

DIETA DE TRES ESPECIES DE AVES COLÚMBIDAS EN UN HÁBITAT XEROFÍTICO LITORAL DEL NORORIENTE DE VENEZUELA

DIET OF THREE SPECIES OF COLUMBIDAE BIRDS IN A XEROPHYTIC LITTORAL ENVIRONMENT IN THE NORTHEAST OF VENEZUELA

JORGE MUÑOZ G.¹, GEDIO MARÍN E.² Y JOSE RAMÓN RODRÍGUEZ²

¹Centro de Investigaciones Ecológicas Guayacán, Universidad de Oriente.

²Departamento Biología, Universidad de Oriente.

e-mail: jmunoz@sucre.udo.edu.ve FAX: 0293-4521981

RESUMEN

Las aves colúmbidas tienen distribución mundial, pero han sido poco estudiadas en su ecología alimentaria. Con la finalidad de analizar la variación temporal de los componentes de la dieta en tres especies típicas del bosque acantoxeromorfo litoral del Nororiente de Venezuela, *i.e.*, *Columbina squammata*, *Columbina passerina* y *Leptotila verreauxi*, se practicaron capturas mensuales a lo largo de un año, utilizando redes de niebla, y se les administró el emético tartrato de antimonio-potasio 1,5%, para obtener el regurgitado. Los renglones fueron identificados hasta la categoría género y/o especie. Las tres especies consumieron mayoritariamente semillas (n=21 spp), eventualmente, invertebrados (insectos y moluscos) y piedrecillas. La mayor diversidad de renglones se presentó durante la época de lluvias. *C. squammata* mostró el más amplio espectro alimentario, por lo que se presume como la de mayor éxito adaptativo a estos ambientes semiáridos; *C. passerina* el mayor índice de repleción; mientras, *L. verreauxi* consumió las semillas de mayor tamaño. Se evidencia un traslape parcial de los nichos alimentarios de *C. passerina* y *C. squammata* (coincidieron en el 57% de los renglones). *Euphorbia maculata* fue la única especie común en las tres palomas. Los renglones consumidos con mayor frecuencia recayeron en Euphorbiaceae, Malvaceae y Poaceae. La preferencia por determinadas especies vegetales estaría condicionada a factores fenológicos (*e.g.*, frutificación), fisiológicos (*e.g.*, tamaño, digestibilidad) y coevolutivos (*e.g.*, endozoocoria). La conducta alimentaria generalista mostrada de las tres especies parece indicar fluctuaciones temporales en la disponibilidad de los recursos alimentarios.

PALABRAS CLAVE: Dieta, *Columbina squammata*, *Columbina passerina*, *Leptotila verreauxi*.

ABSTRACT

Columbidae birds have a worldwide distribution but their alimentary ecology has been somewhat neglected. We endeavored to analyze seasonal variations in the diet of three typical species of the littoral xeric forests in the northeast of Venezuela: *Columbina squammata*, *Columbina passerina*, and *Leptotila verreauxi*. Monthly captures using mist nets were carried out all year long. After being netted, the birds were fed an emetic, 1.5% antimony potassium tartrate, to get them to regurgitate. Items were identified up to the genus and/or species category. The three species primarily consumed seeds (n = 21 spp), progressing eventually to invertebrates (insects and mollusks) and tiny stones. The greatest item diversity was during the rainy season. *C. squammata* showed the widest feeding scope, suggesting a greater capacity for adaptation and survival in these semiarid habitats. *C. passerina* revealed the greatest repletion rate, and *L. verreauxi* ingested the largest seeds. A partial overlap of feeding niches for *C. passerina* and *C. squammata* was observed (with an item coincidence of 57%). *Euphorbia maculata* was the only common species of the three doves. Euphorbiaceae, Malvaceae, and Poaceae were the food staples most frequently consumed, a preference for determinate vegetal species possibly being conditioned to phenological (*e.g.*, fruiting patterns), physiological (*e.g.*, size, digestibility), and coevolutionary (*e.g.*, endozoocory mechanisms) factors. The generalist feeding behavior exhibited by the three species seems to indicate seasonal fluctuations in the availability of food resources.

KEY WORDS: Diet, *Columbina squammata*, *Columbina passerina*, *Leptotila verreauxi*

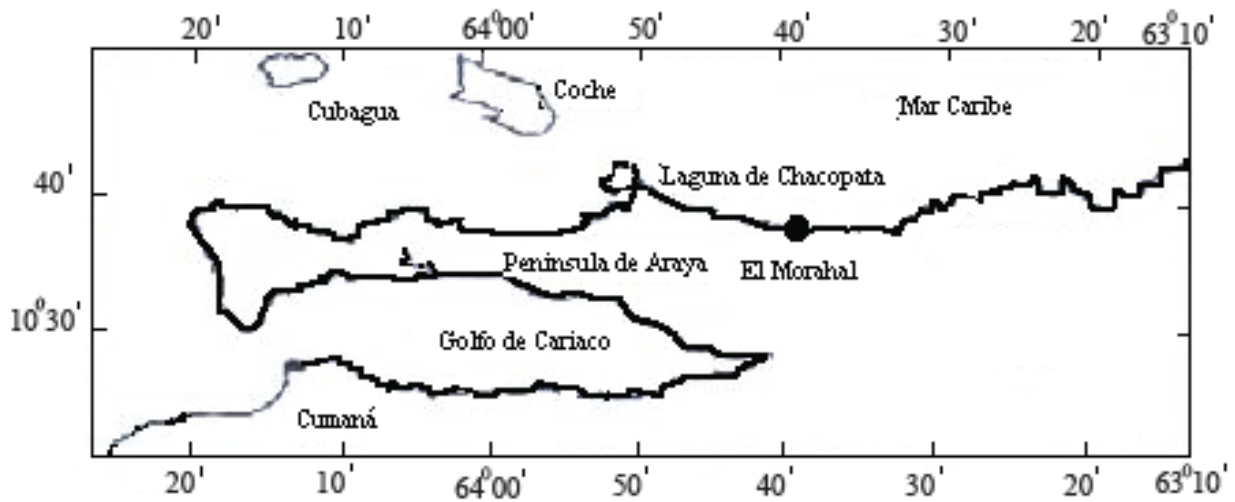


Figura 1 : Localidad de Muestreo

Las tórtolas o palomas (Columbidae) presentan una gran versatilidad adaptativa, siendo organismos claves en los hábitat donde viven, tanto como presas apetecibles para muchos depredadores, como por ser dispersores y/o grandes consumidores de semillas Acosta y Torres (1988); Lambert (1989); Pérez y Bulla (2000); adicionalmente, muchas especies son de interés cinético (Ojasti 1993).

Pese a su gran diversidad, ~303 especies y distribución cosmopolita Gill (1990), las investigaciones sobre ecología alimentaria de colúmbidos americanos están más bien dispersas (*e.g.*, Haverschmidt 1953; Murton *et al.* 1974; Armstrong Noakes 1981; Acosta y Torre 1984; Davis *et al.* 1985; Best y Smartt 1986; Cintra *et al.* 2003). De hecho, en Venezuela están escasamente representadas: Piñate y Freddy (1982), en *Zenaida auriculata*; Correa *et al.* (1982) y Useche *et al.* (1983), en *Columba corensis*, y Pérez y Bulla (2000), en *Columbina passerina*, *C. squammata*, *C. talpacoti* y *C. minuta*.

Algunos otros estudios nacionales sobre a hábitos alimentarios están referidos a la observación de las aves en el momento de consumir el alimento (*e.g.*, Desenne 1994; Silvius 1995; Tárano *et al.* 1995; Soriano *et al.* 1999). Sin embargo, los estudios de análisis directos del contenido estomacal están escasamente documentados en las aves, debido, entre otras cosas, a que en la mayoría de los casos implican el sacrificio del animal, y las especies neotropicales no son una excepción. En Venezuela sólo se conocen los trabajos de Poulin *et al.* (1992, 1993, 1994abc), Pérez y Bulla (2000), este último en colúmbidos.

El ambiente donde se desarrolló este estudio, un matorral arbustivo acantoxeromorfo costero, ha sido fenológicamente bien caracterizado Guevara *et al.* (1992) particularmente para diversos aspectos alimentarios de varios gremios de aves Poulin (1992, 1993, 1994bc), pero no se incluye a los colúmbidos; por lo que el presente trabajo tuvo como objetivo, identificar los componentes de la dieta de tres especies: paloma maraquita o maraquera (*Columbina [=Scardafella] squammata*), tortolita grisácea (*Columbina passerina*) y paloma turca o tutuel (*Leptotila verreauxi*), relativamente abundantes en esta área, para, en última instancia, inferir acerca de su éxito adaptativo a este tipo de ecosistema.

Los individuos fueron obtenidos en una zona xerofítica al NE de la península de Araya (sector "El Morahal"), estado Sucre, Venezuela (10°39'00" N; 63°41'55" W) (Fig. 1). Fisiográficamente está caracterizada dentro de la subregión continental costera, 0 y 100 m s.n.m., TMA >28°C, PMA entre 300 y 1000 mm³ (Huber 1997); tipificada por una vegetación de tipo monte espinoso tropical Ewell *et al.* (1976), donde predomina el arbustal xerófilo (Cumana 1999).

El lapso desde Junio hasta Noviembre corresponde a la época de lluvias, y de Diciembre hasta Mayo, a la de sequía. El área presenta escasas precipitaciones (<700 mm), con una fuerte temporada seca Poulin *et al.* (1992), y no cuenta con cursos de agua dulce permanentes; encontrándose vecina a una zona de cultivo y cercana a acantilados marinos (50 m s.n.m.).

Las muestras del contenido estomacal se obtuvieron por regurgitación, mediante el suministro del emético tartrato de antimonio-potasio al 1,5%, con una dosificación de 0,8 ml de solución por cada 100 g de peso corporal del animal (Poulin *et al.* 1994a). Los ejemplares se colocaron en cajas plásticas en cuya tapa se le practicó una abertura, a la cual se adosó una rejilla de tela antimosquitos; mientras al fondo del recipiente se le colocaba papel parafinado para facilitar la recolección del material regurgitado, el cual se fijaba en etanol 70% dentro de frascos herméticamente cerrados y previamente etiquetados para su traslado al laboratorio.

Las muestras fueron vertidas en cápsulas de Petri, lavadas con agua destilada y observadas bajo microscopio estereoscópico. Una vez separados los renglones alimentarios presentes, se procedió a su identificación mediante claves especializadas Bath (1982); Fariñas (1982); Barnes (1986); Guevara (1991); Guevara *et al.* (1992); Betancourt (1996); Cumana. (1999) para su posterior ubicación taxonómica. Para analizar cuantitativamente la ingesta (sólo invertebrados y semillas) se utilizaron los índices ecológicos de Frecuencia de Ocurrencia (f), *i. e.*, la proporción de muestras en la cual aparece un tipo de alimento en particular Ricker (1971), y el Índice de Repleción (IR), *i. e.*, la relación peso del contenido estomacal vs peso del animal Arbertine-Berhaut (1973), para así obtener un estimado de la variabilidad alimentaria interespecífica anual.

A las semillas se les tomaron las medidas (Tabla 2) tanto de ancho como de largo (mm), mediante un Analizador de Imágenes Digital, a un aumento de 0,630 X, el cual permite hacer las mediciones y tomar de una vez la imagen de cada una de ellas. Las semillas de mayor tamaño (fuera del campo de imagen) se midieron con un vernier digital.

Los resultados obtenidos se agruparon bimestralmente ya que la baja proporción de ejemplares capturados en algunos meses –en especial *L. verreauxi*–, no facilitaba un mejor manejo de los datos.

La dieta de las tres colúmbidas estuvo compuesta básicamente por semillas, aunque consumieron materia animal (insectos/moluscos) y mineral (piedrecillas). *C. squammata* presentó el mayor espectro alimentario, seguida de *C. passerina* y *L. verreauxi*. Por otro lado, las preferencias alimentarias de *C. passerina* y *C. squammata* se solaparon parcialmente, en Malvaceae, Euphorbiaceae y Poaceae. *Euphorbia maculata* fue la única especie común en las tres palomas; mientras, *Pthirusa* sp. y *Stenocereus griseus* fueron comunes a *C.*

squammata y *L. verreauxi*. Vale señalar que esta última especie consumió *E. maculata* durante todo el período de estudio (Tabla 1). La cantidad total de géneros y especies vegetales consumidos por los tres colúmbidos se recogen en la Tablas 1 y 3

Tabla1. Renglones alimentarios consumidos por las tres especies de Colúmbidos estudiados en el “Morahal”, península de Araya.

Genero y/o Especie	<i>Columbina squammata</i>	<i>Columbina passerina</i>	<i>Leptotila verreauxi</i>
<i>Annona</i> sp.			X
<i>Bastardia viscosa</i>	X	X	
<i>Digitaria</i> sp.		X	
<i>Euphorbia</i> sp.	X	X	
<i>Euphorbia maculata</i>	X	X	X
<i>Euphorbia hirta</i>	X	X	
<i>Euphorbia hissoipifolia</i>	X		
<i>Melocactus curvispinus</i>	X	X	
<i>Panicum verrucoso</i>	X	X	
<i>Paspalum</i> sp.	X	X	
<i>Passiflora</i> sp.	X	X	
<i>Pithecelobium</i> sp.			X
<i>Portulaca pilosa</i>	X	X	
<i>Pthirusa</i> sp.	X		X
<i>Sida agregata</i>	X	X	
<i>Sida ciliaris</i>	X	X	
<i>Capsicum</i> sp.		X	
<i>Stenocereus griseus</i>	X		X
<i>Zea mays</i>			X
<i>Croton</i> sp.	X		X
<i>Chlorophora tinctoria</i>			X
Himenoptera *			X
<i>Pupilla</i> sp. *	X		
<i>Paratrechina</i> sp. *	X		

* Materia animal

Los valores de f en los renglones consumidos por *C. passerina* durante todo el año fueron superiores en las familias Malvaceae y Euphorbiaceae, apareciendo con mayor frecuencia *Sida ciliaris*, en Malvaceae, y *Euphorbia* sp., *E. maculata*, y *E. hirta*, en Euphorbiaceae (Fig.2).

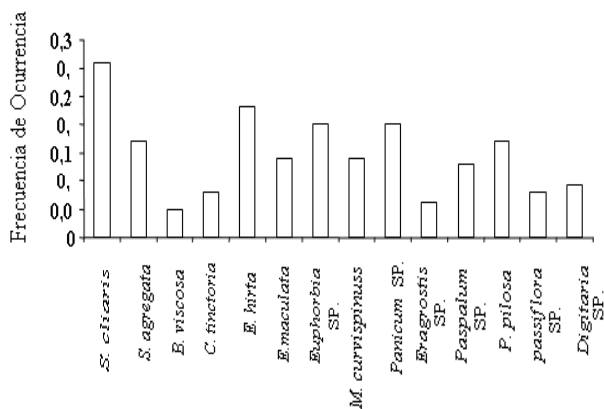
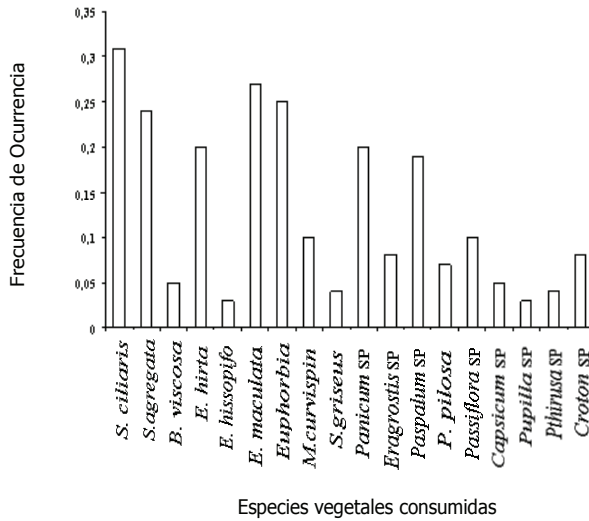
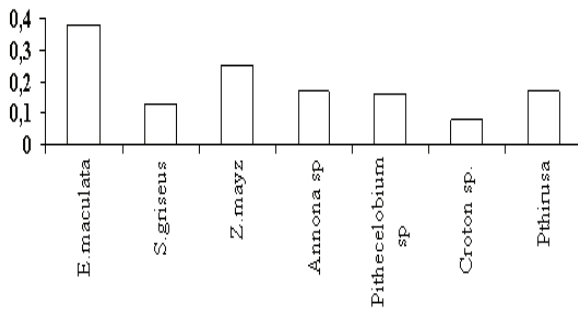


Fig. 2 Frecuencia de ocurrencia anual de las especies consumidas por Columbina paserrina.

Para *C. squammata*, la f estuvo mejor representada por Malvaceae, Euphorbiaceae y Poaceae, obteniéndose los valores más elevados en *Sida ciliaris* y *Sida agregata* de Malvaceae, seguida de *Euphorbia* sp., *E. maculata* y *E. hirta* de Euphorbiaceae, y por último, los géneros *Panicum* y *Paspalum* de Poaceae (Figura 3).



Los renglones que aparecen con mayor frecuencia en la dieta de *L. verreauxi*, corresponden a Euphorbiaceae y Poaceae, principalmente *E. maculata* en Euphorbiaceae y *Zea mayz* en Poaceae (Figura 4)



C. passerina, la especie de menor tamaño, presentó el mayor IR (Tabla 3); en general fueron semillas comparativamente pequeñas, e.g., *Melocactus curvispinus*, *Paspalum*, *Panicum* (Tabla 2).

Tabla 2. Medidas promedio de las semillas presentes en la dieta de las tres especies de colúmbidos, en el Morahal, península de Araya, Edo. Sucre.

Especies	Ancho (mm)	Largo (mm)
<i>Annona</i> sp.	6,37	11,46
<i>Bastardia viscosa</i>	1,68	2,28
<i>Capsicum</i> sp.	4,32	6,00
<i>Croton</i> sp.	5,28	10,39
<i>Chlorophora tinctoria</i>	6,89	11,24
<i>Digitaria</i> sp.	1,75	4,53
<i>Euphorbia hirta</i>	2,24	2,36
<i>Euphorbia hissoipifolia</i>	2,20	2,50
<i>Euphorbia maculata</i>	3,03	5,03
<i>Euphorbia</i> sp.	3,42	2,50
Fabacea	3,00	4,78
Malvacea	2,92	4,50
<i>Melocactus curvispinus</i>	1,28	1,25
<i>Panicum verrucoso</i>	1,57	1,78
<i>Paspalum</i> sp.	1,62	1,83
<i>Passiflora</i> sp.	5,78	8,46
<i>Pithecelobium</i> sp.	5,45	6,45
<i>Portulaca pilosa</i>	1,07	1,39
<i>Pthirusa</i> sp.	3,71	5,39
<i>Sida agregata</i>	2,78	3,00
<i>Sida ciliaris</i>	2,00	4,07
<i>Stenocereus griseus</i>	1,82	2,53
<i>Zea mays</i>	7,89	12,42

Tabla 3. Índice de repleción (IR) y número de géneros y familias vegetales consumidas e en los tres Colúmbidos durante los períodos de lluvia y sequía.

	IR %	Lluvia		Sequía	
		Familias	Géneros	Familias	Géneros
<i>C. squammata</i>	41	9	15	7	13
<i>C. passerina</i>	49	6	11	6	9
<i>L. verreauxi</i>	10	4	5	4	4

En las relaciones entre las aves y las semillas de las plantas de las cuales se alimentan están involucrados factores fenológicos Howe y Smallwood (1982); Innis (1989); Poulin et al. (1992), morfoanatómicos-nutricionales Janzen (1969); Acosta y Torres (1984); Díaz (1989); Whittingam y Markland (2002) y coevolutivos (McKey 1975; Levey 1988).

En principio, la aparición en la dieta de los colúmbidos bajo estudio, durante todo el año, de gran cantidad de semillas de determinadas especies vegetales, e.g., de Euphorbiaceae y Malvaceae, parece ejercer una presión selectiva sobre estas últimas, ya que estas aves, por

poseer estómago muscular bien desarrollado, son capaces de triturar todo el alimento consumido, inutilizando su propagación, por lo que las plantas deben desarrollar mecanismos para contrarrestar la depredación (Janzen 1971), asegurando la germinación Clergeau (1992) y, por ende, su supervivencia.

Por ejemplo, *Croton* sp. (Euphorbiaceae) y *Stenocereus griseus* (Cactaceae), cuyos mecanismos de diseminación son la mirmecoría y la ornitocoría Betancourt y Guevara (1998), respectivamente, son componentes frecuentes de la dieta de *C. squammata* y *L. verreauxi*; de hecho, en la vecina región de Macanao, isla de Margarita, en un hábitat similar a nuestra área de estudio, al menos 14 especies de aves son consumidores regulares de frutos y semillas de la cactácea *S. griseus*, donde seis son consideradas depredadoras incluye un colúmbido, *Columba corensis* y seis, dispersoras de semillas (Silvius 1995).

En este mismo contexto, la competencia interespecífica para los polinizadores y los agentes de dispersión, pueden actuar como una presión de selección en la definición de nichos temporales distintos para cada especie, por lo que la dependencia frente a ciertas especies animales para la dispersión exige una producción suficiente de frutos a lo largo del año, existiendo plantas perennes cuyos ciclos reproductivos ocurren por lo menos dos veces al año, proporcionando entonces gran cantidad de semillas para compensar el promedio consumido por depredadores, y un sobrante para garantizar su supervivencia, por lo que aparecen en grandes proporciones a fin de mantenerse ambos (Guevara 1986). De hecho, en este tipo de ecosistema –principalmente en áreas deforestadas para cultivo y luego abandonadas, el arbusto *Bastardia viscosa* se convierte en la planta colonizadora por excelencia (obs. pers.).

Otro aspecto determinante en las relaciones tróficas animal-vegetal es la frutificación Snow (1981); Innis (1989), la cual, en la época de sequía, está generalmente concatenada con los fenómenos de dispersión de los frutos por animales y el viento, particularmente los jugosos, pues proporcionan agua y alimento en una temporada crítica de sequía, atrayendo tanto a aves como a murciélagos (Frankie *et al.* 1974). Aunque la frutificación en esta región, al contrario de otras por ejemplo, en Centroamérica en la cual se presenta durante la sequía Janzen (1971), comienza con las primeras lluvias, alcanzando su tope en plena época lluviosa y decreciendo al final de la misma Poulin *et al.* (1992), en general, la abundancia de frutos secos y livianos está circunscrita a la sequía y la de frutos carnosos y secos pesados se efectúa

durante todo el año; debiéndose destacar, no obstante, que la vegetación arbustiva, *e.g.*, *B. viscosa*, *Croton* sp., *Sida* sp., *Melocactus curvispinus*, *Portulaca* sp., responde más rápido a la aparición de las lluvias y humedad del suelo que la vegetación boscosa, *e.g.*, *Pithecellobium* sp. (Guevara *et al.* 1992).

En cualquier caso, de 101 familias de plantas neotropicales identificadas, las cuales producen frutos que son consumidos regularmente por aves Snow (1981), solamente siete Passifloraceae, Cactaceae, Mimosaceae, Malvaceae, Euphorbiaceae, Loranthaceae y Solanaceae están dentro del total señalado en el presente estudio (Tabla 1), cuyas semillas son consumidas por las tres especies de palomas, y en frecuencias relativamente altas sólo en Malvaceae y Euphorbiaceae.

Ahora bien, el hecho de que las tres especies presentaran mayor diversidad dietética familiar y específica, durante la época de lluvias, pudiera obedecer, en parte, a la sincronización de esta temporada con la frutificación de la mayoría de las especies vegetales de la zona (Guevara *et al.* 1992). Sin embargo, aunque Poaceae, una de las familias más representativas del área Cumana (1999), presentó la frecuencia más alta después de Malvaceae y Euphorbiaceae, solamente tuvo densidades altas en los géneros *Panicum* sp. y *Paspalum* sp. (*Eragrostis* sp. fue hallado sólo una vez), y siendo consumidas, en parte quizá por su tamaño– sólo por *C. passerina* y *C. squammata*; por su lado, *Panicum* estuvo ausente en la dieta durante la sequía, y *Paspalum* durante los bimestres agosto-septiembre y abril-mayo.

En este sentido, Pérez *et al.* (1999), en los Llanos del estado Guárico, Venezuela, señalan que, para sobrellevar la sequía, las plantas herbáceas reducen o prescinden completamente de su parte aérea y muy pocas especies producen semillas; también señalan que *Paspalum* sp. parece tener poco contenido nutricional, pues consiguieron una relación negativa entre el peso de las aves y el consumo de esta gramínea. Esto pudiera prevalecer en nuestro caso, por la relación talla-volumen observada y el alto IR encontrado en *C. passerina*, por demás evidenciado en su alto consumo de pequeñas semillas, *e.g.*, *M. curvispinus*, *Paspalum* y *Panicum*. Por su parte, Whitingham y Markland (2002) resaltan que la estructura del sustrato, desnudo o con vegetación herbácea, es crucial en la accesibilidad de las aves granívoras a las semillas de las cuales se alimentan, conjuntamente con la cripticidad de las mismas; estos son factores a tomar en cuenta en la frecuencia de aparición de los ítem, toda vez que la zona de estudio presentó áreas

deforestadas con fines agrícolas.

Por otro lado, se debe esperar que la diferencia de tamaños y la fisiología particular de cada especie de ave limite o facilite el consumo de ciertos tamaños y tipos de semillas, por ende, las especies disímiles en pesos diferirán más en sus dietas que aquellas de pesos similares, hecho cierto para nuestras especies; de hecho Pérez y Bulla (2000), en ecosistemas de sabana en Venezuela, no encontraron diferencias entre el tamaño de las semillas consumidas y la talla corporal en *C. passerina* y *C. squammata*. En este sentido, Poulin *et al.* (1994c), al correlacionar la masa corporal promedio del ave versus el tipo de alimento consumido, encontraron que esta proporción era menor en especies nectarívoras e insectívoras que en frugívoras y granívoras.

No obstante, habría que averiguar, en futuros análisis, si existe prevalencia de ciertas especies vegetales, tomando en cuenta la digestibilidad, tamaño, valor nutricional Acosta y Torres (1984), forma, color y palatabilidad, a la hora del ave seleccionar las semillas; algunos de estos parámetros han sido analizados en emberícidos granívoros (Díaz 1983; Whittingham y Markland 2002). Estas consideraciones bien pudieran ser válidos para justificar, parcialmente, la presencia de semillas de tan sólo dos –*S. griseus* y *M. curvispinus*– de las 6 especies de cactáceas de la zona, cuando es una de las familias más abundantes del área de estudio (Guevara *et al.* 1992; Cumana 1999).

Se debe señalar que otras dos especies de colúmbidos pudieran actuar como potenciales competidores de las especies bajo estudio: la paloma sabanera (*Z. auriculata*) y la paloma ala blanca (*C. corensis*), las cuales se presentan en numerosas bandadas en el área durante los meses lluviosos (Rodríguez 1999). Sin embargo Acosta y Torres (1984) indican una superposición de nichos alimentarios y mínima competitividad en *Z. macroura* y *Z. asiatica*, en Cuba. Por su parte, Murton *et al.* (1974) encontraron que *Z. auriculata*, en Argentina, incorpora en su dieta gran cantidad de géneros pertenecientes a la familia Euphorbiaceae, figurando *Euphorbia* y *Croton*; en cambio en Chile, *Z. auriculata* se presentó como un ave consumidora de semillas de especies agrícolas (González *et al.* 2003). Y en *C. corensis*, Useche *et al.* (1983), en el estado Lara, Venezuela, encontraron un espectro alimentario constituido por frutos y semillas de once especies, y, con menos frecuencia, insectos, restos vegetales y minerales.

A este último respecto, nuestras especies presentaron

materia animal, como insectos y gastrópodos (Tabla 1), en su contenido estomacal, coincidiendo con la época reproductiva (corroborado con la observación de despliegues de cortejo, cópula y nidificación, en *C. passerina* y *C. squammata*). Vale recordar que el aporte animal se hace necesario tanto como fuente adicional para alcanzar los niveles óptimos de grasas y proteínas –que no puedan proveer las semillas– como para la maduración de gónadas, alimentación de pichones, o formar parte de la composición de la “leche de paloma” durante la época de crianza; y la parte mineral, presumiblemente, con la finalidad de facilitar la mollicie del alimento en la molleja y/o también para obtener el calcio necesario para la formación de huesos y cáscara del huevo (Gill 1990). Acosta y Torres (1984) en *Z. macroura* y *Z. asiatica*, en Cuba, sólo encontraron materia vegetal y mineral en sus contenidos digestivos, tanto en la época de lluvias como la de sequía.

Vale la pena comentar, de igual modo, que en estudios alimentarios, utilizando técnicas de isótopos estables de carbono (^{13}C) y nitrógeno (^{15}N), para establecer composición dietética y posición trófica de algunas especies de animales herbívoros, se ha podido determinar que parecen existir preferencias alimentarias selectivas sobre ciertos tipos de plantas, según éstas utilicen las vías fotosintéticas Calvin-Benson (C3) o Hatch-Slack (C4) (DeNiro y Epstein, 1978). De hecho, tal condición se ha corroborado en ensayos con aves cautivas alimentadas con dietas a base de maíz (C4) y trigo (C3) (Hobson y Clark 1992). Entonces, no sería desacertado pensar que este tipo de condición pudiera estar operando en la aparición mayoritaria de ciertos tipos de semillas; así, por ejemplo, las cactáceas no utilizan las rutas C4 y C3 sino la del metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM).

Poulin *et al.* (1994b) determinaron en este mismo tipo de hábitat, que las especies de aves con el mayor espectro dietético tendieron a estar representadas por un mayor número de individuos; este resultado se ajustaría a lo hallado en *C. squammata*, pues esta especie presentó la mayor diversidad de renglones alimentarios vegetales en la ingesta y el mayor número de capturas, asumiendo las consideraciones de capturabilidad de (De Visscher 1981 y Karr 1981). Tal consideración nos hace inferir su mayor carácter oportunista y éxito adaptativo a estos ambientes agrestes y áridos; tanto es así, que su distribución no abarca otras regiones del estado de menor aridez, donde si está presente *C. passerina* y *L. verreauxi*, por lo que se pudiera plantear como un posible caso de coevolución.

En retrospectiva, aunque la preferencia por semillas

de determinadas especies vegetales tendería a estar condicionada, entre otros, a factores fenológicos –e.g., frutificación, medios de dispersión Janzen (1969); Smythe (1970); Innis (1989)–, fisioanatómicos –e.g., tamaño, digestibilidad, valor nutricional Acosta y Torres (1984); Díaz (1989)– y coevolutivos –e.g., predopresión, endozoocoria Janzen (1971); McKey (1975)–, se ha observado que, al menos en esta región, los tipos de alimento explotados por diferentes especies de aves pueden variar notoriamente entre hábitat (Poulin *et al.* (1994b), por lo que se debería ampliar futuros estudios hacia otros hábitat y especies de colúmbidos presentes en este mismo ecosistema y/u otros parámetros involucrados en su ecología alimentaria.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACOSTA, M. & TORRES, O. 1984. Ecología trófica de palomas del género *Zenaida* en el Jardín Botánico de Cienfuegos, Cuba. *Ciencias Biológicas* 11:107-115.
- ARBERTINE-BERHAUT, J. 1973. Biologie des estades juveniles de téléosteens mugilidae *Mugil auratus* Risso 1810, *Mugil capito* Cuvier 1829 et *Mugil saliens* Risso 1810. *Aquaculture* 2:251-266.
- ARMSTRONG, E. & NOAKES, D. 1981. Food habits of Mourning Doves in southern Ontario. *Journal Wildlife Management* 45:222-227.
- BARNES, R. 1986. Zoología de invertebrados. Interamericana, México.
- BATH, K. 1982. Ayuda para el estudio de plantas con flores. Editorial Universitaria de Oriente, Cumaná.
- BEST, T. L. & SMARTT, R. A. 1986. Feeding ecology of Mourning Doves (*Zenaida macroura*) in southeastern Nuevo Mexico. *Southwestern Naturalist* 45:33-38.
- BETANCOURT, B. 1996. Fenología de la frutificación y morfología de fruto y semillas de árboles, arbustos y suculentas columnares del bosque xerofítico de Cerro del Medio, Cumaná, Estado Sucre, Venezuela. Tesis de Pregrado. Departamento de Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.
- BETANCOURT, B. Y GUEVARA, M. 1998. Mecanismos de diseminación de especies xerófitas. *Saber* 10:41-46.
- CINTRA, R., ALVES, M.A.S. & CAVALCANTI, R.B. 1990. Dieta da rolinha *Columbina talpacoti* (Aves, Columbidae) no Brasil Central- comparação entre sexos e idades. *Revista Brasileira de Biología* 50: 669-463.
- CLERGEAU, P. 1992. The effect of birds of seed germination of fleshy-fruited plants in temperate farmland. *Acta Ecológica* 13(6):679-686.
- CORREA, V. M., YUNEZ, F. Y CORDERO, D. 1982. Notas preliminares sobre la reproducción y alimentación de la paloma ala blanca (*Columba corensis*) en el Estado Lara. *Memorias XXXIII Congreso Venezolano Asovac* 33:121.
- CUMANA, L.J. 1999. Caracterización de las formaciones vegetales de la península de Araya, estado Sucre, Venezuela. *Saber* 11(1):7-16.
- DAVIS, F., HILGARTNER, W. & STEADMAN, D. 1985. Notes of diet of *Geotrygon montana* and *Columba caribaea* in Jamaica. *Bulletin British Ornithologist Club* 105:130-133.
- DEL HOYO, J., ELLIOT, A. & SARGATAL, J. 1994. Handbook of the Birds of the World. Vultures to Guineafowls. Lynx Edicions. Barcelona.
- DESENNE, P. 1994. Estudio preliminar de la dieta de 15 especies de Psitácidos en un bosque siempreverde, Cuenca del Rio Tawadu, Reserva Forestal El Caura, Edo. Bolívar. Pp. 25-42 en Morales, G., I. Novo, D. Bigio, A. Luy & F. Rojas (eds). *Biología y conservación de los psitácidos de Venezuela*. Gráficas Giavimar, Caracas.
- DE VISSCHER M.N. 1981. Consideraciones sobre el uso de redes de neblina en el análisis de comunidades de aves en hábitat tropical. *Acta Biológica Venezuelica* 11(2):89-107.
- DÍAZ, M. 1989. Interspecific patterns of seed selection among granivorous passerines: effects of seed size, seed nutritive value and bird morphology. *Ibis* 132:467-476.
- EWELL, J., MADRIZ, A. Y TOSI, J. 1976. Zonas de vida de Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría y FONAIAP, Caracas.
- FARIÑAS, J. 1982. Taxonomía de Poaceae en el Estado

- Sucre, Venezuela. Tesis de Pregrado. Departamento de Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.
- FRANKIE, G., BACKER, H. & OPLER, P. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal Ecology* 62: 881-919.
- GILL, F. 1990. *Ornithology*. W.H. Freeman and Company, New York.
- GONZÁLEZ A., D., SKEWES R., O., RIQUELME, P. Y LÓPEZ S., P. 2003. Estudio de la ingluvia y estómago muscular de tórtola (*Zenaida auriculata*), perdiz (*Nothoprocta perdicaria*) y codorniz (*Callipepla californica*) durante el período invernal en la provincia de Nuble, VII Región, Chile VII Neotropical Ornithological Congreso. pp. 178
- GUEVARA, I. 1991. Clave ilustrada para malezas dicotiledóneas comunes en Cumaná, Estado Sucre. Trabajo de Ascenso. Departamento de Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.
- GUEVARA, M. 1986. Fenología de la vegetación xerofítica de Guarapo-Oturo y Laguna de Cocos (Península de Araya, Estado Sucre, Venezuela). Tesis de Postgrado. Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Montreal, Québec, Canadá.
- GUEVARA, M., BERGERON, Y., McNEIL, R. Y LEDUC, A. 1992. Seasonal flowering and fruiting patterns in tropical semi-arid vegetation of northeastern Venezuela. *Biotropica* 24(1):64-76.
- HAVERSCHMIDT, F. 1953. Notes on the history of *Columbigallina talpacoti* in Surinam. *Condor* 55:21-25.
- HOWE, H., Y SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *American Revue Systematics* 13:201-228.
- HUBER, O. 1997. Ambientes fisiográficos y vegetales de Venezuela. Pp. 280-298 en E. La Marca (Ed.). *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*. Museo de Ciencias y Tecnología de Mérida, Venezuela.
- INNIS, G.J. 1989. Feeding ecology of fruit pigeons in subtropical rainforest of South-eastern Queensland. *Australian Wildlife Research*. 16:365-394.
- JANZEN, D.H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23:1-27.
- 1971. Seed predation by animals. *Annual Revue Ecology Systematics* 2:465-492.
- KARR, J. 1981. Surveying birds with mist nets. *Studies Avian Biology* 6:62-67
- LAMBERT, R. 1988. Pigeons as seed predators and dispersers of figs in a Malaysian lowland forest. *Ibis* 131:521-527.
- LEVEY, D. 1987. Tropical wet forest treefall gaps and distribution of understory birds and plants. *Ecology* 69:1076-1089.
- MCKEY, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems Pp. 159-191 in L. E. Gilbert & P. H. Raven (eds.). *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, Austin.
- MURTON, R., BUCHER, E., NORES, M., GÓMEZ, E. & REARTES, J. 1974. The ecology of the eared dove (*Zenaida auriculata*) in Argentina. *Condor* 76:80-88.
- SORIANO, P.J., NARANJO, M.E., RENGIFO, C., FIGUERA, M., RONDON, M. & RUIZ, R.L. 1999. Avian consumers of columnar cacti fruits in the semiarid enclave of Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Ecotropicos* 12(2): 91-100.
- OJASTI, J. 1993. Utilización de la fauna silvestre en América Latina, situación y perspectivas para un manejo sostenible. Guía FAO Conservación N° 25, Roma.
- PÉREZ, E. 1993. Repartición de los recursos tróficos entre un conjunto de aves granívoras en las sabanas del Guárico, Venezuela. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- PÉREZ, E. & OJASTI, J. 1996. La utilización de la fauna silvestre en la América tropical y recomendaciones para su manejo sustentable en las sabanas. *Ecotrópicos* 9(2):71-82.
- PÉREZ, E. & BULLA, L. 2000. Dietary relationships among of granivorous doves in Venezuelan savannas. *Journal of Tropical Ecology* 16(6): 865-882.

- PIÑATE, G. Y FREDDY, R. 1982. Datos preliminares sobre algunos aspectos de la reproducción, hábitos alimentarios y biometría de la paloma sabanera (*Zenaida auriculata*). Memorias XXXII Congreso Venezolano AsoVAC 34:21
- POULIN, B., LEFEBVRE, G. & MCNEIL, R. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* 73(6):2295-2309.
- 1993. Variation in birds abundance in arid and semi-arid habitats. *Ibis* 135: 432-441.
- 1994a. Effect and efficiency of tartar emetic in determining the diet of tropical land birds. *Condor* 96: 98-104.
- 1994b. Characteristics of feeding guilds and variation in diets of bird species of three adjacent tropical sites. *Biotropica* 26(2): 187-197.
- 1994c. Diet of land birds from Northeastern Venezuela. *Condor* 96: 354-367.
- RICKER, W. R. 1971. Methods for assessment of fish production-fresh water. International Biological Programme. Hand Book N° 2. Blackwell Scientific Publications. Oxford and Edimburg.
- RODRÍGUEZ, J. 1999. Contribuciones ecológicas, nuevos registros y extensiones territoriales de distribución para la avifauna del estado Sucre, Venezuela: Una revisión actualizada. Trabajo de Ascenso. Departamento de Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.
- SILVIUS, K. 1995. Avian consumers of cardón fruits (*Stenocereus griseus*: Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. *Biotropica* 27(1): 96-105.
- SMYTHE, N. 1970. Relationship between fruiting seasons and seed dispersal methods in a Neotropical forest. *American Naturalist* 104:25-35.
- SNOW, D. 1981. Tropical frugivorous and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13(1):1-14.
- TÁRANO, Z., STRAHL, S. Y OJASTI, J. 1995. Ecología alimentaria del gallito azul (*Porphyryula martinica*) en los Llanos Centrales de Venezuela. *Ecotrópicos* 8(1-2):53-61.
- USECHE, E., YUNES, F. Y CORDERO, D. 1983. Hábitos alimentarios y actividad reproductiva de la paloma ala blanca en Matatere, Estado Lara. Memorias XXXIII Congreso Venezolano AsoVAC 34:134.
- WHITTINGHAM, M. J. & MARKLAND, H. M. 2002. The influence of substrate on the functional response of an avian granivore and its implications for farmland birds conservation. *Oecologia* 130: 637-644.