

AVES CONSUMIDORAS DE FRUTOS DE CACTÁCEAS COLUMNARES DEL ENCLAVE SEMIÁRIDO DE LAGUNILLAS, MÉRIDA, VENEZUELA

AVIAN CONSUMERS OF COLUMNAR CACTI FRUITS IN THE SEMIARID ENCLAVE OF LAGUNILLAS, MERIDA, VENEZUELA

Pascual J. Soriano, María Elena Naranjo, Carlos Rengifo, Mariana Figuera, María Rondón y R. Leonardo Ruiz.

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela. E-mail: pascual@ciens.ula.ve

RESUMEN

En el presente trabajo listamos las aves consumidoras de frutos de las cactáceas columnares *Stenocereus griseus* y *Subpilocereus repandus*, en el enclave semiárido de Lagunillas, Estado Mérida, Venezuela. Debido a las diferencias morfológicas y cromáticas de los frutos, esperamos encontrar diferencias entre las listas de aves consumidoras. Para estimar el consumo real de semillas proponemos el cálculo de índices de consumo específico (*ICe*) y gremial (*ICg*), basados en los tiempos de visita y el número de semillas consumidas por unidad de tiempo, estandarizándolos con el esfuerzo de observación. Encontramos 19 especies de aves asociadas a estas cactáceas. *S. griseus* muestra una lista más amplia que *S. repandus*. La lista de aves asociadas a *S. repandus* presenta la mayor similitud taxonómica con la del morfo blanco de *S. griseus*, pese a que muestran la menor similitud en la forma de utilizar el recurso. Las listas asociadas a *S. repandus* y al morfo rojo de *S. griseus* son las más disímiles, tanto en la composición de especies como en la forma de uso del recurso. Los dispersores prefieren los frutos de color rojo y ejercen un mayor impacto sobre los frutos que los depredadores. *Melanerpes rubricapillus* es el dispersor potencial más importante para ambas especies de cactáceas. *Mimus gilvus*, *Turdus nudigenis* y *Thraupis episcopus* son también parte importante de la comunidad de dispersores de *S. griseus* y *Tachyphonus rufus* en el caso de los frutos de *S. repandus*. Como principales depredadores se cuentan a *Saltator albicollis* en frutos de ambas cactáceas y a *Carduelis psaltria*, *Tiaris bicolor* y *Leptotila verreauxi* en frutos de *S. griseus*.

Palabras clave: Andes, aves, cactáceas columnares, depredación de semillas, dispersión de semillas, frugivoría, Venezuela, zonas áridas.

ABSTRACT

Herein we list the bird species which eat the fruits of the columnar cacti *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus*, in the semiarid enclave of Lagunillas, Mérida state, Venezuela. Due to morphologic and chromatic differences between these fruits, we expected that different bird species would consume them. In order to estimate the actual seed removal rates by birds, we calculated consumption indexes by species (*ICe*) and by guilds (*ICg*), based on visitation time and seed number consumed by unit of time, standardized by sampling effort. We found 19 bird species associated with these Cactaceae. *S. griseus* had a richer assemblage of consumers than *S. repandus*. Bird species associated with *S. repandus* and the white morph of *S. griseus* exhibited the greatest taxonomic similarity, despite to show the greatest differences in the way of resource use. On the other hand, bird consumers of *S. repandus* and the red morph of *S. griseus* had the lowest taxonomic similarities, as well as in the way of resource use. Seed dispersers preferred red colored fruits and had greater consumption rates than seed predators. *Melanerpes rubricapillus* is the main potential avian seed disperser for both cacti. *Mimus gilvus*, *Turdus nudigenis* and *Thraupis episcopus* are a significant part of the seed disperser guild associated to *S. griseus*, and *Tachyphonus rufus* to *S. repandus* seeds. The main seed predators are *Carduelis psaltria*, *Tiaris bicolor* and *Leptotila verreauxi* on *S. griseus*, and *Saltator albicollis* on both cacti.

Key words: Andes, arid zones, birds, columnar cacti, frugivory, seed dispersal, seed predation, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

El estudio de las interacciones aves-cactus columnares en zonas áridas y semiáridas neotropicales comenzó con los trabajos de Bosque (1984), Ruiz *et al.* (2000), Silva (1988), Silvius (1995) y Wendelken y Martin (1988), en los cuales se refieren listados de especies consumidoras de frutos de diferentes cactáceas, como *Stenocereus griseus*, *S. eichlamii*, *Cereus peruvianus* y *Pilosocereus maxonii*. Estos listados incluyen entre 12 y 17 especies de aves distribuidas en 19 familias que consumen los frutos de esas cactáceas columnares. También se intentó cuantificar el consumo de frutos por las diferentes especies de aves, tomando en consideración el tiempo de permanencia sobre los mismos, a lo que Silvius (1995) añadió el número de picotazos que las aves realizan. Sin embargo, la cantidad de fruta que consume cada especie de ave por unidad de tiempo no es la misma, por lo cual estos enfoques no estiman adecuadamente el consumo real que cada especie realiza.

En el enclave semiárido de Lagunillas en Los Andes de Venezuela, *Stenocereus griseus* y *Subpilocereus repandus*, son las dos especies de cactáceas columnares más importantes en cuanto a densidad y producción anual de frutos, mostrando sus picos de fructificación desfasados en el año, lo cual garantiza a los frugívoros la presencia permanente del recurso alimentario y, reduce para las plantas, la competencia por polinizadores y dispersores (Sosa y Soriano 1996). Estudios previos han demostrado que el néctar y el polen de las flores, así como los frutos de estas plantas son consumidos por los murciélagos glossophaginos *Glossophaga longirostris* y *Leptonycteris curasoae*, quienes también dispersan sus semillas (Soriano *et al.* 1991, Sosa y Soriano 1993, 1996).

Los frutos de estas cactáceas muestran un conjunto de rasgos morfológicos que pueden interpretarse como adaptaciones que favorecen la ornitocoria y/o la quiropterocoria. Los frutos de *S. griseus* son de color rojo intenso al madurar (tanto la pulpa como el pericarpio), fenofase en la cual pierde sus areolas. En Lagunillas, esta especie también presenta un morfo blanco, que tiene el mismo aspecto en cuanto a forma y tamaño, pero difiere en el color, al presentar la pulpa blanca y el pericarpio verde. *S. repandus* produce frutos sin espinas, con pulpa blanca, que conservan el color verde del pericarpio al madurar (Soriano *et al.* 1991). En ambas especies de cactáceas, los frutos

se ubican hacia los extremos terminales de los brazos incrementando la accesibilidad a frugívoros voladores (Soriano *et al.* 1991).

Algunos autores afirman que la variación en el color de los frutos de las plantas, puede ser el resultado evolutivo de: i) las preferencias cromáticas por parte de las aves y/o ii) una estrategia que permite a las plantas aumentar la detección de sus frutos o advertir acerca de su estado de madurez, así como protegerlos de dispersores poco eficientes (Willson *et al.* 1990, Willson y Whelan 1990, Puckey *et al.* 1996). Presumiendo que los frutos de ambas cactáceas muestran semejantes composiciones nutricionales, y tomando en cuenta que las aves poseen visión a color, postulamos que estos animales serían mayormente atraídos por el morfo rojo de *S. griseus* que por su morfo blanco y los frutos de *S. repandus* (pericarpio verde y pulpa blanca), pues éstos últimos resultarían crípticos o menos atractivos para ellos.

De ser cierta esta hipótesis, podríamos predecir que: i) el conjunto de aves asociado al morfo rojo de *S. griseus* debe ser más rico en especies que el asociado al morfo blanco de *S. griseus* y a *S. repandus*. ii) las aves deben retirar mayor cantidad de semillas del morfo rojo de *S. griseus* que del morfo blanco. Esta última comparación es posible puesto que ambos morfos fructifican en el mismo período y no hay variación en la comunidad de aves.

Para verificar las predicciones anteriores nos planteamos los siguientes objetivos: i) establecer la lista de las especies de aves asociadas a los frutos de *S. repandus*, así como a los morfos rojo y blanco de *S. griseus*, ii) proponer una metodología que permita estimar el consumo real que cada especie de ave realiza en la comunidad, expresado en número de semillas removidas, con el objeto de iii) cuantificar la intensidad de uso que cada una de las especies y categorías funcionales presentes en la comunidad (e.g. dispersores, depredadores, consumidores de pulpa) ejerce sobre los frutos de estas cactáceas.

ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo fue realizado en la localidad denominada Laguna de Caparú, ubicada en el enclave semiárido de Lagunillas, a 3 km al SE de San Juan de Lagunillas, en la cuenca media del río Chama, Estado Mérida, Venezuela (8°29' N y 71°20' W), a una elevación de 820 m. La precipitación media anual alcanza valores entre 400 y 550 mm que siguen un patrón tetraestacional, con

máximos en los meses de mayo y septiembre. Las medias mensuales de temperatura oscilan alrededor de 25,5°C (Soriano *et al.* 1991). La vegetación ha sido definida por Sarmiento *et al.* (1971) como un arbustal espinoso y descrita por Rico *et al.* (1996). En esta formación dominan las mimosáceas *Prosopis juliflora* y *Acacia macracantha* en el estrato superior y las cactáceas columnares *Stenocereus griseus*, *Subpilocereus repandus* y *Pilosocereus tillianus* como emergentes del dosel, sobrepasando dicho estrato entre 0,5 y 1 m. El estrato arbustivo alcanza 2 m de altura y cuenta con géneros como *Cordia*, *Croton*, *Cnidoscylus* y *Opuntia*. Por último, el estrato herbáceo es estacional, con una cobertura entre el 30 y el 40%, y presenta como componentes principales los géneros *Lantana*, *Digitaria*, *Sida*, *Evolvulus*, *Sporobolus* y *Talinum*. En algunos lugares pueden observarse formas de cactáceas globulares de los géneros *Melocactus* y *Mammillaria*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de campo

Ubicamos los puntos de observación en el área de trabajo considerando el mayor número posible de frutos maduros de las cactáceas en cuestión que pudieran ser observados sin perturbar a los animales. Dividimos los períodos de trabajo en mañanas (0700 a 1200) y tardes (1400 a 1830) de días alternos, con el objeto de cubrir el lapso completo de actividad de las aves, evitando a su vez distorsiones en los datos producto de la fatiga de los observadores. La evaluación de las visitas por aves a los frutos fue realizada en cada período por cuatro observadores, empleando binoculares 8 x 40 y cronometrando el consumo de fruta por cada animal. En la nomenclatura de las aves hemos seguido la empleada por Lentino (1997).

Durante el pico de fructificación de *S. repandus* en los meses de mayo y junio de 1995, efectuamos ocho períodos de trabajo, observando un promedio de 12 frutos maduros en cada uno. En *S. griseus* realizamos las observaciones durante el mes de diciembre de 1995, empleando 5 períodos de trabajo, con un promedio de 25 frutos maduros evaluados por período. En esta última especie discriminamos los datos provenientes de los morfos rojo y blanco. Los esfuerzos totales de observación fueron de 380,17 horas-fruto para *S. repandus* y de 470,50 horas-fruto para *S. griseus*, repartidas en 283,45 horas-fruto para el morfo rojo y 187,05 para el morfo blanco, valores en los cuales la

pendiente de las curvas de número acumulado de especies vs esfuerzo, se mantuvo en cero, al menos por dos períodos consecutivos de observación.

Tratamiento de los datos:

Con el fin de comparar los conjuntos de aves involucradas en el consumo de cada especie y de cada morfo de cactácea, empleamos los índices de similaridad de Sørensen cualitativo y cuantitativo, (C_s y C_N , respectivamente, Magurran 1988). Para el cálculo de C_N , usamos el Índice de consumo específico (IC_e) cuya expresión se muestra más adelante.

Para asignar a cada especie de ave su papel funcional en el sistema seguimos las categorías que Silvius (1995) propuso, a partir de observaciones de laboratorio; complementariamente, efectuamos observaciones semejantes para aquellas especies no evaluadas por esta autora. Así, de acuerdo a la presencia, ausencia e integridad de las semillas de las cactáceas en las heces, cada especie fue asignada a una de las siguientes categorías: i) dispersores, aquellas especies que defecan las semillas intactas; ii) depredadores, especies que destruyen o digieren las semillas y iii) comedores de pulpa, especies que sólo hacen uso de la pulpa de los frutos y no ingieren sus semillas.

Los valores de intensidad de consumo empleados en trabajos anteriores están basados en los tiempos de visita efectuados por cada especie de ave. Sin embargo, la medida del consumo real debe reflejar la cantidad de pulpa ingerida y las semillas que ésta contiene. Dado que la cantidad de pulpa con semillas que ingieren las diferentes aves por unidad de tiempo no es la misma, calculamos el número de semillas removidas y medimos el tiempo de consumo empleado por cada especie. En condiciones de laboratorio, ofrecimos a las aves frutos previamente pesados de cada especie de cactácea, registrando el tiempo de cada evento de consumo, para obtener el valor promedio de gramos de pulpa consumida por minuto. En estos experimentos empleamos entre 1 y 4 individuos por especie de ave y realizamos 20 réplicas por ejemplar. Utilizamos los valores de contenido de semillas por gramo de pulpa referidos por Rengifo (1997), quien estableció que ambos morfos de *S. griseus* contienen 37 ± 3 semillas g^{-1} de pulpa, mientras que *S. repandus* contiene 68 ± 3 semillas g^{-1} de pulpa.

Para cada especie de ave, cuantificamos el número de semillas ingeridas en un minuto, para lo cual ofrecimos porciones de pulpa de

peso conocido y medimos el tiempo empleado en una ingesta continua. Seguidamente pesamos el remanente para obtener, por diferencia de peso la cantidad ingerida en ese tiempo. Los resultados de cada experiencia fueron promediados y estandarizados a gramos consumidos por minuto y finalmente, a semillas ingeridas por minuto (Apéndice 1).

Usando los tiempos de consumo de cada especie de ave y el número de visitas registradas en el campo, calculamos el tiempo promedio de consumo por visita. Con estos promedios y el número de semillas que cada especie de ave ingiere en un minuto, calculamos los índices de consumo a nivel específico y gremial, que proponemos a continuación.

El índice de consumo específico (ICe) cuantifica la intensidad de uso que cada especie de ave ejerce sobre un fruto en una hora. Permite comparar la remoción de semillas que cada especie de ave efectúa en la comunidad. Su expresión es la siguiente:

$$ICe = \frac{NS_i T_i}{E}$$

Donde: NS_i = número de semillas ingeridas por la especie i en un minuto, T_i = tiempo de consumo empleado por la especie i (tiempo de visita promedio x número de visitas), expresado en minutos, E = esfuerzo total de observación expresado en horas-fruto. La división entre el esfuerzo total, permite las comparaciones entre especies diferentes de plantas independientemente del número de frutos y del tiempo de observación empleados.

El índice de consumo gremial (ICg) cuantifica la intensidad de uso que una categoría funcional ejerce sobre un fruto en una hora. Es una medida de la importancia que un gremio particular tiene en el transporte o depredación de semillas de una especie. Se expresa de la siguiente forma:

$$ICg = \sum_{i=1}^g \frac{NS_i T_i}{E}$$

Donde: g = número de especies que pertenecen a una categoría funcional. Su empleo permite la comparación de la remoción de semillas entre los diferentes gremios asociados tanto a una especie, como entre diferentes especies de plantas. Para evaluar la significación de los ICe y de los ICg aplicamos una prueba t de Student de dos colas con un $\alpha = 0,001$ (Daniel 1987).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Composición y estructura

Registramos 19 especies de aves que utilizan los frutos de *S. griseus* y *S. repandus* como recurso alimentario (Tabla 1). En comparación con las listas disponibles de aves asociadas a cactáceas columnares en otras cinco localidades áridas neotropicales (Bosque 1984, Ruiz *et al.* 2000, Silva 1988, Silvius 1995, Wendelken y Martin 1988), Caparú exhibe una comunidad de riqueza equivalente (Tabla 1). Todas ellas muestran estructuras taxonómicas similares, que con excepción de Serra do Japi (Brasil) comparten un Picidae, un Mimidae, un Columbidae, un Psittasidae, un Parulidae, un Tyrannidae y al menos dos Emberizidae. Esta puede ser la composición básica que caracteriza las localidades cuyas condiciones ecológicas son más extremas, como puede ser el caso de Macanao, que no cuenta con ambientes húmedos o méxicos aledaños, de los cuales pueden provenir las especies de Thraupinae (Emberizidae), que por ser mayormente frugívoras, probablemente deben contar con un suministro más constante y diversificado de frutos carnosos. Por otra parte, la variación anual en la abundancia de las aves de ambientes áridos y semiáridos, producto de movimientos locales (Poulin *et al.* 1993), puede también introducir diferencias en la composición de especies visitantes durante un pico de fructificación particular.

En Caparú, cada una de las especies y morfos de las cactáceas consideradas está vinculado a un conjunto particular de aves (Tabla 2), donde el número de especies asociadas a *S. griseus* es mayor que el de *S. repandus*. Así, *S. repandus* incluye 17 especies, de las cuales 8 son dispersoras, 8 depredadoras y 1 consumidora de pulpa. En cuanto a *S. repandus*, son 10 las especies de aves que consumen sus frutos: 4 dispersoras, 4 depredadoras y 2 consumidoras de pulpa.

Los valores arrojados por el índice cualitativo de similitud de Sørensen, C_s , reflejan el grado de similitud en la composición taxonómica entre cada listado, por cuanto está basado en la proporción de especies que consumen ambas cactáceas en relación al total de las aves que consumen frutos de cactáceas. Por otra parte, el índice cuantitativo de similitud de Sørensen, C_N , indica la similitud con que cada conjunto de especies hace uso del recurso, puesto que emplea en su cálculo valores numéricos del impacto ejercido (ICe). Con base en esta interpretación de los índices, podemos decir

Tabla 1. Comunidades de aves consumidoras de cactáceas columnares en enclaves semiáridos de Centro y Suramérica: Lagunillas (este trabajo), Macanao (Silvius 1995), Paraguaná (Bosque 1984), La Tatacoa (Ruiz *et al.* 2000), Guatemala (Wendelken y Martin 1988) y Serra do Japi (Silva 1988).

FAMILIA	ESPECIE	LOCALIDADES Y CACTÁCEAS ESTUDIADAS					
		Lagunillas <i>S. griseus</i> y <i>S. repandus</i>	Macanao <i>S. griseus</i>	Paraguaná <i>S. griseus</i>	La Tatacoa <i>S. griseus</i>	Guatemala <i>Stenocereus</i> <i>eichlamii</i> y <i>Pilosocereus</i> <i>maxonii</i>	Serra do Japi <i>Cereus</i> <i>peruvianus</i>
Phasianidae	<i>Colinus cristatus</i>	X	X	X			
Columbidae	<i>Columba corensis</i>		X				
	<i>Leptotila verreauxi</i>	X		X			
	<i>Zenaida asiatica</i>					X	
Psittacidae	<i>Amazona barbadensis</i>		X				
	<i>Aratinga pertinax</i>		X	X			
	<i>Aratinga canicularis</i>					X	
	<i>Forpus conspicillatus</i>				X		
	<i>Forpus passerinus</i>	X					
Cuculidae	<i>Crotophaga</i> sp.		X				
Trochilidae	<i>Leucippus fallax</i>		X	X			
	<i>Amazilia rutila</i>					X	
	<i>Helimaster constantis</i>					X	
Momotidae	<i>Phaethornis hispidus</i>	X					
Picidae	<i>Momotus mexicanus</i>					X	
	<i>Melanerpes rubricapillus</i>	X	X	X	X		
	<i>Melanerpes albifrons</i>					X	
	<i>Colaptes campestris</i>						X
Dendrocolaptidae	<i>Xiphorhynchus picus</i>		X				
Tyrannidae	<i>Elaenia</i> sp.		X				
	<i>Pitangus sulphuratus</i>	X				X	
	<i>Myiodynastes maculatus</i>						X
	<i>Tyrannus melancholicus</i>	X					X
	<i>Pyrocephalus rubinus</i>				X		
Turdidae	<i>Turdus rufiventris</i>						X
	<i>Turdus nudigenis</i>	X					
Troglodytidae	<i>Campylorhynchus rufinucha</i>					X	
	<i>Campylorhynchus griseus</i>				X		
Mimidae	<i>Mimus gilvus</i>	X	X	X	X	X	
	<i>Mimus saturninus</i>						X
Emberizidae	<i>Cardinalis phoeniceus</i>		X	X			
	<i>Coryphospingus cucullatus</i>						X
	<i>Passerina versicolor</i>					X	
	<i>Saltator albicollis</i>	X					
	<i>Saltator coerulescens</i>			X			
	<i>Sicalis flaveola</i>	X					
	<i>Sicalis</i> sp.				X		
	<i>Tiaris bicolor</i>	X	X				
	<i>Aimophila ruficauda</i>					X	
	<i>Zonotrichia capensis</i>	X					X
	<i>Sicalis flaveola</i>	X					
	<i>Sicalis</i> sp.				X		
	<i>Dacnis cayana</i>						X
	<i>Euphonia chlorotica</i>						X
	<i>Euphonia laniirostris</i>	X					
	<i>Habia rubica</i>						X
	<i>Piranga rubra</i>	X					
	<i>Ramphocelus dimidiatus</i>				X		
	<i>Tachyphonus coronatus</i>						X
	<i>Tachyphonus rufus</i>	X					
	<i>Tangara cayana</i>						X
	<i>Thlypopsis sordida</i>						X
	<i>Thraupis episcopus</i>	X			X		
<i>Thraupis palmarum</i>				X			
<i>Thraupis sayaca</i>						X	

AVES FRUGÍFORAS Y CACTÁCEAS COLUMNARES

Tabla 1. Continuación

ESPECIE	LOCALIDADES Y CACTÁCEAS ESTUDIADAS					
	Lagunillas <i>S. griseus</i> y <i>S. repandus</i>	Macanao <i>S. griseus</i>	Paraguaná <i>S. griseus</i>	La Tatacoa <i>S. griseus</i>	Guatemala <i>Stenocereus eichlamii</i> y <i>Pilosocereus maxonii</i>	Serra do Japi <i>Cereus peruvianus</i>
<i>Icterus icterus</i>		X	X			
<i>Icterus nigrogularis</i>		X	X			
<i>Icterus pustulatus</i>					X	
<i>Icterus gularis</i>					X	
<i>Dives dives</i>					X	
<i>Quiscalus mexicanus</i>					X	
<i>Coereba flaveola</i>	X	X	X		X	
<i>Carduelis psaltria</i>	X					

que el conjunto de especies asociado con *S. repandus* muestra la mayor similaridad con el asociado al morfo blanco de *S. griseus* (*Cs* en la Tabla 4); mientras que exhiben el menor parecido en cuanto al consumo del recurso (*Cs* en la Tabla 4).

Lo anterior apoyaría la hipótesis de selección de color por las aves, puesto que la mayor parte de las especies que consumen frutos de *S. repandus* (de pulpa blanca), también consumen los del morfo blanco de *S. griseus*. Luego, la diferencia en la intensidad de uso de los frutos podría atribuirse a que los períodos de fructificación de estas dos cactáceas están separados en el tiempo, con lo cual la composición de la dieta de las aves podría variar en virtud de la oferta de recursos.

Esta interpretación se ve reforzada por los bajos valores del índice cuantitativo *C_N* entre los dos morfos de *S. griseus*, que revelan diferentes maneras de uso, ya que la comunidad de aves frugívoras es exactamente la misma, al ser simultánea la fructificación de los morfos. Por esta razón, las diferencias no pueden atribuirse a la variación en la oferta de recursos y pueden explicarse más bien por selección de color. Por último, las comunidades de aves asociadas a *S. repandus* y al morfo rojo de *S. griseus* son las menos parecidas en cuanto a composición taxonómica y a la intensidad de uso del recurso. En este caso se comparan cactáceas que, por un lado, fructifican en períodos diferentes y, por otro, producen frutos de diferente color.

Índices de consumo

La información que aportamos ubica a *M. rubricapillus* como la especie de la comunidad que

moviliza el mayor número de semillas de las cactáceas bajo estudio y consecuentemente, como el ave con mayor potencial dispersor de estas plantas (Tabla 2), con *ICe* = 30,31 sem hora-fruto⁻¹ de *S. repandus* y 30,20 sem hora-fruto⁻¹ de *S. griseus*, lo cual representa el 88,3% y el 59,5%, respectivamente, de las semillas movilizadas por el gremio. Los valores absolutos del *ICe* muestran que *M. rubricapillus* consume iguales cantidades de ambas especies de cactáceas (*t* = 0,58; *gl* = 90; α = 0,001), lo cual podría atribuirse a su comportamiento territorial (Thomas 1979), que por un lado le inclina a defender su área vital y por otro le obliga a explotar el recurso disponible. Dado que este ambiente, la única fuente de frutos carnosos son las cactáceas columnares, durante el periodo de fructificación de *S. repandus*, el animal no tiene ocasión de seleccionar color.

M. rubricapillus es seguido en importancia como dispersor de semillas de *S. repandus* por *Tachyphonus rufus* (*ICe* = 2,64 sem hora-fruto⁻¹), y para *S. griseus* por *Mimus gilvus* (*ICe* = 8,92 sem hora-fruto⁻¹). Esta última especie, muestra una preferencia hacia el consumo de frutos rojos de *S. griseus* (*ICe* = 6,38 sem hora-fruto⁻¹) en relación a su morfo blanco (*ICe* = 2,54 sem hora-fruto⁻¹; *t* = 11,78; *gl* = 10; α = 0,001). *Thraupis episcopus* mostró preferencia en la selección del morfo rojo de *S. griseus* (*t* = 5,82; *gl* = 38; α = 0,001). Igualmente, mostró menor consumo de frutos de *S. repandus*, en relación a *S. griseus* (*t* = 29,46; *gl* = 50; α = 0,001). Esta ave es poco territorial (*C. Rengifo obs. pers.*), por lo que podría estar complementando su dieta con otro recurso durante la fructificación de *S. repandus*.

Tabla 2. Índice de consumo específico (*ICe*) de las aves asociadas a los frutos de *Subpilocereus repandus* y *Stenocereus griseus*, Caparú, estado Mérida, Venezuela. N = 697 observaciones.

FAMILIA	ESPECIES DE AVES	CATEGORIA FUNCIONAL	Índices de consumo específicos (<i>ICe</i> , semillas por hora-fruto)			
			<i>S. repandus</i>	<i>S. griseus</i>		Totales
				Morfo Rojo	Morfo Blanco	
Phasianidae	<i>Colinus cristatus</i>	De		*	*	
Columbidae	<i>Leptotila verreauxi</i>	De		3,07	3,07	
Psittacidae	<i>Forpus passerinus</i>	De		1,37	1,37	
Trochilidae	<i>Phaethornis hispidus</i>	Cp	0			
Picidae	<i>Melanerpes rubricapillus</i>	Di	30,31	20,27	9,93	
Tyrannidae	<i>Pitangus sulphuratus</i>	Di			0,01	
	<i>Tyrannus melancholicus</i>	Di (?)		0,01	0,01	
Turdidae	<i>Turdus nudigenis</i>	Di		5,14	5,14	
Mimidae	<i>Mimus gilvus</i>	Di		6,38	2,54	
Emberizidae	<i>Saltator albicollis</i>	De	4,15	6,62	6,96	
	<i>Tiaris bicolor</i>	De	0,01	0,53	0,30	
	<i>Sicalis flaveola</i>	De		*		
	<i>Zonotrichia capensis</i>	De	0,01			
	<i>Euphonia laniirostris</i>	Di	0,36	0,51	1,65	
	<i>Piranga rubra</i>	Di (?)		*	*	
	<i>Tachyphonus rufus</i>	Di/De	2,64	0,40	0,50	
	<i>Thraupis episcopus</i>	Di	1,00	2,26	1,53	
	Parulidae	<i>Coereba flaveola</i>	Cp	0	0	0
	Fringillidae	<i>Carduelis psaltria</i>	De	0,01	2,64	3,82
	TOTALES		38,49	49,20	27,24	
	Esfuerzo hora-fruto		380,17	283,45	187,05	
					470,50	

* Observados fuera del lapso de estudio. (?) Se duda acerca de su categoría funcional. Abreviaturas: Cp: Consumidor de pulpa; De: Depredador; Di: Dispersor; Di/De: Dispersor de *S. repandus* y Depredador de *S. griseus*.

Por su parte, *T. rufus* actúa como dispersor para *S. repandus* y como depredador para *S. griseus*, al defecar semillas intactas de una especie y semillas rotas en la otra (Rengifo 1997), probablemente debido a la diferencia en la textura y/o dureza de la testa que exhiben ambas semillas.

En cuanto a los depredadores, *Saltator albicollis* mostró el mayor índice de consumo específico para ambas especies de cactáceas, (*ICe* = 4,15 sem hora-fruto⁻¹ para *S. repandus* y 13,58 sem hora-fruto⁻¹ para *S. griseus*; Tabla 2). *Carduelis psaltria* también mostró un consumo considerable en los frutos de *S. griseus* (*ICe* = 6,46 sem hora-fruto⁻¹; Tabla 2). Esta ave mostró preferencia por los frutos del morfo blanco sobre el morfo rojo de *S. griseus* ($t = 21,14$; $gl = 174$; $\alpha = 0,001$; Tabla 2). La baja intensidad de uso en *S.*

repandus (*ICe* = 0,01 sem hora-fruto⁻¹; Tabla 2) podría ser debida a que durante el período de fructificación de dicha cactácea, *C. psaltria* pudiera estar explotando alternativamente otro recurso, puesto que se trata de un ave que efectúa migraciones locales (Phelps y de Schauensee 1994). *Tiaris bicolor* también muestra mayor consumo de frutos de *S. griseus* que de *S. repandus*, probablemente por la misma causa que *C. psaltria*.

Las especies *Leptotila verreauxi*, *Forpus passerinus* y *Turdus nudigenis* sólo se observaron consumiendo frutos del morfo rojo; sin embargo, hemos observado frutos de pulpa blanca con señales de depredación por *F. passerinus*.

Las consecuencias de la selección de color por las aves pueden corroborarse en el campo mediante los índices de consumo gremiales

AVES FRUGÍFORAS Y CACTÁCEAS COLUMNARES

Tabla 3. Índice de consumo gremial (*ICg*) de frutos de *S. repandus* y *S. griseus* (sem hora-fruto⁻¹).

Categorías Funcionales	<i>S. repandus</i>	<i>S. griseus</i>		Totales
		Morfo Rojo	Morfo Blanco	
DISPERSORES	34,31	34,57	15,66	50,23
DEPREDADORES	4,18	14,63	11,58	26,21
TOTAL	38,49	49,20	27,24	76,44

obtenidos en este trabajo (Tabla 3), los cuales arrojan mayores valores de remoción de semillas en frutos de *S. griseus* (72,44 sem hora-fruto⁻¹) que en frutos de *S. repandus* (38,49 sem hora-fruto⁻¹), aunque el número de semillas por gramo de pulpa es mayor en *S. repandus* que en *S. griseus*.

Al comparar el número de semillas removidas por las categorías funcionales (Tabla 3), encontramos que la depredación de semillas en frutos de *S. griseus* es unas cinco veces mayor que en *S. repandus*, puesto que: i) la comunidad asociada a *S. repandus* incluye cuatro especies de aves depredadoras de semillas, en tanto la de *S. griseus* incluye ocho especies, y ii) la intensidad de uso que muestran los depredadores comunes a ambas cactáceas (*S. albicollis*, *C. psaltria* y *T. bicolor*), siempre es mayor en *S. griseus*. Por otra parte, la cantidad de semillas removidas por los depredadores resultó en ambos casos menor a la removida por los dispersores, lo cual contribuiría a mantener un balance positivo en el éxito reproductivo de las cactáceas.

En líneas generales, nuestros resultados indican que las aves dispersoras muestran preferencias por los frutos de color rojo, mientras que los depredadores de semillas no muestran preferencias de color. Estos resultados concuerdan con los datos experimentales de preferencia en cautiverio realizados por Rengifo (1997) con frutos

de *S. griseus* para algunas de las especies de aves dispersoras que componen esta comunidad, donde *M. rubricapillus*, *T. episcopus* y *M. gilvus* prefieren los frutos de color rojo sobre los de color blanco.

Encuentros agresivos

Algunas especies mostraron comportamientos agresivos durante el consumo de los frutos, desplazando a otros individuos de su misma especie, independientemente del sexo, así como de especies diferentes. Los encuentros agresivos intraespecíficos ocurrieron en las especies *S. albicollis*, *T. rufus*, *C. psaltria* y *M. rubricapillus*. Esta última sólo es desplazada por individuos de su misma especie y es capaz de desplazar a *S. albicollis*, *T. rufus* y *T. bicolor*. Su comportamiento agresivo puede favorecer el consumo de semillas dentro de su territorio, aumentando la contribución de los dispersores a la remoción de semillas de las cactáceas. Por su parte, *S. albicollis* desplaza a *C. flaveola* y a *C. psaltria*. La especie más pasiva resultó ser *T. bicolor*.

CONCLUSIONES

La lista de aves frugívoras asociadas a las cactáceas columnares del enclave semiárido de Lagunillas muestra una composición semejante a las de otras zonas áridas neotropicales estudiadas.

Tabla 4. Índices de similaridad de Sørensen cualitativo (*Cs*, arriba) y cuantitativo (*CN*, abajo) de las listas de aves consumidoras de los morfos y las especies de cactáceas. Caparú, estado Mérida, Venezuela.

	<i>S. griseus</i> (Morfo Rojo)	<i>S. griseus</i> (Morfo Blanco)	<i>S. repandus</i>
<i>S. griseus</i> (Morfo Rojo)	1	0,69	0,64
<i>S. griseus</i> (Morfo Blanco)	0,33	1	0,76
<i>S. repandus</i>	0,31	0,24	1

Las diferencias encontradas entre la composición de especies asociadas a los morfos de *S. griseus*, parecen explicarse por selección cromática de los frutos. Sin embargo, la mayor cantidad de especies asociadas al cactus *S. griseus* con relación a *S. repandus*, no es posible atribuirla definitivamente a dicha selección cromática, pues podrían intervenir cambios estacionales en la composición de las comunidades.

La comparación de las listas de aves vinculadas a cada especie de cactácea, muestra que: i) las aves asociadas al cactus *S. repandus* acusan mayor similaridad taxonómica con el morfo blanco de *S. griseus*, pese a que ellas muestran la menor similaridad en cuanto al uso del recurso, ii) las listas de aves asociadas a *S. repandus* y al morfo rojo de *S. griseus* son las más disímiles, tanto en su composición, como en las cantidades consumidas por los gremios y las especies que los configuran.

El cálculo de las intensidades de consumo basado en los tiempos de visita y en el número de semillas consumidas por unidad de tiempo, resulta un mejor instrumento para medir la importancia de la especie en la comunidad, que el empleo los tiempos de visita o el número de picotazos por unidad de tiempo que se han empleado tradicionalmente. Este enfoque metodológico estima el consumo real que cada especie de ave efectúa, permitiendo evaluar de manera más confiable el funcionamiento del sistema, al ponderar la importancia, tanto de las especies, como la de los grupos funcionales involucrados.

La aplicación de esta metodología permite afirmar que en la comunidad de aves asociadas a las principales especies de cactáceas columnares del enclave semiárido de Lagunillas: i) *Melanerpes rubricapillus* es la especie de ave con el mayor potencial dispersor de semillas de ambas cactáceas, ii) la cantidad de semillas removidas por los dispersores potenciales supera ampliamente a la removida por concepto de depredación, y iii) las aves dispersoras seleccionan preferentemente los frutos de color rojo sobre aquellos de color blanco de *S. griseus*, en tanto que los depredadores no muestran ninguna preferencia.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a O. Rossell, J. Pérez, A. Ruiz, C. Bosque y M. C. Arizmendi, quienes hicieron importantes comentarios críticos, que contribuyeron a mejorar el manuscrito; S. Segnini sugirió parte

del tratamiento estadístico empleado en este trabajo.

LITERATURA CITADA

- BOSQUE, C.A. 1984. Structure and diversity of arid zone bird communities in Venezuela. Tesis de Ph. D. University of Washington, Seattle, Washington.
- DANIEL, W. 1987. Bioestadística: Base para el análisis de las ciencias de la salud. 3ª edición. Editorial Limusa, Barcelona.
- LENTINO, M. 1997. Lista actualizada de las aves de Venezuela. Pp.145-202, in La Marca, E. (ed.) Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela. Serie Catálogo Zoológico de Venezuela. Vol. I Museo de Ciencia y Tecnología de Mérida. Mérida, Venezuela.
- MAGURRAN, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurements. Croom Helm Limited, London.
- PHELPS, W.H. Jr., y R. Meyer de SCHAUENSEE. 1994. Una guía de las aves de Venezuela. 2ª edición. ExLibris, Caracas.
- POULIN, B., G. LEFEBVRE y R. McNEIL. 1993. Variations in birds abundance in tropical arid and semiarid habitats. Ibis 135:432-441.
- PUCKEY, H.L., A. LILL y D.J. O'DOWD. 1996. Fruit color choices of captive Silvereyes. Condor 98(4):780-790.
- RENGIFO, C. 1997. Efecto de las aves en la germinación de las cactáceas columnares *Stenocereus griseus* y *Subpilocereus repandus*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Mérida, Venezuela.
- RICO, R., L.E. RODRÍGUEZ, R. PÉREZ 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(1):83-94.
- RUIZ, A., M. SANTOS, J. CAVELIER y P.J. SORIANO. 2000. Estudio fenológico de cactáceas en el enclave seco de La Tatacoa, Colombia. Biotropica 32(3):397-407.
- SARMIENTO, G., M. MONASTERIO, A. AZOCAR, 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.
- SILVA, W. R. 1988. Ornitorcoria em *Cereus peruvianus* (Cactaceae) na Serra Do Japi, Estado de Sao Paulo. Revista Brasileira de Biologia 48(2):381-389.
- SILVIUS, K.M. 1995. Avian consumers of cardon fruits (*Stenocereus griseus*: Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. Biotropica 27(1): 96-105.
- SORIANO, P. J., 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(2):263-268.
- SOSA, M. y P. J. SORIANO. 1993. Solapamiento de dieta entre *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera). Revista de Biología

AVES FRUGÍFORAS Y CACTÁCEAS COLUMNARES

- Tropical 41(3):529-532.
- SOSA, M. y P.J. SORIANO. 1996. Resource availability, diet and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. *Journal of Tropical Ecology* 12:805-818.
- THOMAS, B. T. 1979. The birds of a ranch in the Venezuelan Llanos, Pp. 213-232, in J.F. Einsenberg (ed): *Vertebrate ecology of the northern neotropics*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- WENDELKEN, P. W. y R. F. MARTIN. 1988. Avian consumption of the fruit of the cacti *Stenocereus eichlamii* and *Pilosocereus maxonii* in Guatemala. *American Midland Naturalist* 119:235-243.
- WILLSON, M.F., D.A. GRAFF y C.J. WHELAN. 1990. Color preferences of frugivorous birds in relation to the colors of fleshy fruits. *Condor* 92:545-555.
- WILLSON, M.F. y C.J. WHELAN. 1990. The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. *The American Naturalist* 136:790-809.

Recibido 13 abril 1999; revisado 14 enero 2000; aceptado 13 marzo 2000.

Apéndice 1. Número de semillas de cactus consumidas por minuto por cada especie de ave, Caparú, estado Mérida, Venezuela. Los valores indican el promedio de semillas ingeridas por minuto \pm el error estándar (número de observaciones).

FAMILIA	ESPECIES DE AVES	<i>S. repandus</i>	<i>S. griseus</i>	
			Morfo Rojo	Morfo Blanco
Columbidae	<i>Leptotila verreauxi</i>		20,67 \pm 1,06 (16)	
Psittacidae	<i>Forpus passerinus</i>		28,47 \pm 1,46 (14)	
Picidae	<i>Melanerpes</i>	96,56 \pm 4,26	85,8 \pm 4,40	77,00 \pm 3,94
	<i>rubricapillus</i>	(40)	(40)	(40)
Turdidae	<i>Turdus nudigenis</i>		118,4 \pm 6,07 (15)	
Mimidae	<i>Mimus gilvus</i>		160,29 \pm 7,43 (40)	143,85 \pm 8,22 (40)
Emberizidae	<i>Saltator albicollis</i>	47,65 \pm 1,75 (20)	51,09 \pm 2,30 (20)	45,85 \pm 2,62 (20)
	<i>Tiaris bicolor</i>	1,40 \pm 0,06 (10)	2,34 \pm 0,12 (10)	2,10 \pm 0,24 (10)
	<i>Euphonia laniirostris</i>	27,20 \pm 1,20 (15)	24,05 \pm 0,93 (15)	24,05 \pm 1,37 (15)
	<i>Tachyphonus rufus</i>	21,76 \pm 1,44 (40)	21,45 \pm 1,10 (40)	19,25 \pm 0,98 (40)
	<i>Thraupis episcopus</i>	55,08 \pm 2,43 (40)	48,75 \pm 2,50 (40)	43,75 \pm 4,37 (40)
Fringillidae	<i>Carduelis psaltria</i>	1,40 \pm 0,11 (10)	2,34 \pm 0,50 (10)	2,10 \pm 0,12 (10)