezosos de dos dedos (*Bradypus variegatus*) consumen diariamente 15 g de peso seco (PS) de follaje \cdot kg⁻¹ de peso corporal; los perezosos de tres dedos (*Choloepus hoffmanni*) consumen 10 g PS \cdot kg⁻¹ de peso corporal; por tanto, si hay 25,8 kg de perezoso de tres dedos \cdot ha⁻¹ y 5 kg de perezoso de dos dedos \cdot ha⁻¹, entonces los perezosos consumen anualmente casi 160 kg PS de biomasa vegetal \cdot ha⁻¹. Los monos aulladores consumen diariamente 53,5 g PS de alimento \cdot ha⁻¹ del cual, cerca de la mitad consiste en hojas (Nagy y Milton 1979) y sin contar infantes existían 4,2 kg de aullador \cdot ha⁻¹, entonces, los aulladores consumen cerca de 41 kg PS de hojas \cdot ha⁻¹ (Leight & Windsor 1992).

Ventajas y desventajas. Este método permite te-

ner estimativos de biomasa consumida en el tiempo y utilizar los metadatos para estimaciones generales de consumo a nivel del bosque. Si se dispone de todos los datos necesarios (densidad poblacional de herbívoros, demandas metabólicas, dieta), este método puede emplear para realizar modelización de la herbivoría a escala de ecosistema. Sin embargo, necesita medidas precisas de densidad de los grupos animales, de los requerimientos individuales, de las condiciones fisiológicas y de la dieta. Además, la demanda de alimento no es igual para todos los individuos de la población; en algunos casos no se discrimina entre sexos y edades; para estimativos acertados se necesita conocer la estructura poblacional de los herbívoros.

4. Cuantificación de la fitomasa consumida a partir de contenidos estomacales. Este método consiste en separar y clasificar el material consumido por el animal para luego contarlos, pesarlo, y/o determinar su volumen. La cantidad de material consumido, generalmente se expresa como la magnitud de importancia relativa de cierto alimento con respecto a los demás encontrados en los contenidos estomacales del animal (Korscgen, 1987). Para ello, generalmente se sacrifica el animal y se colecta su contenido estomacal. Sin embargo, hay algunas técnicas que permite retirar el contenido desde el estómago del animal sin que sean sacrificados. En este caso, se puede usar la llamada «fístula esofágica o ruminal» la cual se usa sobre todo en rumiantes domésticos. Consiste en una abertura quirúrgica del esófago o el rumen e introducción de una fístula que permite el paso fácil del material consumido a través de ella. La fístula es equipada con una cánula que se retira al colectar la muestra. A través de este método el consumo se puede expresar como una frecuencia, importancia relativa, peso, cantidad o volumen (Allen 1996, Vieira *et al.*, 2006).

Ventajas y desventajas. Este enfoque garantiza que las estructuras encontradas en el contenido estomacal efectivamente fueron consumidos y se requiere

poco tiempo y esfuerzo para obtener las muestras consumidas. Sin embargo, en algunos casos es necesario sacrificar a los animales o invadirlos quirúrgicamente, lo cual puede afectar el comportamiento natural de forrajeo y finalmente el consumo. No siempre se cuenta con colecciones de referencia que permitan reconocer los ítems consumidos a partir de los contenidos estomacales de los animales; el contenido estomacal no siempre refleja la cantidad total de alimento consumido, pues algunos animales pueden regurgitar parte de estos o digerirlos rápidamente.

5. Cuantificación de la frecuencia de consumo de materia vegetal a partir de la evaluación de muestras fecales. Este método se basa en la cuantificación de la importancia (frecuencia de aparición) de un determinado ítem vegetal en la dieta de los herbívoros. Para ello, el investigador recolecta muestras fecales de animales objeto de estudio y entonces bajo un estereomicroscopio las heces se examinan para identificar y contabilizar los restos vegetales que se pueden conservar después de pasar por el tracto digestivo del animal; para ello, es muy útil contar con una colección de referencia (Passos *et al.*, 2003). Este enfoque fue usado por Sosa y Soriano (1996) quienes cuantificaron el consumo de polen y semilla en las heces del murciélago *Glossophaga longirostris*; la importancia relativa de cada ítem se estimó como el porcentaje de cada uno de ellos en relación con el número total de ítems encontrados en las muestras.

Ventajas y desventajas. Un aspecto muy interesante de este método es que no necesario sacrificar a los animales para obtener las muestras; tampoco hay que dedicar un intenso esfuerzo de muestreo en observar su comportamiento alimenticio. Sin embargo, es indispensable contar con una colección de referencia que permita identificar los ítems consumidos (especialmente semillas); por otro lado, es difícil identificar desde las heces algunos rubros cuando se trata de consumo de hojas o pulpa de frutos. Además, se debe conocer el período de actividad

de los animales a estudiar, para que las heces colectadas estén frescas, de esta manera, se evita la remoción secundaria por invertebrados como hormigas, que pueden seleccionar parte del contenido. En muchos casos la mayoría del contenido de la materia fecal consta de alimento bastante triturado y digerido difícil de identificar y cuantificar.

6. Cuantificación de consumidores de raíces con técnicas no invasivas. Actualmente se considera que los consumidores de raíces juegan un papel más importante en los procesos ecosistémicos, de lo que se creía (Blossey & Hunt-Joshi 2003, Johnson *et al.* 2007). Sin embargo, aún se conoce poco sobre sus interacciones específicas comparado con los herbívoros aéreos, porque aún existen muchas dificultades metodológicas para cuantificar la biomasa de raíces consumida por los herbívoros subterráneos. Recientemente se ha avanzado en el desarrollo de técnicas no invasivas que permiten la evaluación del consumo de raíces por los herbívoros subterráneos. En este sentido, Johnson *et al.* (2007) evaluaron el consumo de raíces de una especie de planta a través del uso de tomografía de rayos X; esta técnica se basa en el principio que los tejidos biológicos atenúan los rayos X menos que el suelo, los investigadores emiten los rayos X para que atraviesen un pequeño microcosmos de suelo que contiene las raíces y los insectos. La información de los rayos se utiliza para generar una imagen digital del suelo, las raíces y los insectos consumidores.

Por otra parte, han utilizado con éxito diferentes micrófonos y sistemas de acelerómetros para detectar los sonidos generados por algunas larvas subterráneas en cultivos; esta técnica, permite identificar diferentes tipos de sonidos que se relacionan con varias actividades larvales. Por ejemplo, la ocurrencia de pulsos cortos (<10 ms) y de amplitud variable se relacionan con los sonidos provocados por las mordidas y la masticación de raíces por las larvas; pulsos de mayor duración (500-100 ms), amplitud moderada y de poca intensidad sugieren

desplazamiento de las larvas. El movimiento y la actividad de forrajeo de las larvas detectadas por los sensores puede ser amplificada y monitoreada con audífonos y guardadas en medios de almacenamiento de sonido para su posterior análisis en un computador. Los insectos producen una amplia variedad de sonidos en el suelo, muchos de los cuales pueden ser fácilmente distinguibles del ruido ambiental por medio de programas de computación. Los sensores acústicos detectan insectos a distancias de 10-30 cm de profundidad, pero el rango puede extenderse insertando sensores a diferentes profundidades.

Ventajas y desventajas. Por su carácter no invasivo, estas técnicas presentan una alternativa promisoriosa para estudios del comportamiento temporal y espacial de los herbívoros subterráneos en sistemas naturales. Sin embargo, en el caso del uso de rayos X, sólo permite generar imágenes de una pequeña fracción del suelo y las medidas se hacen bajo condiciones de laboratorio. Explorar un mayor microcosmos de suelo requiere de dosis tan altas de rayos X que podría ser deletéreo para los insectos. Por su parte, en el caso de las detecciones acústicas, se emplea fácilmente en condiciones de campo y se apoya en una amplia variedad de programas de computación desarrollados para análisis bio-acústicos. Sin embargo, esta técnica aún no permite cuantificar la biomasa de raíces consumida por los herbívoros.

CONSIDERACIONES FINALES

Aunque existe una variedad de aproximaciones metodológicas para medir y/o estimar la herbivoría en ecosistemas terrestres, se debe tener en cuenta que las mismas presentan ciertas limitaciones en función de su capacidad para obtener estimados del consumo de biomasa vegetal (aérea y/o subterránea) a escala de ecosistema (en especial en aquellos sistemas forestales), pues en su gran mayoría se basan en mediciones puntuales del daño ocasionado por los herbívoros a una determinada estructura en

las plantas (hojas sobre todo), dando como resultado que los valores de herbivoría en términos de biomasa consumida a escala ecosistémica sean pobremente conocidos. Un enfoque que teóricamente podría permitir estimar la herbivoría a escala ecosistémica y su dinámica espacio-temporal, requerirá del conocimiento de la PPN, biomasa vegetal aérea y subterránea; eficiencia de consumo, asimilación y producción de los herbívoros, al igual que las densidades poblacionales tanto de las plantas como de los herbívoros dentro de cada sistema; todos esos datos podrían ser usados para alimentar ecuaciones que permitan calcular con mayor veracidad un índice de herbivoría a escala ecosistémica.

AGRADECIMIENTOS

A Lina Sarmiento, Dimas Acevedo y compañeros del curso en Ecología de Ecosistemas (cohorte 2006-2008) del Postgrado en Ecología Tropical, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de Los Andes, Venezuela por sus valiosos comentarios. Este trabajo fue apoyado por la Red Latinoamericana de Botánica a través de una beca otorgada a H. Valois-Cuesta (código, RLB06-M03).

LITERATURA CITADA

- Aide T. M.** 1991. Synchronous leaf production and herbivory in juveniles of *Gustavia superba*. *Oecologia*. **88**: 511-4.
- Aide T. M.** 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology*. **74**: 455-66.
- Allen M. S.** 1996. Physical constraints on voluntary intake of forages by ruminants. *J Animal Sci*. **74**: 3063-75.
- Altmann S. A.** 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behavior*. **49**: 227-67.
- Barone, J. A.** 2000. Comparison of herbivores and herbivory in the canopy and understory for two tropical tree species. *Biotropica*. **32**: 307-17.
- Barone, J. A., P. D. Coley.** 2002. Herbivoría y las defensas de las plantas. En: M. R. Guariguata, Kattan G. (eds). *Ecología y conservación de bosques neotropicales..* San José: LUR. p. 465-92.

- Blossey, B.**, T. R. Hunt-Joshi. 2003. Belowground herbivory by insects: Influence on plants and aboveground herbivores. *Annu Rev Entomol.* **48**: 521-47.
- Cahill, J. F.**, J. R. Jeffrey, P. Castelli, B. B. Casper. 2001. The herbivory uncertainty principle: visiting plants can alter herbivory. *Ecology.* **82**: 307-12.
- Caldas, L. S.**, C. Bravo, H. Piccolo, C. R. Faria. 1992. Measurement of leaf area with a hand-scanner linked to a microcomputer. *Bras Fisiol Veg.* **4**: 17-20.
- Castaño, J. H.**, D. Cardona, J. E. Botero (en prensa). Ecología del mono nocturno andino (*Aotus lemurinus*) en fragmentos de bosque subandinos de Colombia. En: P. Stevenson, M. Bueno, V. Pereira. (eds.). *Estudios en primatología colombiana*. Bogotá: Asociación Colombiana de Primatología.
- Chapin III, F. S.**, P. A. Matson, H. Mooney. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Chapter 11. New York: Springer Science. p. 244-64.
- Coates-Estrada, R.**, A. Estrada. 1986. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J Trop Ecol.* **2**: 346-57.
- Coley, P. D.** 1992. Tasa de herbivorismo en diferentes árboles tropicales. En: E. G. Leigh, A. Stanley, D. M. Windsor (eds). *Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Balboa: Smithsonian Tropical Research Institute. p. 191-200.
- Coley, P. D.**, J. A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Ann Rev Ecol System.* **27**: 305-35.
- Cornelissen, T.**, P. Stiling, B. Drake. 2003. Elevated CO₂ decreases leaf fluctuating asymmetry and herbivory by leaf miners on two oak species. *Global Change Biol.* **10**: 27-36.
- Davis, D. E.**, R. L. Winstead. 1987. Estimación del tamaño de las poblaciones. En: T. R. Rodríguez (ed): *Manual de técnicas de gestión de vida silvestre*. 4ª ed. Washington DC: The Wildlife Society. p. 233-57.
- Dominguez, C. A.** y Dirzo, R. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. En: S. H. Bullock, E. Medina, H. A. Mooney (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge: Cambridge University Press. p. 304-25.
- Farnsworth, E. J.**, A. M. Ellison. 1993. Dynamics of herbivory in Belizean mangal. *J Trop Ecol.* **9**: 435-53.
- Feeley, K. J.**, J. W. Terborgh. 2005. The effects of herbivory density soil nutrients and tree growth in tropical forest fragments. *Ecology.* **86**: 116-24.
- García-Robledo, C.** 2005. Comparación de dos métodos para medir herbivoría ¿Es la herbivoría en el Neotrópico mayor de lo que creemos? *Rev Biol Trop.* **53**: 111-4.
- Gutiérrez, J. R.**, P. L. Meserve, S. Herrera, L. C. Contreras, F. M. Jaksic. 1997. Effects of small mammals and vertebrate predator on vegetation in the Chilean semiarid zone. *Oecologia.* **109**: 398-406.
- Gysel, L.**, J. Lyon. 1987. Análisis y evaluación del hábitat. En: T. R. Rodríguez (ed): *Manual de técnicas de gestión de vida silvestre*. 4ª ed. Washington, DC: The Wildlife Society. p. 321-44.
- Hare, J. D.**, J. L. Smith II. 2005. Competition, herbivory, and reproduction of trichome phenotypes of *Datura wrightii*. *Ecology.* **86**: 334-9.
- Howlett, B. E.** y D. W. Davidson. 2001. Herbivory on planted dipterocarp seedlings in secondary logged forests and primary forests of Sabah, Malaysia. *J Trop Ecol.* **17**: 285-302.
- Ibañez, J.** 2000. *Hormigas, aves y roedores como potenciales depredadores de semillas de cactáceas columnares en un enclave semiárido venezolano*. Trabajo de grado, Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. 56 p.
- Ingham, R.**, J. Detling. 1986. Effects of defoliation and nematode consumption on growth and leaf gas exchange in *Bouteloua curtipendula*. *Oikos.* **46**: 3-28.
- Johnson, S. N.**, J. W. Crawford, P. J. Gregory, D. V. Grinev, R. W. Mankin, G. J. Masters, et al. 2007. Non-invasive techniques for investigating and modeling root-feeding insects in managed and natural systems. *Agricult Forest Entomol.* **9**: 39-46.
- Korscgen, L. J.** 1987. Procedimientos para el análisis de los hábitos alimenticios. En: T. R. Rodríguez (ed). *Manual de técnicas de gestión de vida silvestre*. 4ª ed. Washington DC: The Wildlife Society. p. 119-49.
- Knight, H.** 2005. Fire generates spatial gradients in herbivory: an example from a Florida sandhill ecosystem. *Ecology.* **86**: 587-93.
- Leight, E. G.**, D. M. Windsor. 1992. Producción del bosque y regulación de consumidores primarios de la isla de Barro Colorado. En: E. G. Leigh, A. Stanley, D. M. Windsor (eds). *Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Balboa: Smithsonian Tropical Research Institute. p. 179-89
- Marquis, R. J.** 1992. A bite is a bite? Constraints on response to folivory in *Piper arieianum* (Piperace). *Ecology.* **73**: 143-52.
- Medinaceli, A.**, F. Miranda-Avilés, P. Flores-Saldaña, E. Gutiérrez-Calucho. 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. *Ecol Bolivia.* **39**: 4-8.
- Nagy, K. A.**, K. Milton. 1979. Energy metabolism and food consumption by wild howler monkeys (*Alouatta*

- paliata*). *Ecology*. **60**: 475-80.
- O'Neal, M. E.**, D. A. Landis, R. Isaacs. 2002. An inexpensive, accurate method for measuring leaf area and defoliation through digital image analysis. *J Econ Entomol*. **95**: 1190-4.
- Oesterheld, M.**, S. McNaughton. 2000. Herbivory in terrestrial ecosystem. En: O. Sala, J. Rober, M. Harold, H. Robert (eds). *Methods in ecosystem science*. New York: Springer-Verlag. p. 151-7.
- Passos, F. C.**, W. R. Silva, W. A. Pedro, R. M. Bonin. 2003. Frugivoria em morcegos (Mammalia, Chiroptera) no Parque Estadual Intervalas, sudeste do Brasil. *Rev Bras Zool*. **20**: 511-7.
- Prieur-Richard, A. H.**, B. Yan, S. L. Linhart, A. Dos Santos. Plant diversity, herbivory and resistance of a plant community to invasion in Mediterranean annual communities. *Oecologia*. **130**: 96-104.
- Rengifo, C.** 1997. Efecto de las aves en la germinación de las cactáceas columnares *Stenocereus griseus* y *Subpilocereus repandus*. Tesis Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Pollard, A. J.**, A. J. M. Baker. 1997. Deterrence of herbivory by zinc hyperaccumulation in *Thlaspi caerulescens* (Brassicaceae). *New Phytologist*. **135**: 655-8.
- Reyes-De La Cruz, A.**, G. López-Ocaña, H. Hernández-Trejo. 2002. Evaluación preliminar de los efectos de la inundación y la herbivoría sobre plántulas de mangle. *Universidad y Ciencia*. **18**: 135-9.
- Riveros, M.**, C. Ferreira. 2001. Comportamiento alimentario de una tropa de *Pithecia pithecia* (mono viudo cara blanca), en una isla del embalse de Guri, estado Bolívar. *Ecotropicos*. **14**: 57-64.
- Rodríguez-Auad, K.**, J. A. Simonetti. 2001. Evaluación de la folivoría: Una comparación de dos métodos. *Ecol Bolivia*. **36**: 65-9.
- Silva, V. A.**, G. O. Pereira, O. C. Valadares, R. García, P. R. Cecon, L. Fortes. 2006. Consumo e digestibilidades dos nutrientes em bovinos recebendo dietas contendo silagens de milho e sorgo, com e sem inoculante microbiano. *Rev Bras Zootecnia*. **35**: 2469-78.
- Soriano, J. P.**, M. E. Naranjo, C. Rengifo, M. Figuera, M. Rondon, R. L. Ruiz. 1999. Aves consumidoras de frutos de cactáceas columnares del enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Ecotropicos*. **12**: 91-100.
- Sosa, M.**, P. J. Soriano. 1996. Resource availability, diet and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mannalia: Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. *J Trop Ecol*. **12**: 805-18.
- Schierenbeck, K. A.**, N. M. Richard, R. R. Sharitz. 1994. Effects of herbivory on growth and biomass allocation in native and introduced species of *Lonicera*. *Ecology*. **75**: 1661-72.
- Stevenson, P.**, M. Quiñones, J. Ahumada. 2000. Influence of fruit availability on ecological overlap among four Neotropical primates at Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica*. **32**: 533-44.
- Stinchcombe, J. R.** 2002. Environmental dependency in the expression of costs of tolerance to deer herbivory. *Evolution*. **56**: 1063-7.
- Suárez-Hernández, L. A.** 2003. *Prospección del daño ocasionado por dos insectos xilófagos asociados a renovales de Nothofagus en las provincias de Valdivia, Osorno y Llanquihue, Décima Región*. Tesis de grado, Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile, Puerto Valdivia, Chile.
- Tiffin, P.**, M. D. Rausher. 1999. Genetic constraints and selection actino on tolerant to herbivory in the common morning glory *Ipomoea purpurea*. *Am Natural*. **15**: 701-16.
- Varanda, E. M.**, M. P. Pais. 2006. Insect folivory in *Didymopanax vinosum* (Apiaceae) in a vegetation mosaic of Brazilian Cerrado. *Braz J Biol*. **66**: 671-80.
- Wilf, P.**, C. Lavandería, K. R. Jonson, P. D. Coley, A. D. Cutter. 2001. Insect herbivory, plants defense and early Cenozoico climate change. *Pinas*. **98**: 6221-6.
- Wilson, D. E.**, F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran, M. S. Foster. 1996. Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for mammals. Washington, DC: Smithsonian Institution. 409 pp.