

**ORIGINAL ARTICLE / ARTÍCULO ORIGINAL****ORNITHOFRUGIVORY IN *STENOCEREUS GRISEUS* AND *CEREUS REPANDUS* (CACTACEAE) DURING THE RAINY SEASON IN A COASTAL XERIC HABITAT IN NORTHEASTERN VENEZUELA****ORNITHOFRUGIVORÍA EN *STENOCEREUS GRISEUS* (HAW.) BUXB Y *CEREUS REPANDUS* MILL. (CACTACEAE) DURANTE EL PERÍODO DE LLUVIAS EN UN HÁBITAT XEROFÍTICO LITORAL DEL NORORIENTE DE VENEZUELA**

*Gedio Marín-Espinoza & Milidalmi Durán-Maita

Laboratorio de Ecología de Aves, Departamento Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.

*Autor correspondiente: e-mail: gediom@yahoo.com

Dirección Postal: Urbanización Villa Olímpica, Bloque 03, Apto 01-03, Cumaná, estado Sucre, Venezuela.

The Biologist (Lima), 14(2), jul-dec: 401-414.

ABSTRACT

Cacti are naturally circumscribed to the American continent but the fruit consumption for birds has received little attention in Caribbean semiarid lands. In this paper we quantify the consumption of fruit of columnar cacti *Stenocereus griseus* (*Sg*) and *Cereus repandus* (*Cr*) by birds in northeastern Venezuela. During the fruit season, we collected ripe fruits and analyzed seed amount and some morphometric parameters. We practice four observation sessions in both cacti, on June (n=3) and September (n=1) for *Sg* and July (n=4) for *Cr*. It was divided into four periods: 07:00-09:00 am, 09:00-11:00 am, 11:00 am - 01:00 pm, and 1:00-03:00 pm, and the average temperature for each period was calculated. We determined visit number and duration, individuals and species consumers for each period, and intra and interspecific pugnacity. *Sg* fruits were slightly bigger than *Cr* fruits but both cacti had a similar amount of seeds; nevertheless, the amount of sterile seeds in *Sr* doubled that of *Sg*. Thirteen species consumed both cacti fruits, but *Leucippus fallax* only consumed *Sg* fruits, while *Saltator coerulescens*, *Mimus gilvus* and *Campylorhynchus griseus* only consumed *Cr* fruits. *Coereba flaveola* accounts for the highest percentage of visits in both cactus species. In *Sg* visit numbers were markedly higher in the first morning period (7-9 am); nevertheless it was similar in all periods for *Cr*. Competitively, *Melanerpes rubricapillus* was the most dominant species, while *C. flaveola* showed the greatest intraspecific and interspecific pugnacity.

Keywords: Cactaceae – ornithofrugivory – Venezuela

RESUMEN

Las plantas cactáceas están naturalmente circunscritas al continente americano, y el consumo de sus frutos por las aves ha sido puntualmente estudiado en algunas áreas semiáridas caribeñas. Este estudio cuantifica aspectos ecológicos de la ornitofrugivoría en dos cactáceas columnares: *Stenocereus griseus* (Sg) y *Cereus repandus* (Cr), en el nororiente de Venezuela. Se recolectaron frutos maduros para la medición de contenido de semillas y algunos parámetros morfométricos. Durante la maduración de los frutos se practicaron cuatro sesiones de observación, en junio (n=3) y septiembre (n=1), para Sg, y en julio (n=4), para Cr, divididas en cuatro lapsos: 07.00-09.00 am, 09.00-11.00 am, 11.00 am-01.00 pm y 1.00 -03.00 pm, promediándose la temperatura ambiental para cada lapso. Se determinaron número de individuos y especies de aves consumidoras por lapso, frecuencia y duración de las visitas y pugnacidad intra e interespecífica. En promedio, los frutos de Sg fueron ligeramente más grandes que los de Cr, pero con una cantidad similar de semillas, aunque Cr casi duplicó a Sg en el número de semillas estériles. Trece especies consumieron frutos de las dos especies de cactáceas, pero *Leucippus fallax* sólo consumió frutos de Sg, mientras *Saltator coerulescens*, *Mimus gilvus* y *Campylorhynchus griseus* sólo de Cr. *Coereba flaveola* acaparó el mayor porcentaje de visitas en ambas cactáceas. En Sg, la frecuencia de las visitas fue significativamente mayor durante el primer lapso matutino (7-9 am) que en el resto; sin embargo, ésta fue similar para todos los lapsos en Cr. Competitivamente, *Melanerpes rubricapillus* fue la especie más dominante, mientras *C. flaveola* tuvo la mayor pugnacidad, intra e interespecífica.

Palabras clave: cactáceas – ornitofrugivoría – Venezuela

INTRODUCCIÓN

Las plantas cactáceas están naturalmente circunscritas al continente americano, y la dinámica de sus relaciones fenológicas en muchas especies de esta familia está ineludiblemente ligada a las aves (Nobel & Bobich 2002, Mellink & Riojas-López 2002, Wolf *et al.* 2002).

Además de otros vertebrados e.g., quirópteros (Soriano *et al.* 1991, Petit 1995, 2011, Valiente-Banuet *et al.* 1995, Nassar *et al.* 1997, Nassar *et al.* 2003, Naranjo *et al.* 2003, Ibarra-Cerdeña 2005, Rengifo *et al.* 2007), varias especies de aves son consumidoras habituales de néctar y frutos de cactáceas (Grant & Grant, 1981, Bosque 1984, Silva 1988, Wendelken & Martín 1988, Martínez del Río *et al.* 1992, Silvius 1995, Sosa & Soriano 1996,

Betancourt & Guevara 1998, Locatelli & Machado 1999, Soriano *et al.* 1999, Ruiz *et al.* 2000, Mellink & Riojas-López 2002, Wolf *et al.* 2002, Naranjo *et al.* 2003, Nassar & Ramírez 2004, Fonseca *et al.* 2008, Gomes *et al.* 2014), de tal modo que estas plantas son una fuente de alimentación sustancial en las demandas energéticas que imponen ecosistemas de marcada aridez (Wolf *et al.* 2002), donde generalmente se desarrolla este tipo de vegetales, y las aves, a su vez, potencialmente sirven de agentes dispersores o depredadores de sus semillas (Silvius 1995, Betancourt & Guevara 1998, Soriano *et al.* 1999, Naranjo *et al.* 2003, Ramoni & Bianchi 2004, Muñoz *et al.* 2005).

Los frutos de las cactáceas muestran un conjunto de rasgos morfológicos que pueden interpretarse como adaptaciones que favorecen la ornitocoria y/o la quiropterocoria

(Sosa & Soriano 1996, Soriano *et al.* 1999, Rengifo *et al.* 2007, Petit 1995, 2011). Por ejemplo, los frutos de *Stenocereus griseus* (Haw.) Buxb presentan dos variedades o morfos cromáticos claramente distinguibles al madurar (fenofase en la cual pierden sus espinas), uno de color rojo intenso (tanto la pulpa como el pericarpio), y otro de color verde claro (pulpa blanca, pericarpio verde). En ambos morfos, los frutos tienden a ubicarse hacia los extremos terminales de los cladodios incrementando la accesibilidad para frugívoros voladores (Soriano *et al.* 1999). Adicionalmente, a pesar de mostrar semejantes composiciones en su contenido de carbohidratos (Ramoni & Bianchi 2003, López 2008), y tomando en cuenta que las aves poseen visión a color (Bowmaker 1980), se ha postulado que estos animales serían mayoritariamente atraídos por el morfo rojo de *S. griseus* que por su morfo blanco y por los frutos de *Cereus repandus* Mill., de pulpa blanca y pericarpio verde amarillento (Soriano *et al.* 1991, Soriano *et al.* 1999); no obstante, ninguna de las especies de aves que consumen estos cactus son estrictamente frugívoras, pues tienen otras fuentes nutricionales alternas (Poulin *et al.* 1994, Ramoni & Bianchi 2003).

De igual modo, existen efectos diferenciales, intrínsecos y extrínsecos, producidos por la ingestión de semillas de cactáceas por las distintas especies de aves, en cuanto a la germinación; de hecho, las aves tienden a remover más cantidad de semillas que otros grupos zoológicos, como los mamíferos, por lo que se favorece el síndrome de dispersión especializada hacia aquel grupo (Fleming 1993). En el caso de *S. griseus* y *C. repandus*, Naranjo *et al.* (2003) señalan que como la mayoría de las especies de aves dispersoras son comunes a ambas especies de cactus, las diferentes tasas de germinación pueden estar relacionadas más con las propiedades físicas (e.g., dureza, porosidad, etc.), bromatológicas (contenido nutricional) y bioquímicas (e.g., compuestos inhibidores) de las semillas que

con su tránsito a través del tracto digestivo de las aves; no obstante, se reconoce que la influencia de este pasaje acelera el proceso de germinación en los cactus (León de la Luz & Domínguez 1991, Naranjo *et al.* 2003).

El estado Sucre, en el nororiente de Venezuela, se caracteriza por poseer matorrales xerófilos en gran parte de su litoral noroccidental, particularmente en la franja que bordea casi toda la costa del golfo de Cariaco y península de Araya. En vista de que, con las excepciones precitadas, se necesita un mayor conocimiento de la ornithofrugivoría en las plantas cactáceas de las regiones áridas neotropicales circuncaribeñas, este estudio pretende averiguar algunos aspectos ecológicos cualicuantitativos en dos especies de cactáceas columnares: *S. griseus* y *C. repandus*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Está ubicada en Cerro del Medio (GPS: 10°26'57" N; 64°12'56" O), dentro del campus de la Universidad de Oriente, al oeste de la ciudad de Cumaná, estado Sucre, Venezuela (Fig. 1). Se caracteriza por ser una colina aislada (26 msnm), parcialmente urbanizada, con vegetación tipo matorral xerófilo litoral (Fig. 2), típica de esta franja costera nororiental, donde predominan las plantas armadas (Cumana 1999). Fisiográficamente, el área de estudio está enmarcada en la subregión continental costera, i.e., 0 y 100 m, temperatura media anual 28°C, y con pluviosidad media anual entre 300 y 1000 mm³), incluida a su vez dentro de la región insular y litoral (Huber 1997).

Se escogieron treinta frutos (10 de *S. griseus* y 20 de *C. repandus*) de varias plantas para cada especie en fructificación, dentro de un transecto de 50 m², para promediar sus dimensiones (medidas del diámetro interpolar

y ecuatorial) y número de semillas viables y estériles.

Las actividades de alimentación para cada especie de cactus se practicaron así: para *S. griseus*, tres muestreos en junio y otro muestreo en septiembre uno cada semana; y para *C. repandus*, cuatro muestreos en julio, uno cada semana. Las observaciones e identificación de las especies se realizaron con binoculares y una guía de las aves de Venezuela (Hilty 2003), a razón de un día a la semana, entre las 07.00 am y 03.00 pm, en sesiones supeditadas a las condiciones pluviométricas locales. El período de observación se dividió en cuatro lapsos: 07.00 am-09.00 am, 09.00 am-11.00 am, 11.00 am-01.00 pm y 1.00 pm-03.00 pm, y se promedió la temperatura ambiental para cada lapso con un termómetro digital.

Para cada especie de ave se evaluó el número de visitas individuales, su duración (utilizando un cronómetro digital) y promedio de tiempo entre cada visita; de igual modo, número promedio de bocados por visita en los individuos de cada especie (excepto las especies libadoras), número de individuos y especies de aves por lapso de observación, modo de alimentarse y pugnacidad intra e interespecífica.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Aspectos fenológicos y morfométricos

Aunque *S. griseus* produce frutos durante casi todo el año, con dos apogeos, *C. repandus* tiene un patrón reproductivo estacional unimodal de fructificación (Petit 2001, Nassar & Emaldi 2008). El apogeo de maduración de los frutos en el área de estudio comenzó con el inicio de las lluvias, en mayo, cerca de un mes antes que el de los frutos de *C. repandus*. En la isla de Curazao, Petit (2011) registró un 80% de superposición en los períodos de fructificación

de estas dos especies de cactus; por su parte, en Venezuela, en la isla de Margarita, Silvius (1995) señala un patrón de fructificación de junio a septiembre, bicúspide, para *S. griseus*; en el región noroccidental (estados Lara y Falcón), Nassar & Emaldi (2008) también registraron un patrón bimodal de fructificación, pero uno de enero a abril y otro de agosto a septiembre, resaltando que la duración de la fructificación y la cantidad de frutos maduros por planta puede cambiar de un año a otro.

En promedio, las dimensiones de los frutos de *S. griseus* fueron ligeramente mayores que las de *C. repandus*; sin embargo, en el estado Mérida, Rondón *et al.* (2012) encontraron que los frutos de *C. repandus* fueron de mayor tamaño que los de *S. griseus*. Ambos cactus presentaron una cantidad similar de semillas, pero en *C. repandus* el 15,60% de las semillas resultaron estériles *versus* un 27,05% en *S. griseus* (Tabla 1). El promedio de semillas contenidas en los frutos *S. griseus* fue ligeramente mayor al registrado por Silvius (1995), en la isla de Margarita, y marcadamente mayor al obtenido por Rondón *et al.* (2012), en Mérida, tanto para *S. griseus* como para *C. repandus*. Todas estas variaciones morfométricas y fenológicas pudieran estar sustentadas, parcialmente, en la diversidad de la estructura genética poblacional de las dos cactáceas (Nassar *et al.* 2003); de hecho se notó que, en algunas plantas, los frutos de *C. repandus*, previo a la maduración, presentaban una llamativa coloración púrpura (Figura 3).

Durante la dehiscencia, los frutos de *S. griseus* generalmente exponen la pulpa a través de hasta tres hendiduras (Rondón *et al.* 2012), mientras que *C. repandus* solo presenta una hendidura longitudinal que atraviesa el fruto completamente (Figura 3), la cual, la mayoría de las veces, comienza por la parte inferior, orientada hacia el suelo, ocasionalmente es lateral y excepcionalmente se inicia desde

arriba (Fig. 4). Aunque no se analizó el lapso cuando ocurre la dehiscencia, en Brasil, Gomes *et al.* (2014), en el cactus en *Cereus jacamaru* DC, encontraron una mayor frecuencia de la dehiscencia en horas de la mañana.

Aves consumidoras de los frutos

En total, 13 especies consumieron frutos de las dos especies de cactáceas (Tabla 4); sin embargo, dos colibríes, *Anthracothorax nigricollis* Vieillot 1817 y *Amazilia tobaci* Gmelin 1788, no se incorporaron en las mediciones ya que fueron vistos sólo una vez, en un lapso. En Venezuela se han realizado algunos trabajos en aves consumidoras de frutos en cactáceas de ecosistemas xerofíticos; así, Bosque (1984), en la península de Paraguaná, señaló hasta 17 especies de aves que consumen frutos de cactáceas. Soriano *et al.* (1999), en una región semiárida del estado Mérida, observaron un total de 19 especies que consumían frutos de *S. griseus* y 10 de *C.*

repandus, donde *Saltator albicollis* Vieillot 1817 (Cardinalinae), *Carduelis psaltria* Say 1823 (Fringillidae), *Tiaris bicolor* L. 1766 (Emberizidae) y *Leptotila verreauxi* Bonaparte 1855 (Columbidae) resultaron los mayores depredadores de semillas, y *Melanerpes rubricapillus* Cabanis 1862 (Picidae), *Mimus gilvus* Vieillot 1808 (Mimidae), *Turdus nudigenis* Vieillot 1808 (Turdidae) y *Thraupis episcopus* L. 1766 (Thraupidae), los principales diseminadores. Por su parte, Silvius (1995), en la isla de Margarita, observó un total de 14 especies consumiendo frutos de *S. griseus*, donde predominaron *Aratinga pertinax* L. 1758 y *Amazona barbadensis* Gmelin 1788 (Psittacidae). En la península de Araya, Poulin *et al.* (1992) señalan, por análisis de contenido estomacal de aves, consumo de frutos de *Opuntia* sp., *Acanthocereus tetragonus* (L.) Hummelinck, *Melocactus curvispinus* Pfeiff., *Pilosocereus moritzianus* (L.) Byles & G.D. Rowley, *S. griseus* y *C. repandus*; finalmente,

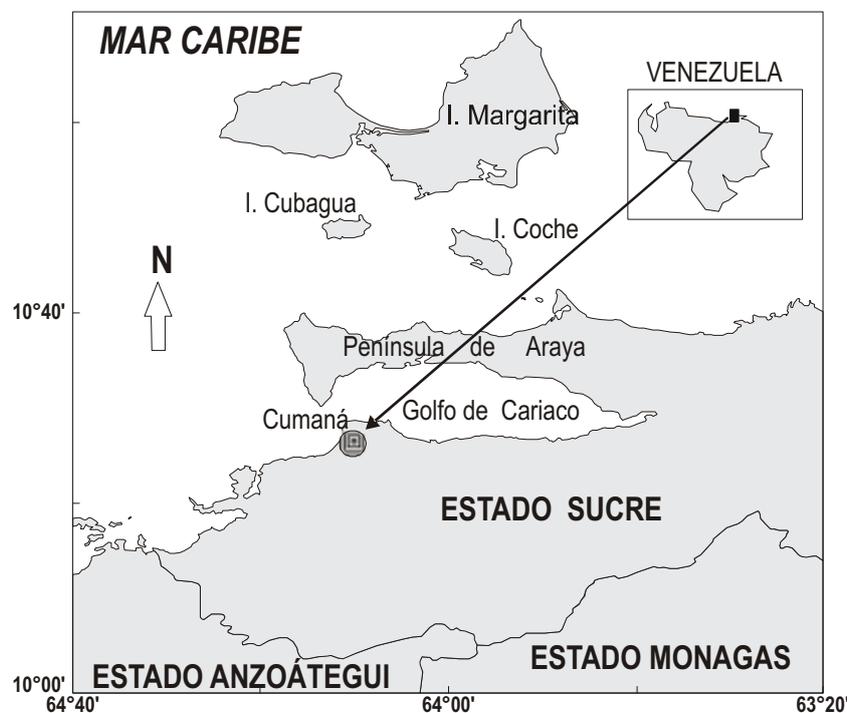


Figura 1. Ubicación relativa del área de estudio aledaña a Cumaná, Venezuela.

Muñoz *et al.* (2005), en esta misma península, señalan consumo regular de semillas de los cactus *M. curvispinus* y *S. griseus* por las palomas *Columbina passerina* L. 1758 y *Columbina squammata* Lesson 1831. Un resumen comparativo de varias familias y especies de aves consumidoras de frutos de *S. griseus* y *C. repandus* en enclaves semiáridos de Venezuela y Colombia se muestra en la Tabla 5.

Aspectos ecofisiológicos y comportamentales

Si bien trece especies consumieron frutos de las dos especies de cactáceas, el colibrí *Leucippus fallax* Bourcier 1843 sólo fue visto consumiendo frutos de *S. griseus*, mientras *Saltator coerulescens* Vieillot 1817, *M. gilvus* y *Campylorhynchus griseus* Swainson 1837 sólo frutos de *C. repandus*; no obstante, la



Figura 2. Panorámica del área de estudio (recuadro blanco) con su vegetación xerófila típica.



Figura 3. Fruto de *Cereus repandus* completamente abierto (A), variedad púrpura en premaduración (B). e individuo de *Leucippus fallax* alimentándose posado en el fruto de *Stenocereus griseus* (C).

paraulata *M. gilvus* fue vista en muy pocas ocasiones visitando los cactus. Por el contrario, se ha señalado que *M. gilvus* es un asiduo consumidor de los frutos de *S. griseus* en varias regiones de Venezuela, como en la isla de Margarita (Silvius 1995), Mérida (Soriano *et al.* 1999, Naranjo *et al.* 2003) y la península de Araya (López 2008); también en Colombia (Ruiz *et al.* 2000). Una situación similar se indica para *S. coerulescens*, pues en Mérida es señalado como un depredador regular de frutos de *S. griseus* y *C. repandus* (Soriano *et al.* 1999).

Sin embargo, la presencia cercana de plantas frutales como mango (*Mangifera indica* L. non Blume, nec Wall), guayaba (*Psidium guajava* L.) y merey (*Anacardium occidentale* L.), en urbanismos aledaños al área de estudio, pudiera representar una alternativa alimentaria estacional para las aves frugívoras, condicionando así, en parte, la frecuencia de las visitas de las aves a los cactus estudiados.

Otro factor clave es la coincidencia del período reproductivo de varias de las especies de aves frugívoras estudiadas con el período de fructificación de estas cactáceas, lo que, generalmente, obliga a las aves a consumir, temporalmente, dieta animal, principalmente artrópodos, necesaria para el desarrollo de las crías (Poulin *et al.* 1992); no obstante, al carpintero *M. rubricapillus* se le vio llevando pulpa en el pico presumiblemente para alimentar a sus pichones, una conducta también observada en varias especies de aves por Gomes & Araujo (2014), en *C. jacamaru*.

Otro factor a tomar en cuenta es el nutricional; así, Ramoni & Bianchi (2003), en su análisis bromatológico de los frutos de *S. griseus*, en sus dos morfos, rojo y verde claro, determinaron que glucosa, fructosa (hexosas) y sacarosa (pentosa), en ese orden cuantitativo, fueron los principales carbohidratos presentes. Por otro lado, se ha evidenciado que existen preferencias de algunas especies de aves por



Figura 4. Patrones de inicio de la dehiscencia longitudinal en los frutos de *Cereus repandus*: Inferior (A), lateral (B) y superior (C).

Tabla 1. Dimensiones promedio (desviación estándar e intervalo), i. e., Diámetro interpolar (DI) y ecuatorial (DE); número de semillas fértiles (SF) y estériles (SE), de los frutos en los cactus columnares *Stenocereus griseus* y *Cereus repandus*.

<i>S. griseus</i> (n=10)		<i>C. repandus</i> (n=20)	
DI (mm)	SF	DI (mm)	SF
49,41±3,72 / 40,70-51,61	1297,90±349,9	47,91±12,59 / 33,97-76,00	1295,20 ±251,99
DE (mm)	SE	DE (mm)	SE
43,71 ± 2,65 / 42,79-56,90	481,22±33,80	42,14 ± 5,01 / 31,80-49,12	240,30±99,04

Tabla 2. Promedio de visitas ($X \pm DE$ /intervalo) y temperatura ($X \pm DE$) en los diferentes lapsos diarios para *Cereus repandus* y *Stenocereus griseus*.

LAPSO	<i>C. repandus</i>		<i>S. griseus</i>	
	N° de Visitas	Temperatura	N° de Visitas	Temperatura
7-9 am	31,00 ±14,58 / 13-48	27,2 ± 1,46	46,75 ± 32,44 / 7-80	26,9 ± 1,55
9-11 am	30,25 ± 11,95 / 20-46	32,2 ± 1,50	26,50 ± 15,84 / 12-49	31,6 ± 1,42
11- 1 pm	28,00 ± 6,38 / 23-37	36,2 ± 1,24	22,75 ± 10,11 / 14-32	36,5 ± 1,84
1-3 pm	31,75 ± 7,27 / 22-39	35,7 ± 1,76	24,50 ± 5,68 / 18-31	36,3 ± 1,32

determinados tipos de carbohidratos, según su grado de concentración (Mata & Bosque 2004); por ejemplo, las aves paserinas tienen preferencias por glucosa y fructosa, mientras que los colibríes prefieren la sacarosa (Martínez del Río *et al.* 1992). En la península de Araya, López (2008) registró una cantidad de carbohidratos significativamente mayor en los frutos de *S. griseus* que en los de *C. repandus*, aunque no discriminó el tipo y proporción de carbohidratos presentes en los frutos de ambas cactáceas; en cambio, encontró que el contenido de agua en sus frutos fue similar. En contraste, al NO de Venezuela, Nassar & Emaldi (2008) registraron una mayor cantidad de agua y peso en los frutos de *C. repandus*; no obstante, los frutos de *S. griseus* superaron significativamente, en peso, la cantidad de pulpa por fruto: 66% vs 34%.

Vale comentar que la mayor viscosidad de la pulpa de los frutos de *C. repandus* nos lleva a sugerir que, por la manera de alimentarse los colibríes, libando los líquidos con su lengua especializada, la succión de una pulpa tan mucilaginosa debiera dificultar el pasaje del alimento; de allí que los individuos de *L. fallax* no se observaran alimentándose regularmente sobre los frutos de esta cactácea; adicionalmente, la dehiscencia de los frutos de *C. repandus*, mayoritariamente en posición inferior, hace más difícil su acceso para los colibríes.

Cuantificación de las Visitas

El parúlido *Coereba flaveola* acaparó el mayor porcentaje de visitas, tanto en *S. griseus* (45,66%) como en *C. repandus* (22,62%). En *S. griseus*, la frecuencia de las visitas fue

Tabla 3. Número de bocados (B), duración de la visita (DV), duración entre visitas (EV), en minutos, para las diferentes especies de aves consumidoras de frutos de *S. griseus* y *C. repandus*.

Especies	<i>Stenocereus griseus</i>			<i>Cereus repandus</i>		
	# B	DV (min.)	EV (min.)	# B	DV (min.)	EV (min.)
<i>Anthracothorax nigricollis</i> *	-	0,16±0,04		-	-	-
<i>Amazilia tobaci</i> *	-	0,20±0,09	11,8±15,91	-	-	-
<i>Columba corensis</i>	12,25±4,57	0,42±0,22	27,00±29,82	20,57±34,09	0,81±1,26	18,35±22,67
<i>Coereba flaveola</i> *	-	0,68±0,65	2,36±2,84	-	4,60±6,08	0,70±0,50
<i>Campylorhynchus griseus</i>	-	-	-	10,62±5,84	0,43±0,28	20,4±22,32
<i>Columbina squammata</i>	20,5±23,55	0,70±0,82	10,14±6,28	185,63±216,49	3,85±3,95	5,62±8,17
<i>Icterus nigrogularis</i>	22,46±19,17	0,94±1,20	8,77±8,67	23,92±19,05	1,01±0,85	6,05±7,24
<i>Leucippus fallax</i> *	-	0,54±0,70	5,35±7,83	-	-	-
<i>Mimus gilvus</i>	-	-	-	16,79±7,95	0,52±0,28	16,77±6,33
<i>Melanerpes rubricapillus</i>	27,94±22,24	0,94±0,96	12,30±9,33	20,37±22,89	0,78±0,83	6,98±8,44
<i>Saltator coerulescens</i>	-	-	-	9,17±6,66	0,47±0,35	24,71±22,99
<i>Thraupis glaucocolpa</i>	17,69±13,35	0,66±0,92	8,46±10,72	14,97±9,50	0,53±0,25	6,30±6,35

(media ± desviación estándar); *: No se computó el # de bocados por ser especies libadoras.

significativamente mayor durante el primer lapso matutino (7-9 am), cuando la intensidad de la temperatura fue menor, que en el resto de los lapsos; sin embargo, esta frecuencia fue similar para todos los lapsos en *C. repandus*, independientemente de la temperatura (Tabla 2). En Brasil, Gomes & Araujo (2014) observaron que la frecuencia de las visitas a los frutos de *C. jacamaru* disminuían a mayor intensidad de la temperatura. Vale señalar que *Thraupis glaucocolpa* Cabanis 1850 e *Icterus nigrogularis* Hahn 1816 siempre visitaron los frutos en pareja o acompañados con sus volantes.

En *S. griseus*, *Columba corensis* Jacquin 1784 invirtió menor cantidad de tiempo promedio alimentándose (0,42 min), mientras que *I. nigrogularis* y *M. rubricapillus* invirtieron la mayor (0,94 min). En *C. repandus*, *C. griseus* (0,43 min) y *S. coerulescens* (0,47 min) invirtieron la menor cantidad de tiempo alimentándose, mientras *C. flaveola* L. 1758 invirtió la mayor (4,60 min). En *S. griseus*, la menor duración entre visitas recayó en *C. flaveola* y *L. fallax*, y la mayor en *C. corensis*. En *C. repandus*, la menor duración entre visitas recayó *C. flaveola* y *C. squammata* y la mayor en *S. coerulescens* (Tabla 3). El hecho de que *C. flaveola* y *L. fallax* invirtieran mayor tiempo y realizaran mayor número de visitas en su alimentación era de esperarse, pues son especies de elevado metabolismo, por lo que requieren mayor cantidad relativa de alimento para suplir su demanda energética (Mata & Bosque 2004, Hernández 2014).

En *S. griseus*, *C. corensis* promedió el menor número de bocados por visita y *M. rubricapillus* el mayor, mientras que en *C. repandus*, *S. coerulescens* promedió el menor número de bocados por visita y *C. squammata* el mayor. Deber recordarse que *C. squammata* es una especie básicamente granívora (Muñoz *et al.* 2005), por ello la tendencia a gastar más tiempo y presentar un número de bocados por visita marcadamente superior al resto especies,

por el picoteo continuo para consumir las pequeñas semillas; esta conducta también ha sido observada en los emberícidos granívoros *Coryphospingus cucullatus* Müller 1776 y *Zonotrichia capensis* Müller 1776, en Brasil, con los frutos de *Cereus peruvianus* R. Kiesling 1882 (Silva 1988), y con el fringílido *C. psaltria*, en la península de Paria, Venezuela, con los frutos de *C. repandus* (G. Marín, obs. pers.).

Las formas de alimentación fueron: A. Asido al borde superior o inferior del fruto abierto, B. Asido al tronco, C. Asido a las espinas, D. Suspendido en el aire (sólo colibríes), E. Desde la rama de otra planta, F. Posado sobre el fruto, G. Una pata en el tronco y otra en el fruto, H. Posado sobre otro fruto. El ictérico *I. nigrogularis* fue la única especie observada desprendiendo las espinas de los frutos maduros de *S. griseus*, conducta previamente señalada para los sitácidos *A. pertinax* y *A. barbadensis* en la isla de Margarita (Silvius 1995); por otra parte, *C. corensis*, debido a su mayor envergadura corporal, sólo pudo alimentarse de los frutos expuestos hacia los extremos de los cladodios, posado sobre el ápice de los mismos. Otra conducta interesante observada varias veces en el colibrí *L. fallax*, fue la de posarse sobre el borde expuesto del fruto abierto (a veces afincando sus alas a manera de palancas), y picotear porciones de pulpa, cuando ésta había mermado y se encontraba hacia el fondo del fruto (Figura 3); este comportamiento pudiera explicarse, pues al estar la pulpa a mayor profundidad el alcance del alimento se ve impedido para su vuelo de suspensión habitual.

Pugnacidad intra e interespecífica

Competitivamente, *M. rubricapillus* fue la especie más dominante, mientras *C. flaveola* tuvo la mayor cantidad de interacciones agresivas, intra e interespecíficas (Tablas 5 y 6); en Mérida, Soriano *et al.* (1999) señalan a *M. rubricapillus* como la especie que desplaza al resto en los encuentros agresivos. *S.*

Tabla 4. Familias y especies de aves consumidoras de *Stenocereus griseus* y *Cereus repandus* en enclaves semiáridos de Venezuela (Sucre, Lagunillas, Macanao y Paraguaná) y Colombia (La Tatacoa).

FAMILIA	ESPECIE	Sucre <i>S. griseus</i> <i>C. repandus</i>	Lagunillas <i>S. griseus</i> <i>C. repandus</i>	Macanao <i>S. griseus</i>	Paraguaná <i>S. griseus</i>	La Tatacoa <i>S. griseus</i>
Phasianidae	<i>Colinus cristatus</i>		X	X	X	
Columbidae	<i>Columba corensis</i>	X		X	X	
	<i>Columbina squammata</i>	X				
	<i>Columbina passerina</i>	X				
	<i>Leptotila verreauxi</i>		X		X	
Psittacidae	<i>Amazona barbadensis</i>			X	X	
	<i>Aratinga pertinax</i>			X	X	
	<i>Forpus conspicillatus</i>					X
	<i>Forpus passerinus</i>		X			X
Cuculidae	<i>Crotophaga</i> sp.			X		
Trochilidae	<i>Leucipus fallax</i>	X		X	X	
	<i>Amazilia tobaci</i>	X				
	<i>Anthracothorax nigricollis</i>	X				
	<i>Phaethornis hispidus</i>		X			
Picidae	<i>Melanerpes rubricapillus</i>	X	X	X	X	X
Dendrocolaptidae	<i>Xiphorhynchus picus</i>			X		
Tyrannidae	<i>Elaenia</i> sp.			X		
	<i>Pitangus sulphuratus</i>		X			
	<i>Tyrannus melancholicus</i>		X			
	<i>Pyrocephalus rubinus</i>					X
Turdidae	<i>Turdus nudigenis</i>		X			
Troglodytidae	<i>Campylorhynchus griseus</i>	X				X
Mimidae	<i>Mimus gilvus</i>	X	X	X	X	X
Cardinalidae	<i>Cardinalis phoenicius</i>			X	X	
	<i>Saltator albicollis</i>		X			
	<i>Saltator coerulescens</i>	X			X	
Emberizidae	<i>Sicalis flaveola</i>		X			
	<i>Sicalis</i> sp.					X
	<i>Tiaris bicolor</i>		X	X		
	<i>Zonotrichia capensis</i>		X			
	<i>Sicalis flaveola</i>		X			
Thraupidae	<i>Euphonia lanirostris</i>		X			
	<i>Piranga rubra</i>		X			
	<i>Ramphocelus dimidiatus</i>					X
	<i>Tachyphonus rufus</i>		X			
	<i>Thraupis episcopus</i>		X			X
	<i>Thraupis palmarum</i>					X
	<i>Thraupis glaucocolpa</i>	X				
	<i>Icterus icterus</i>			X	X	
Icteridae	<i>Icterus nigrogularis</i>	X		X	X	
Parulidae	<i>Coereba flaveola</i>	X	X	X	X	
Fringillidae	<i>Carduelis psaltria</i>		X			

coerulescens fue la única especie que no fue observada en actividades agresivas. En los estudios similares realizados en Margarita (Silvius 1995) y Guatemala (Wendelken & Martin 1988) no se señala pugnacidad entre las aves, pero sí en Brasil (Silva 1988).

En resumen, este estudio ratificaría que la dinámica de las relaciones tróficas de las aves con los frutos de *S. griseus* y *C. repandus*, parece estar influenciada como en otras especies de Cactáceas por factores fenológicos, nutricionales, climáticos y comportamentales (Jordan & Nobel 1982, Martínez del Río *et al.* 1992, Parker 1993, Ruiz

et al. 2000, Petit 2001, Nobel & Bobich 2002, Parker 2003, Ramoni & Bianchi 2004, Bustamante & Burquez 2008, Munguía-Rosas & Sosa 2010, Gomes & Araujo 2015); de hecho, las diferencias entre el tiempo que se emplea para la alimentación, la estrategia alimenticia y la territorialidad, están sujetos al comportamiento, grado de jerarquía y/o a la agresividad (pugnacidad) que presente cada especie dentro del ecosistema (Soriano *et al.* 1999), lo que, en conjunto, resaltaría el rol ecológico ejercido por estas dos especies de cactus en los hábitat xerofíticos, debido a la dependencia que tienen las aves por sus frutos.

Tabla 5. Matriz de pugnacidad intra (x) e interespecífica (X) en aves consumidoras de los frutos de *Stenocereus griseus* (Sg). *Coereba flaveola* (Cf), *Columba corensis* (Cc), *Columbina squammata* (Cs), *Icterus nigrogularis* (In), *Melanerpes rubricapillus* (Mr), *Thraupis glaucocolpa* (Tg), *Leucippus fallax* (Lf).

<i>S. griseus</i>	Cc	Cf	Cs	In	Mr	Tg	Lf
Cc	x						
Cf		x	X	X	X	X	X
Cg							
Cs	X						
In				x			
Mr					x		
Tg						x	
Lf		X					x

Tabla 6. Matriz de pugnacidad intra (x) e interespecífica (X) en aves consumidoras de los frutos de *Cereus repandus*. *Columba corensis* (Cc), *Coereba flaveola* (Cf), *Campylorhynchus griseus* (Cg), *Columbina squammata* (Cs), *Icterus nigrogularis* (In), *Mimus gilvus* (Mg), *Melanerpes rubricapillus* (Mr), *Thraupis glaucocolpa* (Tg).

<i>C. repandus</i>	Cc	Cf	Cg	Cs	In	Mg	Mr	Tg
Cc	x				X		X	
Cf		x	X	X	X		X	X
Cg				X	X			
Cs		x		x		X		
In					x		X	
Mg								X
Mr			X				x	
Tg			X	X	X			

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Betancourt, B. & Guevara, M. 1998. Mecanismos de diseminación de especies xerófitas. *Saber*, 10:41–46.
- Bosque, C.A. 1984. Structure and diversity of arid zone bird communities in Venezuela. Ph. D. Thesis. University of Washington. Seattle, Washington.
- Bowmaker, J.K. 1980. Colour vision in birds and the role of oil droplets. *Tins*, 3: 196–199.
- Bustamante, E. & Burquez, A. 2008. Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*). *Annals of Botany*, 102: 1019–1030.
- Cumana, L.J. 1999. Caracterización de las formaciones vegetales de la península de Araya, estado Sucre, Venezuela. *Saber*, 11:7–16.
- Fleming, T.H. 1993. Opportunism vs. specialization: the evolution of dispersal strategies in fleshy-fruited plants. *Vegetatio*, 108: 107–120.
- Fonseca, R.B.S.; Silveira, L. & Leite, E. 2008. Reproductive phenology of *Melocactus* (Cactaceae) species from Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 31: 237–244.
- Gomes, V.G.N.; Quirino, Z.G.M. & Araujo, H.F.P. 2014. Frugivory and seed dispersal by birds in *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 74: 32–40.
- Gomes, V.G.N. & Araujo, H.F.P. 2015. Cacti species from the Brazilian Chaco: floral and fruit traits. *Gaia Scientia* 9: 1–8.
- Grant, B.R. & Grant, P.R. 1981. Exploitation of *Opuntia* cactus by birds on the Galápagos. *Oecología*, 49:179–187.
- Hernández M., A. 2014. *Joyas aladas: Historia natural de los colibríes*. Editorial Académica Española. Madrid.
- Hilty, S.L. 2003. *Birds of Venezuela*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Huber, O. 1997. *Ambientes fisiográficos y vegetales de Venezuela*, En: *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*. La Marca, E. (ed.). Museo de Ciencias y Tecnología de Mérida, Venezuela. pp. 280–298.
- Ibarra-Cerdeña, C.N.; Iñiguez-Dávalos, L.I. & Sánchez-Cordero, Y.V. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany*, 92:503–509.
- Jordan, P.W. & Nobel, P.S. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall seedling establishment, and growth. *Botanical Gazette*, 143: 511–517.
- León de la Luz, J.L. & Domínguez, R. 1991. Evaluación de la reproducción por semilla de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en Baja California Sur, México. *Acta Biológica Mexicana*, 14:75–87.
- Locatelli, E. & Machado, I.C.S. 1999. Comparative study of the floral biology in two ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora*. *Bradleya*, 17:75–85.
- López, D. 2008. *Ornithofrugivoria en Stenocereus griseus y Subpilocereus repandus (Cactaceae) en un arbustal xerófilo litoral del noreste de la península de Araya, estado Sucre, Venezuela*. Trabajo de Grado. Universidad de Oriente. Venezuela.
- Martínez del Río, C.; Baker, H.G. & Baker, I. 1992. Ecological and evolutionary implications of digestive process bird preferent and the sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. *Experientia*, 48:544–551.
- Mata, A. & Bosque, C. 2004. Sugar preferences, absorption efficiency and water influx in a Neotropical

- nectarivorous passerine, the Bananaquit (*Coereba flaveola*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 139: 395–404.
- Mellink, E. & Riojas-López, M.E. 2002. Consumption of *Platyopuntias* by wild vertebrates, In: *Cacti: Biology and uses*. Nobel, P.S. (eds.). University of California Press, Berkeley/Los Angeles/London. pp. 109–124.
- Munguía-Rosas, M.A. & Sosa, V.J. 2010. Phenology of *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae, tribe Cereeae): a columnar cactus with asynchronous pulsed flowering. *Plant Ecology*, 211: 191–201.
- Muñoz, J.; Marín, G. & Rodríguez, J.R. 2005. Dieta de tres especies de aves columbidas en un hábitat xerofítico litoral del nororiente de Venezuela. *Saber*, 17: 215–223.
- Naranjo, M.; Rengifo, C. & Soriano, P. 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.
- Nassar, J.M.; Ramírez, N. & Linares, O. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal Botanical*, 84: 918–927.
- Nassar, J.M.; Hamrick, J.L. & Fleming, T. 2003. Population genetic structure of Venezuelan chiropterophilous columnar cacti (Cactacea). *American Journal Botanical*, 90: 1628–1637.
- Nassar, J.M. & Ramírez, N. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 248: 31–44.
- Nassar, J.M. & Emaldi, U. 2008. Fenología reproductiva y capacidad de regeneración de dos cardones, *Stenocereus griseus* (Haw.) y *Subpilocereus repandus* (L.) Mill. (Cactaceae). *Acta Botánica Venezuéllica*, 35: 495–528.
- Nobel, P.S. & Bobich, E.G. 2002. *Environmental biology*, In: *Cacti: Biology and uses*. Nobel, P.S. (eds.). University of California Press, Berkeley/Los Angeles/London. pp. 57–74.
- Parker, K.C. 1993. Climatic effects on regeneration trends for two columnar cacti in the northern Sonoran Desert. *Annals of the Association of American Geographers*, 83: 452–474.
- Petit, S. 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curaçao, Netherlands Antilles. *Biotropica*, 29: 175–183.
- Petit, S. 2001. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Journal of Arid Environments*, 49: 521–531.
- Petit, S. 2011. Effects of mixed-species pollen load on fruits, seeds, and seedlings of two sympatric columnar cactus species. *Ecological Research*, 26: 461–469.
- Poulin, B.; Lefebvre, G. & McNeil, R. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology*, 73: 2295–2309.
- Poulin, B.; Lefebvre, G. & McNeil, R. 1994. Characteristics of feeding guilds and variation in diets of bird species of three adjacent tropical sites. *Biotropica*, 26: 187–197.
- Ramoni, P. & Bianchi, G. 2004. The cactus *Stenocereus griseus* (Haworth), 1812: An interesting case from the point of view of seed dispersion syndromes. *Caribbean Journal of Sciences*, 40: 17–22.
- Rengifo, C.; Naranjo, M.E. & Soriano, P. 2007. Fruit consumption by birds and bats on two species of columnar cacti in a semi-arid andean enclave of Venezuela. *Caribbean Journal of Science*, 43: 254–259.
- Rondón, J.A.; Trejo, M. & Pulido, R. 2012.

- Evaluación morfométrica en frutos y semillas de tres especies de Cactaceae en la zona xerófila del estado Mérida, Venezuela. *Revista Forestal Venezolana*, 56: 147–153.
- Ruiz, A.; Santos, M.; Cavelier, J. & Soriano, P.J. 2000. Estudio fenológico de cactáceas en el enclave seco de La Tatacoa, Colombia. *Biotropica*, 32: 397–407.
- Silva, W. 1988. Ornitoria em *Cereus peruvianus* (Cactacea) na Serra do Japi, Estrado de São Paulo. *Revista Brasileira do Biologia*, 48: 381–389.
- Silvius, K. 1995. Avian consumers of cardón fruits (*Stenocereus griseus*: Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. *Biotropica*, 27: 96–105.
- Soriano, P.J.; Sosa, M. & Rossel, O. 1991. Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Millar (Chiroptera: Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes venezolanos. *Revista de Biología Tropical*, 39: 262–268.
- Soriano, P.J., Naranjo, M.E; Rengifo, C.; Figuera, M.; Rondón, M. & Ruiz, L. 1999. Aves consumidoras de frutos de cactáceas columnares del enclave semiárido de Lagunilla, Mérida, Venezuela. *Ecotrópicos*, 12: 91–100.
- Sosa, M. & Soriano, P.J. 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.
- Valient-Banuet, A.; Arizmendi, M.; Rojas-Martínez, A. & Domínguez-Canseco, L. 1995. Ecological relationships between columnar cacto and nectar-feeding bats in México. *Journal of Tropical Ecology*, 11: 1–17.
- Wendelken, P.W. & Martin, R.F. 1988. Avian comparison of the fruit of the cacti *Stenocereus eichlamii* and *Pilosocereus maxonii* in Guatemala. *American Midland Naturalist*, 119: 235–243.
- Wolf, B.; Martínez del Río, C. & Babson, J. 2002. Stable isotopes reveal that saguaro fruit provides different resources to two desert dove species. *Ecology*, 83: 1286–1293.

Received August 31, 2016.
Accepted September 12, 2016.