

## HORMIGAS, AVES Y ROEDORES COMO DEPREDADORES DE SEMILLAS EN UN ECOSISTEMA SEMIÁRIDO ANDINO DE VENEZUELA

### ANTS, BIRDS AND RODENTS AS PREDATORS OF SEEDS IN A VENEZUELAN ANDEAN SEMIARID ECOSYSTEM

*Jimena Ibáñez y Pascual J. Soriano<sup>1</sup>*

*Laboratorio de Ecología Animal, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias,  
Universidad de Los Andes, Mérida-Venezuela. <sup>1</sup>E-mail: pascual@ula.ve*

#### RESUMEN

Este trabajo pretende identificar los potenciales depredadores de semillas y evaluar su posible impacto, en el enclave semiárido de Lagunillas, estado Mérida-Venezuela. Comparamos la remoción de dos especies de semillas (*Stenocereus griseus* y *Sesamum indicum*) por parte de hormigas, aves y roedores, entre dos subunidades de vegetación (Espinar y Cardonal). También evaluamos la remoción por estos taxa entre el día y la noche, además de determinar las especies de hormigas implicadas. En cada subunidad establecimos estaciones de consumo en las que colocamos cápsulas de Petri con dispositivos de exclusión para hormigas y vertebrados (roedores o aves). Determinamos la remoción por diferencia entre el peso inicial y final. Analizamos estadísticamente los valores obtenidos como frecuencias de remoción total, parcial o ninguna. Realizamos los análisis según los parámetros taxa, subunidad, tipo de semilla, período diurno y nocturno. Ninguno de los taxa mostró preferencia de consumo entre *S. griseus* y *S. indicum*. No encontramos diferencias de consumo entre las subunidades de vegetación, con excepción de las aves, quienes removieron más semillas en el Cardonal que en el Espinar. Las hormigas mostraron mayor frecuencia de consumo que los vertebrados, mientras que entre estos no hubo diferencias. El consumo diurno de semillas por las hormigas fue mayor que el nocturno y las especies de hormigas fueron las mismas en ambos periodos.

**Palabras clave:** Andes, granivoría, hormigas, aves, roedores, *Stenocereus griseus*, cactaceae, *Sesamum indicum*, zonas áridas, Venezuela

#### ABSTRACT

This study pretend to identify the potential seed predators and evaluate their eventual impact in the semiarid pocket of Lagunillas, Mérida State, Venezuela. We compared the seed removal of two plant species (*Stenocereus griseus* and *Sesamum indicum*) by ants, birds and rodents, between two vegetation subunits (Espinar and Cardonal). We also compared the seed removal between day and night, identifying the ant species involved in the granivory activity. Seed removal was studied by placing feeding stations in each vegetation subunit. Petri dishes were placed at each station, one being accessible only for vertebrates (bird or rodents), and the other only for ants. At dawn and dusk we filled each Petri dish with 10 g of seeds, and the removal was determined by difference between initial and final weight. Statistically we analyze the results as frequencies of total removal, partial and none removal, and we compared them between seed species, taxa, day and night, and vegetation subunit. The taxa studied showed no seed preferences for *S. griseus* or *S. indicum*. Ants and rodents did not shown differences in consumption between the subunits; however, seed removed by birds in Cardonal was higher than in Espinar. Ants showed more consumption frequency than vertebrates, and they remove more seeds in daylight than at night. The ant species were the same in these two periods.

**Key words:** Andes, granivory, ants, birds, rodents, *Stenocereus griseus*, cactaceae, *Sesamum indicum*, arid zones, Venezuela

## INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre granivoría en zonas áridas y semiáridas, han sido realizados en latitudes extra-tropicales y han señalado una importante depredación de semillas después de haber ocurrido su dispersión. En ellos las hormigas, aves y roedores se disputan el papel como principales consumidores (Janzen 1971, Brown *et al.* 1975, 1979, Davidson 1977b, Davidson *et al.* 1980, 1985). Para los desiertos de Norteamérica (Sonora) e Israel (dunas de Mishor Rotem) los roedores constituyen el grupo más importante; sin embargo, en Australia (parte oriental de la zona árida) y zonas subtropicales de Suramérica (Desierto del Monte, Argentina) y Suráfrica (Karoo) las hormigas son las que desempeñan este papel protagónico (Mares y Rosensweig 1978, Abramsky 1983, Morton 1985, Kerley 1991). En general, la acción depredadora de los principales granívoros puede llegar a alterar la cantidad de semillas en el suelo e influenciar la densidad y la composición de especies de plantas (Reichman 1979, Inouye *et al.* 1980, Davidson *et al.* 1985).

Entre los factores que operan en el consumo de semillas, se encuentra: el requerimiento energético de cada depredador (Parmenter *et al.* 1984), la localización de las semillas a nivel de macrohábitat y microhábitat (Myser y Pickett 1993), especies disponibles y su densidad, así como la competencia entre las especies depredadoras (Willson y Whelan 1990). Particularmente, son pocos los trabajos en zonas áridas que han considerado el consumo según macro o microhábitats.

En la mayoría de los estudios previos sobre remoción de semillas por parte de hormigas, aves y roedores en zonas áridas, se emplearon semillas exóticas en lugar de las nativas (Mares y Rosensweig 1978, Abramsky 1983, Morton 1985, Kerley 1991). Otros estudios señalan que la preferencia por semillas está relacionada con características del recurso, tales como su densidad, distribución y disponibilidad espacio-temporal; así como por los caracteres propios de la semilla, como tamaño, morfología y composición nutricional (Reichman y Oberstein 1977, Mittelbach y Gross 1984, Rissing 1988, Díaz 1994). Estas investigaciones indican que bajo condiciones naturales, todas las especies granívoras aceptan una amplia gama de semillas, pero la elección está fuertemente correlacionada, tanto por su disponibilidad para el momento del consumo, como por su tamaño. Para las hormigas granívoras de

ecosistemas áridos se ha señalado una proporcionalidad entre el tamaño de las obreras y las semillas que consumen (Davidson 1977a y b); mientras que para las aves, la correlación se encuentra entre el tamaño del pico y el de la semilla (Díaz 1994). Por su parte, los roedores muestran resultados contradictorios (Brown y Lieberman 1973, Lemen 1978).

Tanto en latitudes templadas como tropicales se ha registrado una gran riqueza en especies de hormigas, las cuales incluyen semillas en su dieta. Las especies granívoras estudiadas pertenecen a las subfamilias Ponerinae, Formicinae y Myrmicinae. Esta última contiene el mayor número de especies granívoras (Hölldobler y Wilson 1990, Jaffé 1993).

En contraste con la actividad estrictamente nocturna de los roedores y diurna de las aves, los patrones temporales de actividad que exhiben las hormigas pueden variar. Cada especie presenta un horario propio de actividad, el cual puede cambiar en respuesta a parámetros físicos y bióticos. Son diversos los factores que condicionan estos cambios, entre los que figuran: el clima, la disponibilidad del recurso, capacidad de almacenar el alimento, interacciones con las colonias vecinas, edad de la colonia y la temperatura del suelo (Bernstein 1979, Rytí y Case 1984, Crist y MacMahon 1991).

En los Andes venezolanos existe un enclave semiárido (enclave de Lagunillas), donde las mimosáceas espinosas y cactáceas columnares son las especies dominantes del paisaje (Sarmiento *et al.* 1971, Ataroff y Sarmiento 2003). La predominancia de una de estas formas vegetales sobre la otra en ciertos sectores del enclave han permitido distinguir dos sub-unidades de vegetación contrastantes, el Espinar y el Cardonal (Rico *et al.* 1996, Soriano y Ruiz 2003). En la primera unidad, la mayor cobertura generada por los arbustos espinosos, de los géneros *Prosopis* y *Acacia*, conforma un dosel bastante denso. En cambio, en la segunda sub-unidad, el dosel es considerablemente más abierto, pues al disminuir la cobertura de los arbustos espinosos, aumenta la importancia relativa de las cactáceas columnares, *Stenocereus griseus*, *Pilosocereus tillianus* y *Cereus repandus*.

*Stenocereus griseus* es uno de los cactus columnares de mayor importancia, tanto por su densidad como productividad de frutos (Rico 1996, Sosa y Soriano 1996). Hasta el presente existen pocos datos referentes a la dinámica de sus semillas,

y en general a la de todas las cactáceas de este ecosistema, pues aunque se han realizado estudios relacionados con su modo de dispersión (Sosa y Soriano 1996, Naranjo *et al.* 1996, Ramoni-Perazzi 1996, Naranjo *et al.* 2003) se carece de información en cuanto a los patrones de dispersión, condiciones óptimas para la germinación, y más aún, la probabilidad de sobrevivencia de sus semillas ante posibles depredadores. En relación a la riqueza y abundancia de mamíferos granívoros en este enclave, la escasa información disponible sugiere que los roedores no son elementos diversos ni frecuentes en este ambiente (Péfaur y Pérez 1995, Soriano *et al.* 1998, 1999). De igual manera, es muy poca la información disponible sobre las aves granívoras, la cual se limita a listados relativamente completos (Rengifo 1997, Ramoni *et al.* 2001).

Dado que los aspectos relacionados con la depredación de semillas en ecosistemas áridos tropicales han sido poco estudiados en el Neotrópico, en el presente trabajo pretendemos abordar el estudio de la depredación de semillas por parte de hormigas, aves y roedores en el enclave semiárido de Lagunillas de los Andes venezolanos. Específicamente queremos dilucidar las hipótesis siguientes: PRIMERA: dado el hábito generalista señalado para las hormigas, aves y roedores granívoros; junto con el papel que juega el tamaño de las semillas en la selectividad, postulamos que no existirán preferencias de consumo entre las semillas de *Stenocereus griseus* (nativas) y las de una especie exótica de tamaño equivalente. SEGUNDA: de acuerdo con la información que disponemos para regiones áridas de Suramérica, postulamos que entre aves, roedores y hormigas, estas últimas serán el principal depredador tanto de las semillas nativas como exóticas. TERCERA: debido a la desigualdad en cobertura vegetal que presenta el Espinar y el Cardonal, postulamos que estas dos sub-unidades mostrarán diferencias en la intensidad de consumo de semillas, tanto de exóticas como de nativas,. CUARTA: de acuerdo con la información sobre variaciones temporales en la actividad de remoción señaladas para las hormigas, esperamos que las hormigas granívoras de la zona muestren diferentes patrones de consumo entre el día y la noche.

## AREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la localidad denominada Caparú, la cual se encuentra en el

enclave semiárido de Lagunillas, ocupando la cuenca media del río Chama en el estado Mérida, Venezuela (8°29'16''N y 71°20'10''W) a 820 m de elevación.

La vegetación del área, corresponde a un arbustal espinoso (Sarmiento *et al.* 1971, Ataroff y Sarmiento 2003). En ella se distinguen tres estratos: uno arbóreo, en el cual destacan leguminosas espinosas tales como *Acacia macracantha* y *Prosopis juliflora*, así como las cactáceas columnares *Pilosocereus tillianus*, *Cereus repandus* y *Stenocereus griseus*. Un estrato arbustivo, en el que predominan los géneros *Cordia*, *Croton*, *Jatropha* y *Opuntia*. Finalmente, un estrato herbáceo, donde destacan los géneros *Boerhavia*, *Digitaria*, *Evolvulus*, *Lantana*, *Sporobollus* y *Talium* (Sarmiento *et al.* 1971). Basándose en la predominancia de las formas arbustivas sobre las columnares o viceversa, Rico *et al.* (1996) distinguen una serie de subunidades, las cuales pueden ser sintetizadas en dos: el Espinar y el Cardonal *sensu* Soriano y Ruiz (2003). En el Espinar, los arbustos generan un dosel considerablemente cerrado; mientras que en el Cardonal, el dosel es bastante abierto.

El clima en esta unidad ecológica se caracteriza por un déficit hídrico durante casi todo el año a excepción de los lapsos Abril-Mayo y Septiembre-Octubre, en los cuales ocurren las mayores precipitaciones, de acuerdo a un patrón bimodal, cuya precipitación media anual varía entre los 450 y 550 mm. El régimen de temperatura es isotérmico con una media mensual alrededor de los 22°C (Soriano *et al.* 1991). Los suelos del enclave son de textura franco-arcillosa, con horizontes poco diferenciados y una pedregosidad que varía entre el 1 al 15 % (Ferrer 1991).

## METODOLOGÍA

### Semillas empleadas

En las experiencias de campo empleamos semillas de la cactácea columnar *Stenocereus griseus* (cardón de dato, especie nativa) y semillas *Sesamum indicum* (ajonjolí, especie exótica). Obtuvimos las semillas nativas a partir de frutos maduros de *S. griseus* colectados, dentro del mismo enclave, entre las poblaciones de Lagunillas y San Juan de Lagunillas. Extrajimos el mucílago que recubre las semillas, lavándolas con suficiente agua corriente y posteriormente, secándolas sobre papel

absorbente a temperatura ambiente ( $22 \pm 2^\circ\text{C}$ ). Como exóticas elegimos semillas de *S. indicum* porque presentan un tamaño semejante al de las nativas y son fácilmente adquiridas en el comercio local. Ambas especies de semillas presentaron forma ovoidal; las exóticas de color amarillo claro pesaron en promedio  $1,5 \pm 0,1$  mg y midieron alrededor de  $2,60 \times 1,75$  mm; las nativas de color negro, pesaron  $1,0 \pm 0,1$  mg y midieron  $2,35 \times 1,40$  mm.

### Experiencias de remoción

Con el objeto de comparar la remoción entre los tres taxa, el tipo de semilla, las dos sub-unidades de vegetación y, en el caso de las hormigas, la remoción entre el lapso diurno y nocturno, seguimos la metodología empleada en el campo por Mares y Rosenzweig (1978). Tanto en el Espinar como en el Cardonal establecimos dos grupos de 4 transectas cada uno, con el objeto de disminuir el efecto de las “conductas aprendidas” por los animales, principalmente los vertebrados. Así, alternamos el uso de cada grupo luego de transcurrir 24 horas continuas (un lapso diurno y otro nocturno). Igualmente, en cada grupo permutamos el tipo de semilla cada vez que lo empleábamos. Cada transecta estaba compuesta por 10 estaciones, para un total de 40 estaciones de consumo por grupo. La separación entre las estaciones y las transectas fue de 15 m.

En cada estación colocamos tres dispositivos de exclusión: uno accesible a las hormigas, otro a las aves (durante el día) y los roedores (durante la noche) y un tercero que excluyó a estos organismos. Los dispositivos para hormigas consistieron en cajas de Petri plásticas cubiertas con malla metálica de 6 mm de poro. Estas cajas se enterraron al ras del suelo y colocamos “puentes” de cartón para facilitar la salida de las hormigas de la caja. Los dispositivos destinados para aves o roedores también fueron cajas de Petri plásticas, elevadas 3 cm del suelo, mediante un clavo metálico de 7 cm de largo adherido a la base. Adicionalmente, aplicamos debajo de cada caja un repelente comercial exclusivo para hormigas (Lebaycid de Bayer). En el tercer dispositivo, recubrimos cada caja de Petri con malla plástica de 1 mm de poro y las colocamos sobre el suelo con Lebaycid a su alrededor. Este tipo de dispositivo fue un elemento de control de la ganancia o pérdida de peso experimentada por las semillas a causa de la absorción de humedad durante las noches, o pérdida está por la radiación solar durante el día.

Para la determinación de la remoción establecimos dos lapsos de medición, uno diurno (entre 0600 y 1830 h) y otro nocturno (entre las 1900 y 0600 h). Iniciamos cada lapso colocando 10 g de semillas en cada dispositivo. Al término del lapso, recolectamos el remanente de semillas en bolsas plásticas previamente rotuladas con la información de la estación, el tipo de dispositivo y el lapso. Seguidamente, repusimos la misma cantidad para el siguiente lapso. La remoción se determinó por diferencia de peso entre la cantidad inicial y la final. En todos los casos empleamos una balanza analítica Sartorius con apreciación 0.0001 g. Las experiencias de remoción las realizamos en días no lluviosos del entorno a la Luna Nueva desde Abril a Julio de 1999. A causa de las precipitaciones durante los días de muestreo, tuvimos que omitir de los cálculos los datos correspondientes al mes de Marzo.

### Cuantificación e identificación de hormigas granívoras

Para detectar las hormigas involucradas en la remoción de semillas y sus horas de actividad, empleamos las mismas transectas usadas en las experiencias de remoción. En cada estación colocamos una caja de Petri con semillas exóticas y las inspeccionamos cada 2 h, reponiendo las removidas. En cada inspección y durante un minuto recolectamos por medio de un succionador todas las hormigas que salieron con semillas de la caja y las traspasamos inmediatamente a viales previamente identificados conteniendo alcohol al 70%. Realizamos este procedimiento tanto en el Espinar como en el Cardonal durante dos períodos diurnos y nocturnos. Posteriormente, las hormigas recolectadas en cada vial fueron separadas morfológicamente y contadas bajo un microscopio estereoscópico. Realizamos la identificación taxonómica de los morfos en el Departamento de Biología de Organismos de la Universidad Simón Bolívar, bajo la supervisión de Klaus Jaffé.

### Tratamiento de los datos

#### Datos de remoción

Cuantificamos la cantidad de semillas removidas en cada caja de Petri, como la diferencia de peso entre la cantidad de semillas al inicio y al final del lapso. Al valor obtenido le efectuamos un ajuste correspondiente a la pérdida o ganancia de peso según el control. De esta

manera, al peso de las semillas ofrecidas en el lapso diurno, le sumamos la diferencia resultante entre el peso final e inicial del control. Análogamente, a las semillas ofrecidas en el lapso nocturno, le restamos esta diferencia.

Agrupamos los datos de remoción de acuerdo a tres clases de frecuencias: remoción total (cajas Petri sin semillas), remoción parcial (cajas con cantidad de semillas menor a la colocada) y ninguna remoción (cajas con el total de semillas colocadas). Comparamos los datos de remoción entre las unidades de vegetación, el período diurno y nocturno (sólo con las hormigas), los taxa y los tipos de semillas, mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov ( $D_{max}$ ) de dos colas (Siegel 1956). Además aplicamos una prueba de ANOVA de una cola para comparar los gramos consumidos por los taxa que no mostraron diferencias entre sus frecuencias de remoción, así como la remoción entre los meses. Previamente a la prueba, normalizamos los gramos consumidos (calculados en porcentajes) usando la transformación del arcoseno (Zar 1984).

#### Datos de hormigas granívoras

Para el conteo de las hormigas seguimos la escala empleada por Andersen y Spain (1996) con la finalidad de evitar las distorsiones causadas por pocos registros con un gran número de hormigas. Dicha escala fue la siguiente: 1= 1 hormiga, 2= 2-5 hormigas, 3= 6-10 hormigas, 4= 11-20 hormigas, 5= 21-50 hormigas y 6 = más de 50 hormigas. De la misma manera, esta escala nos permitió determinar la abundancia relativa (AR).

Para cada una de las cuatro transectas calculamos la abundancia total relativa (ATR) de cada especie, sumando los valores AR obtenidos de todas las cajas por transecta (10 cajas de Petri) para cada momento de inspección (cada 2 h). De la misma manera, calculamos el número de captura (NC) para cada especie por transecta, sumando las veces que se encontró la especie en las cajas Petri al momento de la inspección. Durante dos lapsos de 24 h realizamos 12 inspecciones por lapso en cada transecta y promediamos los datos de cada lapso.

## RESULTADOS

### I. REMOCIÓN DE SEMILLAS

En las cajas de Petri con semillas de *Stenocereus griseus* y *Sesamum indicum* ( $n = 110$

en cada caso) durante el día, las hormigas removieron totalmente el contenido del 47,3% de las cajas de Petri con semillas nativas y el 54,5% con exóticas (Tabla 1); mientras que realizaron remoción parcial en el 21,8% y 20,9%, respectivamente. Durante la noche, las remociones totales y parciales fueron menores sobre ambos tipos de semillas (Tabla 1). Por su parte, las aves y roedores sólo realizaron remoción parcial o ninguna (Tabla 1). Las hormigas no mostraron preferencia por ninguna de las especies de semillas ofrecidas tanto en el lapso diurno como en el nocturno (Prueba de Kolmogorov-Smirnov; Tabla 2). Igualmente, las aves y roedores tampoco mostraron preferencias ante las semillas de *S. griseus* y *S. indicum* (Prueba de Kolmogorov-Smirnov; Tabla 2). Por lo tanto, en los análisis posteriores hemos agrupado los datos de remoción sobre ambos tipos de semillas, con la finalidad de aumentar su resolución estadística.

Las hormigas realizaron remoción total en un gran número de cajas de Petri, tanto de día como de noche (50,9% y 27,3%, respectivamente; Tabla 1), por lo que su impacto sobre las semillas fue 14 veces mayor que el de las aves y 40 veces más que el de los roedores, mostrando diferencias altamente significativas (Tabla 2). Por su parte, aves y roedores mostraron altos porcentajes de cajas sin remoción (85,5% y 95,5%, respectivamente, Tabla 1). Sin embargo, entre estos dos grupos de vertebrados, las aves consumieron hasta tres veces más semillas que los roedores durante los meses de estudio, acusando diferencias significativas en el ANOVA ( $F = 10,16$ ;  $\alpha = 0,05$ ). Proporcionalmente, ningún grupo mostró diferencias significativas en los valores de remoción entre los meses de experimentación (Tabla 3). Con relación a las subunidades espinar y cardonal, sólo las aves mostraron diferencias significativas respecto a los valores de frecuencia de consumo (Tabla 2). Así, las aves removieron aproximadamente cuatro veces más semillas en el Cardonal que en el Espinar.

### II. ESPECIES DE HORMIGAS GRANÍVORAS Y SUS RITMOS DE ACTIVIDAD

Entre las hormigas involucradas en la remoción de semillas, reconocimos diferentes morfos asignables a cinco especies repartidas en cuatro géneros: *Ectatomma* sp. (Figura 1a) perteneciente a la subfamilia Ponerinae, *Pheidole* sp.1 (Figura 1b), *Pheidole* sp.2, *Solenopsis* sp.

**Tabla 1.** Remoción (%) de semillas de *Stenocereus griseus* y *Sesamum indicum* por parte de hormigas, aves y roedores.

	Remoción	Hormigas (día)	Hormigas (noche)	Aves	Roedores
<b>TIPO DE SEMILLA</b>					
<i>Stenocereus griseus</i> (nativa)	Total	47,3	24,5	0,0	0,0
	Parcial	21,8	15,5	13,6	5,5
	Ninguna	30,9	60,0	86,4	94,5
<i>Sesamum indicum</i> (exótica)	Total	54,5	30,0	0,0	0,0
	Parcial	20,9	10,0	15,5	3,6
	Ninguna	24,5	60,0	84,5	96,4
<b>REMOCIÓN TOTAL</b>					
nativas + exóticas	Total	50,9	27,3	0,0	0,0
	Parcial	21,4	12,7	14,5	4,5
	Ninguna	27,7	60,0	85,5	95,5

**Tabla 2.** Valores de la desviación máxima (Dmax) obtenidos en la comparación entre las frecuencias de remoción de semillas bajo diferentes factores

Factor	Comparación	Dmax	Significancia
Tipo de semilla	hormigas (día)	0,08	NS
	hormigas (noche)	0,09	NS
	aves	0,01	NS
	roedores	0,01	NS
Taxa	hormigas (día) vs aves	0,55	P < 0,05 **
	hormigas (noche) vs Roedores	0,35	P < 0,05 **
	Ave vs Roedor	0,10	NS **
Subunidad de vegetación	Hormiga (día)	0,06	NS
	Hormiga (noche)	0,07	NS
	Ave	0,19	P < 0,05 *
	Roedor	0,01	NS
Período	hormigas día vs hormigas noche	0,30	P < 0,05 **

Dtab= 0,18;  $\alpha=0,05$ ; N= 110 \*\* Dtab= 0,13;  $\alpha=0,05$ ; N= 220 NS= no significativo

DEPREDADORES DE SEMILLAS EN UN ECOSISTEMA SEMIÁRIDO

**Tabla 3.** Remoción total de semillas (%) por hormigas, aves y roedores durante los meses de estudio y en las subunidades de vegetación.

	Hormigas (día)	Hormigas (noche)	Aves	Roedores
<b>MESES</b>				
Abril	57,1	36,9	2,2	0,6
Junio	53,8	33,2	3,7	1,4
Julio	58,3	34,3	4,5	1,9
ANOVA (F)	2,75	0,11	1,33	0,96
<b>SUB-UNIDAD DE VEGETACIÓN</b>				
Espinar	69	5	38	4
Cardonal	68	24	41	5

F<sub>tab</sub> = 3,49; α = 0,05

(Figura 1c) y *Acromyrmex* sp. (Figura 1d), incluidos en la subfamilia Myrmicinae (Tabla 4). Las dificultades inherentes a la taxonomía de este grupo de organismos sólo nos permitió la identificación hasta nivel de género.

De acuerdo a su abundancia (número relativo de individuos y de capturas), *Solenopsis* sp. y *Pheidole* sp.1. fueron las especies dominantes en el consumo de semillas, dando cuenta del 90% de las semillas removidas (Tabla 4). Análogamente, *Acromyrmex* sp. puede considerarse como la tercera especie más abundante, mientras que *Ectatomma* sp. y *Pheidole* sp.2 mostraron abundancias considerablemente menores, lo cual se refleja en muy bajos valores de AR y NC (Tabla 4).

Todas las especies presentaron un patrón de remoción similar, donde la actividad se concentra principalmente durante las horas de luz, mostrando un drástico descenso nocturno (Figura 2). Las especies más importantes, *Pheidole* sp.1, *Solenopsis* sp. y *Ectatomma* sp. mostraron un ritmo de actividad sincrónico, que describe un patrón bimodal, con picos en los intervalos 0700-1100 y 1500-1900 h (Figura 2).

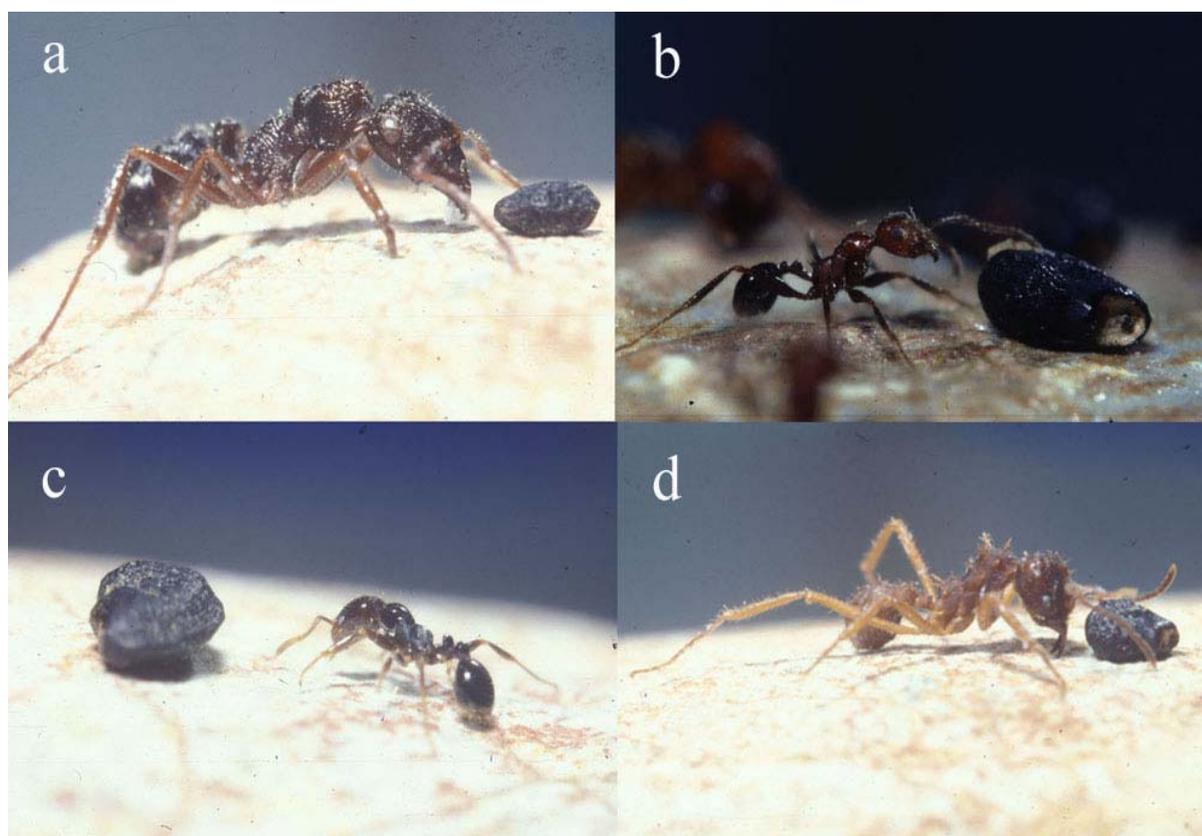
Aunque durante las experiencias de remoción por hormigas representadas en la Figura 3, observamos notables fluctuaciones entre los valores de remoción, tanto diurna (45,0-74,9%) como nocturna (22,0-41,6%), puede apreciarse que los primeros casi duplican a los segundos.

## DISCUSIÓN

### i. Remoción de semillas

La similitud en los resultados obtenidos entre las semillas nativas y exóticas puede deberse a la poca diferencia de tamaño y peso que muestran, tal como se ha evidenciado en estudios con semillas de otras especies (Reichman y Oberstein 1977, Lemen 1978, Frey y Rosenzweig 1980). Igualmente es posible sugerir que la respuesta de los granívoros ante el recurso ofrecido está relacionada con los hábitos oportunistas referidos para roedores, aves y hormigas, quienes se caracterizan por consumir el recurso que se encuentra en mayor cantidad (Andersen 1990, Rotenberry 1980, Parmenter y MacMahon 1983). Sin embargo, nuestros resultados con aves y roedores contrastan con otros que señalan preferencias de consumo por parte de estos vertebrados (Goebel y Berry 1976, Hay y Fuller 1981, Glück 1985). En relación a las hormigas, algunos estudios han indicado que seleccionan las semillas; mientras que otros señalan ausencia de selección (Mittelbach y Gross 1984, Kelrick *et al.* 1986, Kaspari 1993).

Las hormigas resultaron ser los consumidores más importantes de la localidad de estudio, mientras que las aves y los roedores se manifestaron como organismos que participan marginalmente en la depredación de semillas. Nuestros resultados concuerdan con la información referida para los

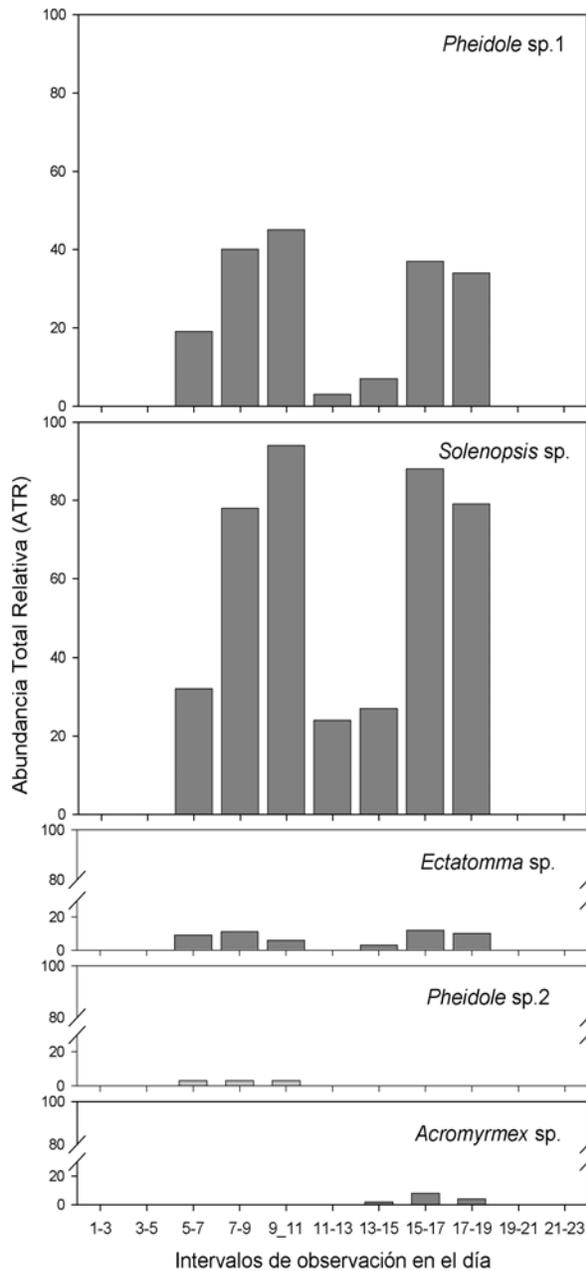


**Figura 1.** Principales especies de las hormigas involucradas en la remoción de semillas de *Stenocereus griseus* y *Sesamun indicum*: a) *Ectatomma* sp., b) *Pheidole* sp.1, c) *Solenopsis* sp., d) *Acromyrmex* sp. En cada imagen se aprecia una semilla de *Stenocereus griseus* de aprox. 1 mm de longitud.

**Tabla 4.** Abundancia total relativa (ATR) y número de capturas (NC) de las especies de hormigas granívoras recolectadas en las diferentes transectas

Subfamilia	Especie	ATR (NC)				Total
		Transectas				
		A	B	C	D	
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp. 1	42 (13)	63 (18)	37 (10)	39 (11)	181 (52)
	<i>Pheidole</i> sp. 2	3 (1)	0	6 (2)	0	9 (3)
	<i>Solenopsis</i> sp.	107 (28)	92 (22)	102 (26)	119 (32)	420 (108)
	<i>Acromyrmex</i> sp.	9 (6)	8 (5)	11 (7)	14 (9)	42 (27)
Ponerinae	<i>Ectatomma</i> sp.	0	0	11 (5)	3 (2)	14 (7)

## DEPREDADORES DE SEMILLAS EN UN ECOSISTEMA SEMIÁRIDO



**Figura 2.** Actividad de remoción de diferentes especies de hormigas granívoras a diferentes horas del día (el número en cada barra indica frecuencia de captura, NC)

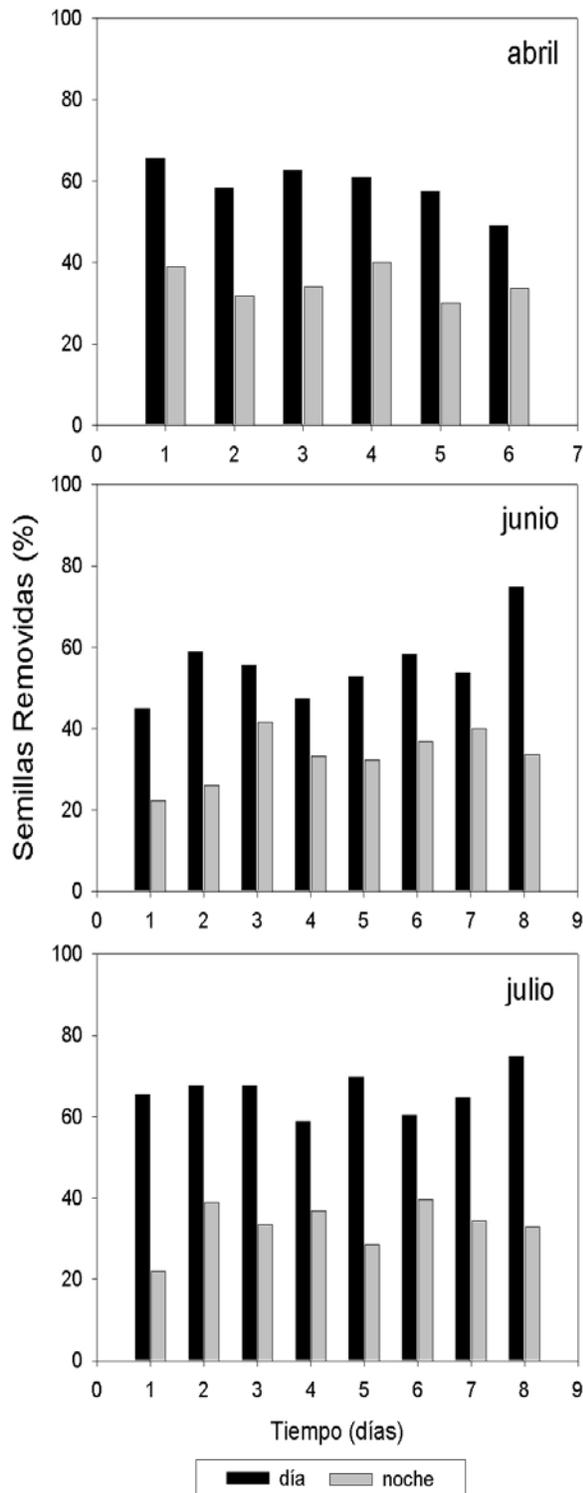
desiertos en Argentina y zonas áridas en Australia, donde el consumo diario por las hormigas varía entre el 10-70% por día (Mares y Rosenzweig 1978, Morton 1985, Lopez de Casenave *et al.* 1998). Para el área de estudio, la remoción diaria por hormigas fluctuó entre el 42-52%, valores que se

asemejan mucho a los registrados en ciertas localidades áridas de Australia, donde un consumo de semillas, que osciló entre 30-45% fue considerado como el más alto (Andersen 1982). No obstante, la comparación de las tasas de remoción entre zonas áridas de sitios geográficamente distintos, debe realizarse con precaución, pues no poseen iguales o equivalentes composiciones de especies granívoras (Kelt 1996, Andersen 1997).

Por otra parte, nuestros resultados sobre remoción por roedores difieren de los referidos para desiertos de Norte América e Israel, en los cuales la remoción diaria se encuentra entre el 70-100% (Mares y Rosenzweig 1978, Abramsky 1983). Este hecho plantea un fuerte contraste entre las actividades registradas para roedores y hormigas en nuestra área de estudio y localidades extra tropicales (Davidson *et al.* 1984, Brown y Davidson 1986, Galindo 1986).

La dominancia de las hormigas sobre los vertebrados puede fundamentarse por la muy baja riqueza y densidad de roedores referidas para la unidad ecológica donde se encuentra el área de estudio (Péfaur y Pérez 1995, Soriano *et al.* 1998); además, no hay ninguna especie de roedor que muestre adaptaciones especiales para este tipo de ambiente; por el contrario, especies referidas tales como *Oligoryzomys fulvescens*, *Rhipidomys couesi* y *Thomasomys laniger* parecen provenir de ambientes aledaños más húmedos (Soriano *et al.* 1998). Con relación a las aves, carecemos de información concreta sobre sus abundancias, pero algunas columbiformes y galliformes que están presentes en la unidad, tales como *Columbina passerina*, *C. talpacoti*, *Leptotila verreauxi*, *Zenaida auriculata* y *Colinus cristatus* (Ramoni *et al.* 2001), son potenciales depredadores de semillas.

Igualmente, la ausencia de remoción total mostrada por los vertebrados en comparación con la mostrada por las hormigas, puede explicarse por diferencias en sus estrategias de búsqueda y consumo del alimento. En general, las aves y los roedores granívoros buscan las semillas individualmente y las transportan en sus mejillas (roedores) o buche (aves), por lo que la cantidad removida dependerá de la capacidad de almacenamiento en dichos órganos. Por el contrario, muchas especies de hormigas granívoras buscan el alimento y lo transportan al nido de manera grupal, almacenándolo en cámaras destinadas para



**Figura 3.** Remoción de semillas por hormigas durante el día y la noche.

tal fin (Hölldobler y Willson 1990). Por lo tanto, la cantidad de semillas removidas dependerá, por un lado, del número de hormigas participantes en la actividad, y por otro, del número de cámaras disponibles. Considerando estas diferencias, en nuestra área de estudio las hormigas pudieron remover el total de semillas ofrecidas, mientras que los roedores y aves no.

La gran tasa de consumo por las hormigas en los meses de estudio, sugiere que en el enclave de Lagunillas, estos invertebrados pueden ejercer un significativo impacto sobre la densidad de semillas en el suelo a lo largo de todo el año. Cabe destacar que la remoción de semillas por hormigas sólo se consideró como un comportamiento de depredación; no obstante, éstas también pueden actuar como agentes dispersores, pues se ha señalado que algunas especies contribuyen con la dispersión de varias plantas desérticas al depositar semillas viables fuera del nido (Rissing 1986). Esos “errores” tales como el abandono de la semilla durante el transporte al nido, al parecer también pueden favorecer la dispersión, compensando en un mínimo el impacto por depredación (Hölldobler y Wilson 1990).

La desigual intensidad de remoción mostrada por las aves entre el Cardonal y el Espinar (Tabla 3) refuerza nuestra hipótesis sobre las diferencias en la cobertura vegetal de los doseles; así, los espacios descubiertos más frecuentes en el Cardonal, favorecen la detección visual de las semillas; además de permitir un fácil “aterrizaje y despegue” de la fuente de alimento. Algunos autores consideran que el tiempo de exposición de las semillas en un plazo relativamente corto no es lo apropiado para examinar efectivamente la granivoría por parte de las aves, principalmente porque algunas especies emplean, como estrategia de consumo, un determinado período de tiempo de “tanteo” antes de explotar una nueva fuente densa de alimento (Mares y Rosenzweig 1978, Morton 1985, Kerley 1991).

Por el contrario, los roedores parecen no estar afectados por la cobertura característica en cada unidad, tal vez porque los posibles microhábitats en ambas unidades les confieren una facilidad semejante en el desplazamiento, además de sitios seguros ante eventuales depredadores. Con respecto a las hormigas, existe poca evidencia para las zonas áridas que sugiera que están especializadas en buscar alimento en un microhábitat particular. Las investigaciones

consideran más bien, que sus territorios de búsqueda de alimento están condicionados, principalmente por la interacción competitiva con colonias vecinas que comparten el mismo recurso, así como la distribución del mismo y la temperatura superficial del suelo (Davidson 1977b, Hölldobler y Lumsden 1980, Sudd y Franks 1987, Crist y MacMahon 1991).

## ii. Especies de hormigas granívoras y sus ritmos de actividad

Con relación a las especies involucradas en la remoción de semillas cabe mencionar que de acuerdo a nuestros resultados, *Pheidole* sp.1 mostró una marcada actividad de remoción de semillas (Tabla 4), lo cual concuerda con la información referida para el género *Pheidole*, que considera a la mayoría de sus integrantes como especies granívoras (Hölldobler y Willson 1990, Jaffé 1993). Por su parte, *Solenopsis* ha sido referido principalmente como un género compuesto por hormigas omnívoras oportunistas y colectoras ocasionales de semillas. En nuestro caso, la especie de *Solenopsis* exhibió el primer lugar de importancia en la remoción de semillas (Tabla 4). Los elevados valores de remoción (ATR, Tabla 4) de *Solenopsis* sp. respecto a *Pheidole* sp.1, permiten inferir un mejor mecanismo de reclutamiento de obreras por parte de *Solenopsis* sp. (K. Jaffé com. pers.). Aunque las especies de *Acromyrmex* y *Ectatomma* son conocidas, las primeras como defoliadoras y las segundas como cazadoras de larvas y huevos de artrópodos, así como de pequeños insectos (Hölldobler y Willson 1990, Jaffé 1993), consideramos que en nuestro estudio, ambas especies mostraron una actividad de remoción nada despreciable. Por lo tanto, es relevante destacar el posible impacto que las hormigas están desempeñando en este sistema xerofítico en cuanto a la supervivencia de semillas de las cactáceas columnares.

Con relación al patrón temporal de actividad, al parecer las hormigas tienen preferencia para realizar actividades fuera del nido en horas particulares del día. Muchos estudios han señalado que estos patrones están condicionados en gran medida por la temperatura del suelo (Kay y Whitford 1975, Bernstein 1979, Rissing 1988, Kugler 1984, Crist y MacMahon 1991); por ejemplo, las hormigas granívoras de las zonas templadas muestran una actividad predominantemente diurna durante las estaciones frías mientras que durante

los meses más calientes, realizan sus actividades durante las horas crepusculares (Davidson 1977b, Díaz 1998, Gordon 1991). Por lo tanto, el patrón de actividad marcadamente diurno mostrado por las cinco especies registradas, pudiera tener una explicación como respuesta al factor temperatura del suelo; no obstante, esta especulación queda por ser demostrada.

En las hormigas podemos reconocer dos importantes mecanismos que les permiten eludir el principio de exclusión competitiva: i) diferencias de tamaño entre las obreras de las especies involucradas y ii) el comportamiento de la colonia durante la búsqueda de alimento; es decir, si presentan estrategias individuales o en grupo (Davidson 1977a, Hölldobler y Willson 1990). Además, se ha sugerido otro posible mecanismo mediante el cual algunas especies granívoras, con obreras del mismo tamaño e igual estrategia en la recolección de alimento, coexisten debido a diferencias temporales o estacionales que presentan sus actividades (Davidson 1977a, Gross *et al.* 1991). Al comparar las dos especies dominantes, *Pheidole* sp.1 y *Solenopsis* sp., observamos que sus obreras no parecen diferir significativamente en tamaño. Así mismo, ambas presentan estrategias grupales en la búsqueda y transporte del alimento y sus actividades se realizan durante los mismos períodos de tiempo. Por lo tanto, cabe pensar en interacciones competitivas entre estas dos especies. De hecho, durante el trabajo de campo presenciamos en varias oportunidades encuentros agresivos (combates) entre *Pheidole* sp.1 y *Solenopsis* sp., lo cual podría interpretarse como manifestación de competencia.

En la literatura se refiere a las especies del género *Ectatomma* sp., como hormigas cazadoras solitarias, donde cada obrera busca el recurso en una porción determinada del territorio total de la colonia (Hölldobler y Willson 1990). Si la especie de *Ectatomma* presente en Caparú comparte este mismo rasgo genérico, entonces podríamos explicar los bajos valores de NC y ATR encontrados para ella, pues no se trataría de una especie estrictamente granívora.

Muchas investigaciones han tratado de encontrar explicaciones a las variaciones temporales de actividad, diarias y estacionales que presentan la mayoría de las especies granívoras (Bernstein 1979, Davidson 1977b, Kugler 1984, Crist y MacMahon 1991). Al parecer, son diversos los factores bióticos y abióticos que interaccionan

sobre la dinámica de remoción, tanto a nivel de colonia como de especie (Gordon 1986). Así, este mismo autor ha encontrado que según las necesidades de la colonia, el comportamiento de un grupo de hormigas encargadas de una actividad, tal como el mantenimiento del nido, afecta el comportamiento de otros grupos laborales de la colonia, como la búsqueda y transporte de alimento. Las condiciones climáticas y disponibilidad del recurso son variables que también influyen sobre la actividad de las hormigas granívoras. Por lo tanto, basándonos en la metodología aplicada, solamente se puede inferir que los cambios en los patrones de consumo, tanto de día como de noche, son impredecibles e independientes uno del otro. Gordon (1986) señala: “es un error pensar que las actividades diarias son un programa rígido... estas pueden cambiar entre días e incluso horas...”. Sin embargo claro está, que en base a la gran diferencia encontrada entre la remoción diurna y la nocturna para todos los meses de estudio, podemos considerar dicha desigualdad como un patrón estándar, que debería mantenerse durante el año.

## CONCLUSIONES

Ninguno de los grupos taxonómicos estudiados (aves, roedores y hormigas) del bolsón semiárido de Lagunillas mostró preferencias de consumo entre las semillas del cactus nativo *Stenocereus griseus* y las exóticas de *Sesamum indicum* (ajonjolí).

Con base en la biomasa de semillas removida y frecuencia de remoción, las hormigas *Solenopsis* sp. y *Pheidole* sp.1, se perfilan como los granívoros más importantes del enclave. Esto significa que su actividad depredadora, como factor de interferencia en el proceso dispersión-germinación, puede tener un gran impacto sobre el banco de semillas en el suelo. No obstante debe realizarse experimentos de acuerdo con la disponibilidad real de las semillas en el suelo (sombra de semillas).

Las hormigas realizan su actividad de remoción de semillas fundamentalmente durante el día, la cual se inicia en las horas cercanas al amanecer y declina al final del atardecer. Durante este lapso, la remoción se efectúa siguiendo un patrón bimodal, cuyos picos de actividad están separados por una baja actividad durante las horas del mediodía.

De los grupos estudiados, las aves fue el único

que mostró diferencias de consumo entre las sub-unidades Espinar y Cardonal, lo cual parece indicar que estos animales emplean con mayor frecuencia zonas con doseles abiertos para las actividades de búsqueda y consumo de semillas en lugar de áreas donde los doseles son más cerrados.

## AGRADECIMIENTOS

Quisiéramos manifestar nuestro agradecimiento a las siguientes personas: Henry Marquina, Robert Márquez y Zahylis Zambrano por su asistencia en el trabajo de campo, a Samuel Segnini por su asesoría en el tratamiento estadístico y a Daniel Larrea por la realización de las Figuras 2 y 3.

## LITERATURA CITADA

- ABRAMSKY, Z. 1983. Experiments on seed predation by rodents and ants in the Israeli desert. *Oecologia* 57:328-332.
- ANDERSEN, A. 1982. Seed removal by ants in the mallee of northwestern Victoria. Pp. 31-43, in Buckley, R. C. (eds.): *Ant-plant interactions in Australia*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague
- ANDERSEN, A. 1990. Parallels between ants and plants: implications for community ecology. Pp. 539-558, in Vander Meer R., Jaffé K. y A. Cedeño (eds.): *Applied Myrmecology A World Perspective*.
- ANDERSEN, A. y A. SPAIN. 1996. The ant fauna of the Bowen basin, in the semi-arid tropics of central Queensland (Hymenoptera: Formicidae). *Australian Journal of Entomology* 35:213-221
- ANDERSEN, A. 1997. Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography* 24:433-460.
- ATAROFF, M. y L. SARMIENTO. 2003. Diversidad de los Andes de Venezuela. I Mapa de Unidades Ecológicas del Estado Mérida. CD-ROM, Ediciones del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- BERNSTEIN, R. 1979. Schedules of foraging activity in species of ants. *Journal of Animal Ecology* 48: 921-930.
- BROWN, J. y G. LIEBERMAN. 1973. Resource utilization and coexistence of seed eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54: 788-797.
- BROWN, J., J. GROVER y D. DAVIDSON. 1975. A preliminary study of seed predation in desert and montane habitats. *Ecology* 56:987-992.
- BROWN, J., O. REICHMAN y D. DAVIDSON. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 201-227.
- BROWN, J. y D. DAVIDSON. 1986. Reply to Galindo. *Ecology* 67: 1423-1425.

## DEPREDADORES DE SEMILLAS EN UN ECOSISTEMA SEMIÁRIDO

- CRIST, T. y J. MACMAHON. 1991. Foraging patterns of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae) in a shrub-steppe ecosystem: the roles of temperature, trunk trails and seed resources. *Environmental Entomology* 20(1): 265-275.
- DAVIDSON, D. 1977a. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58: 711-724.
- DAVIDSON, D. 1977b. Foraging ecology and community organization in desert seed eating ants. *Ecology* 58:725-737.
- DAVIDSON, D., J. BROWN y R. INOUE. 1980. Competition and the structure of granivore communities. *BioScience* 30: 233-238.
- DAVIDSON, D., R. INOUE y H. BROWN. 1984. Granivory in a desert ecosystem: experimental evidence for indirect facilitation of ants by rodents. *Ecology* 65: 1780-1786.
- DAVIDSON, D., R. INOUE y D. SAMSON. 1985. Granivory in the Chihuahuan dessert: interactions within and between trophic levels. *Ecology* 66: 486-502.
- DÍAZ, M. 1994. Variability in seed size selection by granivorous passerines: effects of bird size, bird size variability and ecological plasticity. *Oecologia* 99: 1-6.
- FREY, R. y M. ROSENZWEIG. 1980. Clump size selection; a field test with two species of *Dipodomys*. *Oecologia* 47: 323-327.
- GALINDO C. 1986. Do desert rodent populations increase when ants are removed?. *Ecology* 67: 1422-1423.
- GLÜCK E. 1985. Seed preference and energy intake of Goldfinches *Carduelis carduelis* in the breeding season. *Ibis* 127: 421-429.
- GOEBEL C. y G. BERRY. 1976. Selectivity of range grass seeds by local birds. *J Range Manage.* 29:393-395.
- GORDON D. 1986. The dynamics of the daily round of the harvester ant colony (*Pogonomyrmex barbatus*). *Animal Behavior* 34: 1402-1419.
- GORDON D. 1991. Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants. *The American Naturalist* 138: 380-411.
- GROSS C., M. WHALEN y M. ANDREW. 1991. Seed selection and removal by ants in a tropical savanna woodland in northern Australia. *Journal of Tropical Ecology* 7: 99-112.
- HAY M. y P. FULLER. 1981. Seed scape form heteromyid rodents: the importance of microhabitat and seed preference. *Ecology* 62: 1395-1399.
- HÖLLDOBLER B. y E. LUMSDEN. 1980. Territorial strategies in ants. *Science* 210: 732-39.
- HÖLLDOBLER B. y E. WILLSON. 1990. *The ants*. Belknap Press of Harvard. University Press Cambridge, Massachusetts.
- INOUE R., G. BYERS y J. BROWN. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology* 61: 1344-1351.
- JAFFÉ, K. 1993. *El mundo de las hormigas*. EQUINOCCIO Ediciones de la Universidad Simón Bolívar. Venezuela.
- JANZEN, D. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:465-492.
- KASPARI, M. 1993. Removal of seeds from Neotropical frugivore droppings. *Oecologia* 95: 81-88.
- KAY, C. y W. WHITFORD. 1975. Influences of temperature and humidity on oxygen consumption of five Chihuahuan desert ants. *Comp. Biochem. Physiol.* , 52A: 281-286.
- KELRICK, M., J. MACMAHON, R. PARMENTER y D. SISSON. 1986. Native seed preferences in shrubsteppe rodents, birds and ants: the relationship of seed attributes and seed use. *Oecologia* 68:327-337.
- KERLE, Y. G. 1991. Seed removal by rodents, birds and ants in the semi-arid Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments* 20:63-69.
- KELT, D., J. BROWN, E. HESKE, P. MARQUET, S. MORTON, J. REID, K. ROGOVIN y G. SHENBROT. 1996. Community structure of desert small mammals: comparisons across four continents. *Ecology* 77:746-761.
- KUGLER, C. 1984. Ecology of the ant *Pogonomyrmex mayri*: foraging and competition. *Biotropica* 16: 227-234.
- LEMEN, C. 1978. Seed size selection in heteromyids: a second look. *Oecologia* 35: 13-19.
- LOPEZ DE CASENAVE, J., V. CUETO y L. MARONE. Granivory in the Monte desert. Argentina: is it less intense than in other arid zones of the world?. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7:197-204.
- MARES, M. y M. ROSENZWEIG. 1978. Granivory in North and South American deserts: rodents, birds and ants. *Ecology* 59(2): 235-241.
- MITTELBAACH, G. y K. GROSS. Experimental studies of seed predation in old fields. *Oecologia* 65:7-13.
- MORTON, S. 1985. Granivory in arid regions: comparison of Australia with North and South America. *Ecology* 66:1859-1866.
- MYSTER, R. y S. PICKETT. 1993. Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *Oikos* 66:381-388.
- NARANJO, M., C. RENGIFO y P. SORIANO. 2003. Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae). *Journal of Tropical Ecology* 19:19-25.
- NARANJO, M., P. SORIANO, C. RENJIFO, M. FIGUERA M. RONDON y R. RUIZ. 1996. Aves consumidoras de frutos de las cactáceas columnares *Stenocereus griseus* y *Subpilocereus repandus* en el enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, 47(1):XLVI Convención Anual de AsoVAC, Barquisimeto, Venezuela.
- PARMENTER, R. y J. MACMAHON. 1983. Factors determining the abundance and distribution of rodents in a shrub-steppe ecosystem: the role of shrubs. *Oecologia* 59: 145-156.

- PARMENTER R., J. MACMAHON y S. VAN DER WALL. 1984. The measurement of granivory by desert rodents, bird and ants: a comparison of energetics approach and a seed dish technique. *Journal of Arid Environments* 7:75-92.
- PÉFAUR J. y R. PÉREZ. 1995. Zoogeografía y variación espacial y temporal de algunos vertebrados epigeos de la zona xerófila de la cuenca media del río Chama, Mérida, Venezuela. *Ecotropicos* 8:15-38.
- RAMONI-PERAZZI P. 1996. Digestión de frutos de *Stenocereus griseus* (Cactaceae: Cereae): Comparación de aves y mamíferos. Trabajo Especial de Grado. Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias, Mérida, Venezuela.
- RAMONI-PERAZZI P. 2001. Las aves del enclave semiárido de Lagunillas, Cordillera de Mérida, Venezuela. *Acta Biológica Venezolánica* 21:1-10.
- REICHMAN O. 1979. Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60: 1085-1092.
- REICHMAN O y D. OBERSTIEN. 1977. Selection of seed distribution types by *Dipodomys merriami* and *Perognathus amplus*. *Ecology* 58: 636-643.
- RENGIFO C. 1997. Efecto de las aves en la germinación de las cactáceas columnares *Stenocereus griseus* y *Subpilocereus repandus*. Trabajo especial de grado. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Mérida, Venezuela.
- RICO R., RODRIGUEZ P., PÉREZ R. y A. VALERO. 1996. Mapa y análisis de la vegetación xerófila de las lagunas de Caparú, cuenca media del río Chama, Estado Mérida. *Plantula* 1:83-94.
- RISSING, S. 1986. Indirect effects of granivory by harvester ants: plant species composition and reproductive increase near ant nest. *Oecología* (Berlin) 68: 231-234.
- RISSING, S. 1988. Group foraging dynamics of the desert seed-harvester ant *Veromessor pergandei* (Mayr), Pp 347-353, in J. Trager and E. Brill (eds.): *Advances in Myrmecology*, Westview Press, San Francisco.
- RYTI R. y T. CASE. 1984. Spatial patterns and diets overlap between colonies of three desert ant species. *Oecologia* 62:401-404.
- ROTBERRY, J. 1980. Dietary relationships among shrubsteppe passerine birds: competition or opportunism in a variable environment? *Ecological Monographs* 50: 93-110.
- SARMIENTO, G., M. MONASTERIO, A. AZÓCAR, E. CASTELLANO y J. SILVA. 1971. *Vegetación Natural. Estudio integral de la cuenca de los ríos Chama y Capazón. Subproyecto No. 3.* Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida.
- SIEGEL, S. 1956. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences.* MacGraw Hill Book Company, INC. New York.
- SORIANO, P., M. SOSA y O. ROSSELL. 1991. Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes Venezolanos. *Revista de Biología Tropical* 39: 263-268.
- SORIANO, P., A. DÍAZ DE PASCUAL, J. OCHOA y M. GUILERA. 1998. Biogeographic analysis of the mammal communities in the Venezuelan Andes. *Interciencia* 24:17-25.
- SORIANO, P., A., DÍAZ DE PASCUAL J. OCHOA y M. AGUILERA. 1999. Las comunidades de roedores de los Andes de Venezuela. Pp. 197-213 in: Halffter, G. (ed.) *Biodiversidad en Iberoamérica, Vol. III.* Centro de Ecología UNAM, Fondo de Cultura Económica, México.
- SORIANO, P.J. y A. RUIZ. 2003. Arbustales Xerofíticos. Pp. 696-715 in: Aguilera, M., A. Azócar y E. González-Giménez (eds). *Biodiversidad en Venezuela, Vol. II.* Fundación Polar, Fonacit. Caracas.
- SOSA M. y P. SORIANO. 1996. Resource availability diet and reproduction in *Glossophaga longirostris* in an arid zone of Venezuelan Andes. *Journal of Tropical Ecology* 12:805-818.
- SUDD, J. y N. FRANKS. 1987. *The behavioral ecology of ants.* Blackie Chapman and Hall, New York.
- WILLSON, M. y J. WHELAN. 1990. Variation in escape from predation of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season, and species. *Oikos* 57:191-198.
- ZAR, J. 1984. *Biostatistical analysis.* Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

---

Recibido 08 de octubre de 2004; revisado 29 de abril de 2005; aceptado 16 de junio de 2005.